

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

ANÁLISE FISIOLÓGICA E ESPECTRAL DE CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS À
DEFICIÊNCIA HÍDRICA NA FASE REPRODUTIVA

Débora Favero
Engenheira Agrônoma/UFRGS
Mestre em Agronegócios/UFRGS

Tese apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Doutor em Fitotecnia
Área de concentração Sistemas de Produção Vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil
Setembro de 2019

CIP - Catalogação na Publicação

Favero, Débora
Análise fisiológica e espectral de cultivares de
soja submetidas à deficiência hídrica na fase
reprodutiva / Débora Favero. -- 2019.
111 f.
Orientadora: Carla Andréa Delatorre.

Coorientador: Christian Bredemeier.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS,
2019.

1. Deficiência hídrica. 2. Soja. 3. Tolerância. I.
Delatorre, Carla Andréa, orient. II. Bredemeier,
Christian, coorient. III. Título.

DÉBORA FAVERO
Engenheira Agrônoma - UFRGS
Mestra em Agronegócios - UFRGS

TESE

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

DOCTORA EM FITOTECNIA

Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

Aprovado em: 27.09.2019
Pela Banca Examinadora

Homologado em: 01.10.2021
Por

CARLA ANDRÉA DELATORRE
Orientadora - PPG Fitotecnia
UFRGS

JOSÉ ANTÔNIO MARTINELLI
Coordenador Substituto do
Programa de Pós-graduação
em Fitotecnia

CHRISTIAN BREDEMEIER
Coorientador - PPG fitotecnia
UFRGS

ANDRÉ LUIS VIAN
PPG fitotecnia/UFRGS

PAULO RÉGIS FERREIRA DA SILVA
IRGA/RS

SAMUEL CORDEIRO VITOR MARTINS
UFV/MG

CARLOS ALBERTO BISSANI
Diretor da Faculdade de
Agronomia

“O correr da vida embrulha tudo.
A vida é assim: esquenta e esfria, aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta.
O que ela quer da gente é coragem.”

Guimarães Rosa

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à UFRGS e aos professores, por todo o conhecimento transmitido nesses anos, pela sabedoria, competência, companheirismo e paciência. Aos meus orientadores, Carla e Christian, por abrir minha cabeça para o mundo, me ensinando a fazer ciência de verdade. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida durante dois anos, permitindo que eu iniciasse o doutorado.

Aos meus pais – Fátima e José – meus primeiros e eternos professores, pela vida, amor, carinho e apoio incondicionais nesse caminho. Agradeço pela paciência, pelo sorriso, pelo abraço, pela mão que sempre se estendia quando eu precisava. Às minhas irmãs de coração - Bruna e Mariana - que me acompanham desde os 9 anos de idade e que são a família que eu pude escolher, meus mais sinceros agradecimentos por estarem sempre presentes.

Aos meus colegas de IRGA, principalmente à Danielle, Flávia, Gabriela e Marcia, obrigada por todos os momentos em que fomos trabalhadoras, estudiosas, brincalhonas, *fitness* e cúmplices. Esta caminhada não seria a mesma sem vocês.

Obrigada a todos que, mesmo não estando citados aqui, contribuíram direta ou indiretamente para a conclusão desta etapa.

ANÁLISE FISIOLÓGICA E ESPECTRAL DE CULTIVARES DE SOJA SUBMETIDAS À DEFICIÊNCIA HÍDRICA NA FASE REPRODUTIVA¹

Autora: Débora Favero

Orientadora: Carla Andréa Delatorre

Coorientador: Christian Bredemeier

RESUMO

A soja é a principal cultura do agronegócio brasileiro, sendo o Brasil o maior produtor mundial da cultura, seguido pelos Estados Unidos. A soja está entre as atividades agrícolas que apresentaram crescimentos mais expressivos nas últimas décadas. Porém, como organismos sésseis, as plantas estão sujeitas a diversos fatores, bióticos e abióticos. A disponibilidade hídrica é o fator climático de maior efeito sobre a produtividade das culturas, seu impacto varia com a espécie, o momento de ocorrência do estresse e sua duração/intensidade, resultando em uma ampla gama de respostas fisiológicas nas plantas. O objetivo deste trabalho foi avaliar cultivares de soja com tolerância diferencial à deficiência hídrica, analisando características ecofisiológicas e hiperespectrais das plantas submetidas a essa condição, visando identificar a magnitude dos efeitos desse estresse sobre as plantas e as características indicadoras da tolerância. Foram conduzidos experimentos em casa de vegetação com as cultivares Embrapa 48 (EMB48 – tolerante à deficiência hídrica), BR 16 (BR16 – sensível à deficiência hídrica) e CD202 IPRO (CD202 – moderadamente tolerante). Os tratamentos foram compostos pela combinação dos genótipos de soja e regimes hídricos. Realizou-se avaliações fisiológicas visando determinar o estresse (conteúdo relativo de água, temperatura foliar, massa seca de parte aérea, área foliar, teor de nitrogênio na parte aérea), as respostas das plantas (condutividade hidráulica, teor relativo de clorofila, fluorescência da clorofila, mecanismos de dissipação de energia e trocas gasosas) e, também, o comportamento espectral das plantas, por meio do qual foram calculados diferentes índices de vegetação. A deficiência hídrica resultou em efeitos sobre os parâmetros avaliados nos diferentes regimes hídricos e cultivares testados, confirmando o efeito do estresse e as diferentes estratégias seguidas pelas cultivares. A cultivar considerada tolerante à deficiência hídrica, demonstrou manutenção do conteúdo relativo de água, otimizando a condutividade hidráulica do xilema, o que permitiu a manutenção da eficiência do Fotossistema II e, conseqüentemente, de taxas fotossintéticas mais elevadas, apesar da redução do seu crescimento e desenvolvimento, as outras cultivares foram similares. As curvas espectrais de reflectância demonstraram diferença nos teores de pigmentos foliares (clorofilas e carotenoides) perceptíveis na faixa do visível e no conteúdo de água nas plantas indicado no infravermelho médio entre plantas não irrigadas e irrigadas. Alguns índices de vegetação apresentaram capacidade de indicar o estresse nas plantas, principalmente os índices relacionados aos pigmentos foliares. Alguns índices foram eficazes na detecção precoce do estresse, podendo ser percebidos antes dos efeitos fisiológicos se tornarem mais intensos e da ocorrência de murcha visual; portanto poderiam ser úteis na seleção de genótipos ou no manejo da irrigação. Desse modo, diversos parâmetros foram capazes de indicar os efeitos do estresse por deficiência hídrica nas plantas e a tolerância diferencial das cultivares.

¹ Tese de Doutorado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (111f.). Setembro, 2019.

PHYSIOLOGICAL AND SPECTRAL ANALYSIS OF SOYBEAN CULTIVARS SUBMITTED TO WATER DEFICIT IN REPRODUCTIVE STAGE¹

Author: Débora Favero
Adviser: Carla Andréa Delatorre
Co-adviser: Christian Bredemeier

ABSTRACT

Soybean is the main Brazilian agribusiness culture, Brazil is the largest grain producer, followed by the United States. Soybean production is one of the agricultural activities that showed strongest growth in recent decades. However, as sessile organisms, plants are subject to various factors, including biotic and abiotic stresses. The water availability is the major climatic factor affecting crop yields, its impact varies with the species, the timing of stress occurrence and its duration/intensity, resulting in a wide range of plant physiological responses. The objective of this work was to evaluate soybean cultivars with different tolerance to water deficit, analyzing ecophysiological and hyperspectral characteristics of plants submitted to water deficit, aiming to identify the magnitude of the effects of this stress on plants and the indicative characteristics of tolerance. Two experiments were conducted in greenhouse using the cultivars Embrapa 48 (EMB48 - tolerant to water deficit), BR 16 (BR16 - sensitive to water deficit) and CD202 IPRO (CD202 - moderately tolerant). The treatments were composed by the combination of soybean genotypes and water regimes. Several evaluations were carried out to determine the stress level (relative water content, leaf temperature, shoot dry mass, leaf area, among others), plant responses (hydraulic conductivity, chlorophyll relative content, energy dissipation mechanisms and gas exchange) and also the spectral behavior of the plants, through which different vegetation indexes were calculated. Water deficit affected the parameters evaluated in the different treatments and cultivars, confirming the effect of stress and the different strategies used by the cultivars. The cultivar considered water deficit tolerant showed maintenance of relative water content, optimizing the hydraulic conductivity of the xylem, allowing the maintenance of photosystem II efficiency and consequently higher photosynthetic rates, despite of reduced growth and development. The other two cultivars were very similar. The spectral reflectance curves shown differences between irrigated and non-irrigated plants in leaf pigment content (chlorophylls and carotenoids – perceptible in the visible range) and the water content in plants (indicated in the mid-infrared). Some vegetation indices were able to indicate stress in plants, especially the indexes related to leaf pigments. Some indices were effective in early detection of stress, i.e., before the physiological effects become more intense and visual wilting occurs, and could be used to select tolerant genotypes or help in water management. Thus, several tested parameters were able to indicate the effects of water stress on plants and the differential tolerance of cultivars.

¹ Doctoral Thesis in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (111p.). September, 2019.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
2.1 Aspectos gerais e importância econômica da cultura da soja.....	4
2.2 Conceituação e problematização do estresse por deficiência hídrica.....	5
2.3 Respostas das plantas à deficiência hídrica.....	8
2.4 Imagens espectrais na identificação precoce de eventos de deficiência hídrica...	11
2.5 Genótipos com tolerância diferencial à deficiência hídrica	13
2.6 Referências.....	15
3 CAPÍTULO 1 - Efeitos da deficiência hídrica sobre os cultivos, com enfoque na cultura da soja.....	21
3.1 Introdução	22
3.2 Caracterização do estresse por déficit hídrico e seus efeitos sobre as plantas	23
3.3 Estratégias utilizadas pelas plantas para reduzir os efeitos da seca.....	24
3.3.1 Manutenção da homeostase e do turgor celular: ajuste osmótico e fechamento estomático.....	26
3.3.2 Ativação do sistema antioxidante.....	29
3.3.3 Alterações morfofisiológicas.....	31
3.3.4 Manutenção da fixação biológica de nitrogênio.....	33
3.4 Como as plantas percebem e sinalizam para ativação de respostas à deficiência hídrica	35
3.5 Expressão gênica.....	39
3.6 Considerações Finais.....	41
3.7 Referências.....	42
4 CAPÍTULO 2 - Análise fisiológica e hiperespectral de cultivares de soja com diferenças na tolerância à deficiência hídrica.....	51
4.1 Introdução	52
4.2 Material e Métodos	54
4.2.1 Cultivares utilizadas e condução dos experimentos	54

	Página
4.2.2	Determinação do estresse e das respostas das plantas..... 57
4.3	Resultados e Discussão 60
4.3.1	Teores relativos de clorofila e mecanismos de dissipação de energia 67
4.3.2	Trocas gasosas e eficiência do uso da água 72
4.3.3	Curvas espectrais de reflectância 76
4.3.4	Índices de Vegetação 82
4.4	Considerações Finais..... 86
4.5	Referências..... 87
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS 98

RELAÇÃO DE TABELAS

CAPÍTULO 2

Página

1. Conteúdo relativo de água (%CRA), potencial mínimo de água na folha (Ψ_{min}), déficit de saturação hídrica ($\% \Delta W_{SAT}$), temperatura foliar ($^{\circ}C$) e acompanhamento do desenvolvimento (folhas completamente desenvolvidas), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), em dois experimentos (EXP.1 e EXP.2). Dados: médias \pm erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. 63
2. Rendimento quântico do FSII (Yield) e taxa de transporte de elétrons (ETR), de duas cultivares de soja (BR16, EMB48), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), no Experimento.1. Dados: médias \pm erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. 68
3. Teores de Clorofila a (Chl a), Clorofila b (Chl b) e Clorofilas totais (Chl t), rendimento quântico do FSII (Yield) e taxa de transporte de elétrons (ETR), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), no Experimento 2. Dados: médias \pm erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo..... 69
4. Rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) e quenching não-fotoquímico (NPQ), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), no segundo dia sob deficiência hídrica (EXP.2). Dados: médias \pm erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo..... 71

5. Divisão da dissipação de energia no FSII entre rendimento quântico [Y(II)], dissipação não controlada [Y(NO)] e dissipação não-fotoquímica [Y(NPQ)], de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), no segundo dia sob deficiência hídrica (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo..... 71
6. Taxa de fotossíntese líquida ou taxa de assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (gs), concentração interna de CO₂ (Ci) e transpiração (E), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), no segundo experimento (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. 73
7. Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), eficiência instantânea do uso da água (A/E) e déficit de pressão de vapor (DPV), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos hídricos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRRR –), no segundo experimento (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo 75
8. Índices relacionados à biomassa e aos pigmentos foliares: NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), ARI (Anthocyanin Reflectance Index), CI (Chlorophyll Index), CRI₇₀₀ (Carotenoid Reflectance Index), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado -IRR e não irrigado -NIRRR). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste Scott-Knott. ns = não significativo. 83
9. Índices relacionados ao conteúdo de água e ao estresse em plantas: DWSI (Disease Water Stress Index), RVSI (Red-Edge Vegetation Stress Index), NDWI (Normalized Difference Water Index) e WBI (Water Band Index) de três cultivares (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado -IRR e não irrigado -NIRRR). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste Scott-Knott. ns = não significativo 86

RELAÇÃO DE FIGURAS

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	Página
1. Projeção de variações percentuais no rendimento das culturas devido aos impactos das mudanças climáticas até 2050. Fonte: Dinar et al., 2019, com base em dados do World Resources Institute (nd).	7
2. Rendimento de grãos de soja simulado pelo CSM-CROPGRO-Soja para condições de clima atuais (a-c) e previsões futuras (d-f), considerando safras mais secas (percentil de 25% - a e d), safras normais (percentil de 50% - b e e), e safras mais chuvosas (percentil de 75% - c e f), no sul do Brasil. Fonte: Battisti et al., 2017.	8
CAPÍTULO 2	Página
1. Comparativo do percentual da capacidade de vaso (%CV) entre os dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), sob estresse por deficiência hídrica. Médias seguidas de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. Barras representam o erro padrão da média. $n=4$	61
2. Condutividade hidráulica das plantas (K_{planta} , em $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Mpa}^{-1}$) de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), comparadas entre si, e entre dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), no 9º dia de estresse por deficiência hídrica. Letras maiúsculas comparam cultivar, letras minúsculas comparam tratamento hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, a 5 % de significância ($p < 0,05$), pelo teste t de Student (LSD). Barras representam o erro padrão da média. $n=4$	65
3. A: Massa seca de parte aérea (MSPA, em g) e B: Teor de nitrogênio foliar (%N), de duas cultivares de soja (BR16 e EMB48), comparadas entre si, e entre dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), sob estresse por deficiência hídrica durante 9 (ESTRESSE MODERADO) e 11 dias (ESTRESSE SEVERO). Letras maiúsculas comparam cultivar, letras minúsculas comparam tratamento hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, a 5% de significância ($p < 0,05$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. Barras representam o erro padrão da média. $n=4$	66

4. Área foliar de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), comparadas entre si, e entre dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), no 9º dia de estresse (antes da reirrigação). Letras maiúsculas comparam cultivares, letras minúsculas comparam tratamento hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, a 5% de significância ($p < 0,05$), pelo teste t de Student (LSD). Barras representam o erro padrão da média. $n=4$ 67
5. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentaram maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 2º dia de deficiência hídrica, de três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. $n=4$ 77
6. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentam maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 6º dia de deficiência hídrica, em três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. $n=4$ 78
7. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentam maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 9º dia de deficiência hídrica, em três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. $n=4$ 79
8. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentam maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 1º dia de recuperação pós reirrigação, de três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. $n=4$ 81

1 INTRODUÇÃO

Em 2012, a população mundial atingiu sete bilhões de pessoas. Este crescimento populacional tem sido acompanhado pela rápida urbanização. O ano de 2008 foi um divisor de águas, no qual, pela primeira vez, mais da metade da população humana (3,3 bilhões) vivia em áreas urbanas. Espera-se, em 2030, que esse número cresça para quase cinco bilhões, em um crescimento urbano sem precedentes, particularmente, na África e na Ásia (Herrero *et al.*, 2012).

O aumento da população humana cria uma pressão considerável sobre os sistemas alimentares e ecológicos. Globalmente, os ecossistemas têm atendido à crescente demanda por alimentos nos últimos 50 anos. A disponibilidade de alimentos básicos, como cereais, aumentou a um ritmo mais rápido do que o crescimento da população, enquanto a área de terra que está sendo cultivada manteve-se aproximadamente constante, ou seja, a produção está sendo intensificada com sucesso (Herrero *et al.*, 2012).

A demanda por alimentos é influenciada pelo crescimento populacional, por incrementos na renda e cada vez mais, também pelas tendências nos padrões alimentares e nas preferências dos consumidores (OECD-FAO, 2018). Para atender à crescente de população e renda, a produção mundial de alimentos precisa aumentar mais de 40 % até 2030 e 70 % até 2050, em comparação aos níveis médios de 2005-07 (OECD-FAO, 2009). Somente na próxima década, a demanda por produtos agrícolas crescerá 15 % (OECD-FAO, 2018). Espera-se que o consumo *per capita* de muitas *commodities* estabilize em nível global, sendo o crescimento populacional o principal determinante do crescimento da demanda por alimentos (OECD-FAO, 2018).

Desde 1960, estima-se que as áreas agricultáveis no mundo tenham aumentado em torno de 10%, a maior parte desse aumento ocorreu antes de 1990 e tem se demonstrado relativamente estável desde então. As Américas são os principais produtores da maioria das *commodities*, respondendo por quase 90% da produção global de soja e também por grandes partes da produção global de cereais (28%), especificamente milho (52%) (OECD-FAO, 2018). Prevê-se que a produção agrícola na região cresça 14%. A produção global de soja permanecerá dominada pelos Estados Unidos e Brasil (OECD-FAO, 2018).

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é uma leguminosa, de alto valor proteico e grande adaptabilidade climática, sendo uma das oleaginosas mais consumidas e cultivadas no mundo. Seus derivados são utilizados tanto na alimentação humana quanto na animal. É uma das

commodities mais importantes do mundo, sendo a ocorrência de deficiência hídrica um dos fatores ambientais mais relevantes que contribui para as perdas de rendimento de grãos nesta cultura.

Segundo dados da FAO (2009), a agricultura representa o maior usuário de água em diversas regiões do mundo, aproximadamente 70% da água disponível é empregada na agricultura, e cerca de 40% dos alimentos são produzidos em solos irrigados. A água será uma *commodity* escassa no futuro. A cultura da soja possui três períodos críticos bem definidos com relação à falta de água: da sementeira à emergência, no período de florescimento e no enchimento dos grãos. A semente de soja necessita absorver, no mínimo, 50% de seu peso em água para assegurar boa germinação. Como o consumo de água pela cultura da soja depende, além do estágio de desenvolvimento, da demanda evaporativa da atmosfera, o seu valor absoluto pode variar, tanto em função das condições climáticas, de cada região, como em função do ano e da época de sementeira na mesma região climática. Quando a deficiência hídrica ocorre nos primeiros estágios de desenvolvimento vegetativo, a soja recupera-se melhor do que outras culturas, já que pode tolerar curtos períodos de deficiência, pois apresenta um sistema radicular profundo e período de florescimento relativamente longo (Oya *et al.*, 2004).

De 2010 a 2014, estima-se que o Brasil teve redução na produtividade de soja correspondente a cerca de 27 bilhões de dólares em resposta ao clima (PARANÁ, 2015). As mudanças climáticas, com aumento das temperaturas e alterações no regime de chuvas, fazem parte dos desafios de um futuro próximo da agricultura mundial. Para reduzir os impactos do clima, diversas empresas públicas e privadas do mundo já investem no desenvolvimento de plantas mais resistentes ou tolerantes ao estresse hídrico. As cultivares de soja possuem variabilidade genética em relação à tolerância à deficiência hídrica e este é um fator importante a ser considerado. Além disso, no ano de 2015, um empreendimento conjunto entre a Bioceres (Argentina) e a Arcadia Bioscience (EUA) lançou uma variedade comercial de soja transgênica, com maior tolerância à seca, produzida através da inserção de um gene que codifica o fator de transcrição HaHB4 de girassol, o qual diminui a sensibilidade ao etileno, retardando a senescência em resposta à deficiência hídrica.

Buscando compreender os mecanismos fisiológicos envolvidos na tolerância à seca em cultivares de soja, o objetivo deste trabalho foi avaliar cultivares de soja com tolerância diferencial à deficiência hídrica, por meio da análise de características ecofisiológicas e hiperespectrais das plantas em condições de estresse por deficiência hídrica. Para tanto, é necessário identificar a magnitude dos efeitos desse estresse sobre as plantas, determinar quais características são importantes indicadores da tolerância a seca e seu potencial de recuperação após cessamento do estresse, procurando esclarecer a(s) estratégia(s) utilizada(s) pelas plantas, para tolerar o estresse.

As hipóteses do trabalho foram: (i) compreender os mecanismos da tolerância diferencial à deficiência hídrica entre as cultivares de soja avaliadas; (ii) cultivares com maior tolerância à deficiência hídrica possuem mecanismos mais eficientes de redução da perda de água e

consequentemente de manutenção do turgor celular através do fechamento estomático; (iii) cultivares tolerantes tendem a manter o crescimento/desenvolvimento mesmo sob condições de estresse, característica de interesse agrônomo e; (iv) características relacionadas à fotossíntese variam em função do genótipo e da magnitude do estresse, cultivares tolerantes tendem a manter taxas fotossintéticas superiores via maior conteúdo de água nos tecidos e maior aproveitamento da energia absorvida (manutenção da eficiência dos fotossistemas e da taxa de transporte de elétrons).

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Aspectos gerais e importância econômica da cultura da soja

No agronegócio mundial, a produção de soja está entre as atividades econômicas que apresentaram crescimentos mais expressivos. Diversos fatores, como a consolidação do mercado internacional do complexo soja, o reconhecimento da cultura como importante fonte de proteína vegetal e a geração e oferta de tecnologias, viabilizando sua expansão, levaram a esse posicionamento (Hirakuri & Lazzarotto, 2011).

No mundo, na safra 2017/18 foram produzidas 369 milhões de toneladas de soja, um crescimento de cerca de 9 % em relação à safra anterior. Os maiores produtores foram Estados Unidos com 117 milhões de toneladas, Brasil com 115 milhões de toneladas e a Argentina com 55 milhões de toneladas. Juntos os três países responderam por mais de 82 % da produção global do grão (PARANÁ, 2013, 2018; FAOSTAT, 2018).

A soja em 2018 foi a segunda maior cultura do Brasil (FAOSTAT, 2018). O país é grande produtor do grão no mundo e se tornou, na safra 2012/13, o maior exportador mundial de soja, exportando, aproximadamente, 42 milhões de toneladas do grão nesse ano. Argentina, Paraguai e Canadá também estão entre os maiores exportadores (PARANÁ, 2013). No ano de 2017, o Brasil exportou mais de 62 milhões de toneladas de soja, 32% mais que em 2016. Entre janeiro e outubro de 2018, 74,5 milhões de toneladas de soja foram exportadas, desse montante, cerca de 81% foram para China, 2,5% para Espanha e 1,8% para Holanda (PARANÁ, 2018). O consumo mundial de soja na safra de 2017/18 foi de 329 milhões de toneladas, 50% destes foram consumidos por Estados Unidos e China (PARANÁ, 2018).

Na safra 2018/19, a área plantada com a cultura no Brasil cresceu 2,1% em relação à safra passada, correspondendo a 35,9 milhões de hectares (CONAB, 2019). A produção nacional foi de 115,1 milhões de toneladas, 3,5% menor que a produção da safra 2017/18. A produtividade também foi reduzida, em média 5,5% em relação à safra 2017/2018. As condições meteorológicas desfavoráveis foram responsáveis pela redução de 2,1% na produção brasileira de soja (CONAB, 2019). No Rio Grande do Sul, a área plantada foi 1,5% maior, com produtividade média de 3.321 kg ha⁻¹, e produção total de 19.187,1 mil toneladas, 11,9 % superior à safra 2017/18 (CONAB, 2019).

Para a safra 2019/20, prevê-se expansão da área plantada de soja para 37 milhões de hectares e da produção para 124 milhões de toneladas. A produtividade média esperada é de 3,4 t ha⁻¹, similar à obtida nas últimas duas safras. A exportação deve ser de 75 milhões de toneladas de soja em 2019/20, pela expectativa de queda da demanda da China, o que pode ser compensado pelo aumento do consumo global do grão (USDA, 2019).

O estabelecimento dos preços do complexo soja é dependente do mercado internacional, já que a soja é uma *commodity*, ou seja, apresenta padronização e uniformidade de produção entre os países produtores e, seu comércio em si ocorre no mercado internacional. Isso traz grande volatilidade aos preços dos produtos do complexo (Hirakuri & Lazzarotto, 2011).

2.2 Conceituação e problematização do estresse por deficiência hídrica

O estresse em plantas é, num conceito simples, um fator externo que provoca uma influência desfavorável na planta, resultando num significativo desvio das suas condições ótimas de desenvolvimento (Levitt, 1972), induzindo alterações reversíveis em todos os níveis funcionais da planta, que podem se tornar permanentes (Larcher, 2000). Seca (deficiência hídrica), salinidade, altas temperaturas e estresse luminoso (radiação) representam os maiores fatores de estresse em plantas no mundo, causando mudanças morfológicas, fisiológicas, metabólicas e moleculares que são prejudiciais para o crescimento e sobrevivência das plantas afetando sua produtividade (Chaves *et al.*, 2003; Nunes, 2007; Dutta *et al.*, 2018).

A disponibilidade hídrica é considerada o fator climático de maior efeito sobre a produtividade agrícola, determinando a distribuição das espécies nas diferentes zonas climáticas do globo. O estresse por deficiência hídrica ocorre quando a água disponível no solo é menor do que o necessário para a expressão do potencial fisiológico das plantas (Bergamaschi, 1992). A produtividade de plantas cultivadas em ambientes com restrição hídrica é, frequentemente, afetada por características da planta que permitem a manutenção do *status* hídrico durante o secamento do solo (Blum, 2005; Daryanto *et al.*, 2015).

Na natureza, as plantas podem estar sujeitas a estresses curtos (horas ou dias) ou longos (semanas ou meses), com efeitos completamente diferentes em termos de respostas fisiológicas e de aclimatação. Para garantir sua reprodução e sobrevivência, em casos de deficiência hídrica, as plantas possuem diversas estratégias de controle do seu estado hídrico. No caso de deficiências hídricas mais lentas, as plantas podem promover o escape do período de deficiência hídrica, evitando a desidratação dos tecidos, encurtando o seu ciclo de vida ou otimizando o ganho dos recursos para facilitar a aclimatação. No caso de uma desidratação rápida, o estresse oxidativo torna-se potencialmente prejudicial para a maquinaria fotossintética da planta (Chaves *et al.*, 2003; Chaves & Oliveira, 2004).

Devido a um início lento e, geralmente, duração prolongada, os impactos de uma seca são difíceis de quantificar ou prever e não dependem apenas da severidade do estresse, mas também da sensibilidade de um setor ou atividade agrícola (Parsons *et al.*, 2019). Ainda não há um entendimento completo da relação entre a severidade dos períodos de seca e os impactos associados aos diferentes setores. Essa é uma relação complexa e variável entre as regiões, refletindo diferenças na sensibilidade agrícola à seca e nas preocupações relativas à escassez de água e à competição setorial pela água (Parsons *et al.*, 2019). Como a agricultura varia espacialmente, a vulnerabilidade à mesma seca é diferente, assim como os impactos associados a ela (Parsons *et al.*, 2019).

Dados demonstram, em todos os continentes, o aumento da escassez de água *per capita*, juntamente com a redução da terra arável *per capita*, assim como mostram os impactos das mudanças climáticas sobre a disponibilidade de água no futuro (Dinar *et al.*, 2019). A produção total das principais culturas básicas, como trigo, soja, milho e arroz, e o consumo de alimentos *per capita* aumentam progressivamente ao longo do tempo. Se, por um lado, a população mundial está crescendo exponencialmente, por outro, mesmo que a produtividade e a produção de alimentos ainda estejam em fase de crescimento, a terra disponível para agricultura e os recursos hídricos tendem a não aumentar (Dinar *et al.*, 2019).

Mudanças climáticas terão diferentes efeitos adversos sob o rendimento das culturas nos diferentes continentes (Figura 1), principalmente devido à redução nas precipitações e ao aumento das temperaturas (Dinar *et al.*, 2019). Devido às secas, em média, há uma perda de 15% da safra de milho e uma redução de cerca de 40% do rendimento da soja. Os impactos das mudanças climáticas na disponibilidade de água e no aumento das temperaturas sobre os cultivos têm também efeitos significativos sobre a população, aumentando entre 5 e 170 milhões (pior cenário) o número de pessoas afetadas pela fome até 2080 (Dinar *et al.*, 2019).

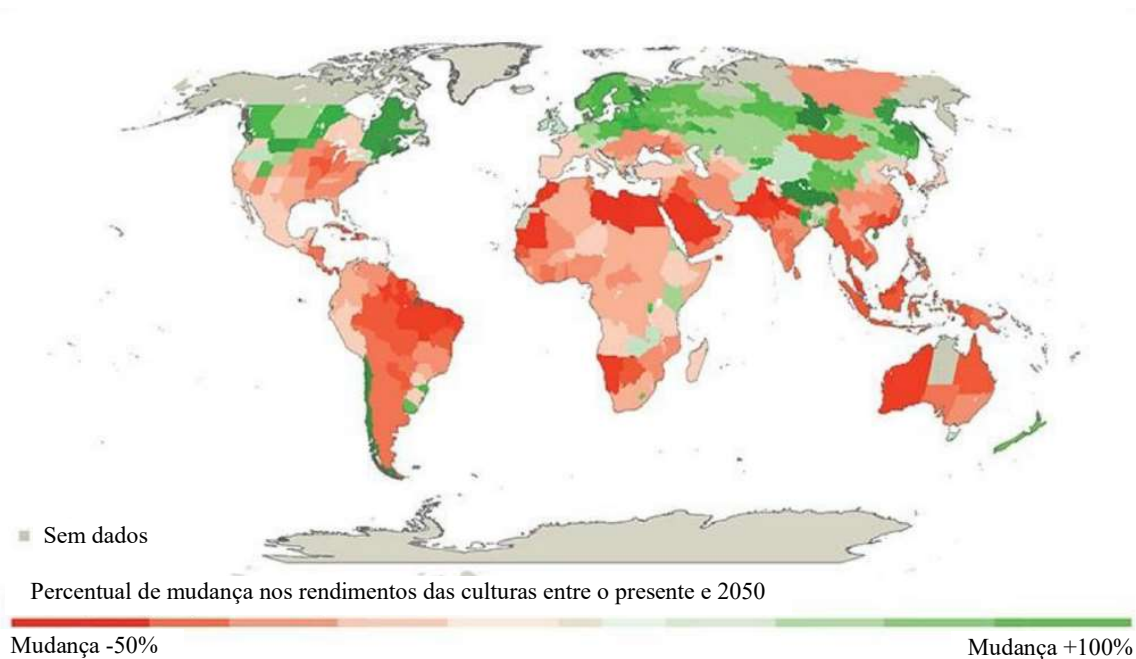


FIGURA 1. Projeção de variações percentuais no rendimento das culturas devido aos impactos das mudanças climáticas até 2050. Fonte: Dinar *et al.*, 2019, com base em dados do World Resources Institute (nd).

Buscando compreender os impactos dessas mudanças climáticas sobre a cultura da soja na região sul do Brasil, Battisti *et al.* (2017) geraram simulações através do modelo CSM-CROPGRO-Soja (presente no software *Decision Support System for Agrotechnology Transfer - DSSAT*), analisando o rendimento atual e futuro da soja (Figura 2). A Figura 2 representa os percentis de 25 %, 50 % e 75 % da produção de soja, sob anos de deficiência hídrica, anos normais, e anos mais chuvosos, respectivamente. A produtividade atualmente varia de 0 a 5.000 kg ha⁻¹ no sul do Brasil (Figura 2a, b e c) (Battisti *et al.*, 2017). Nas condições climáticas atuais, em anos secos (percentil 25 %), os rendimentos mais baixos ocorrem principalmente no sul da região (0 – 1.400 kg ha⁻¹) (Figura 2a), essa área, entretanto, tende a aumentar nos cenários climáticos futuros (Figura 2d). Para as condições de clima atuais, anos normais e úmidos demonstram padrões de produtividade semelhantes aos dos anos secos, podendo ser grande parte da região dividida em duas faixas, entre 2.801 e 4.200 kg ha⁻¹ para os anos normais (Figura 2b) e entre 3.501 e 5.000 kg ha⁻¹ para os anos úmidos (Figura 2c). Para os cenários climáticos futuros, anos normais e úmidos apresentam maior rendimento em uma área maior, quando comparados aos rendimentos sob clima atual (Figura 2e e f) (Battisti *et al.*, 2017). Este cenário, reforça a importância de estudos em relação à tolerância das culturas em relação aos estresses abióticos.

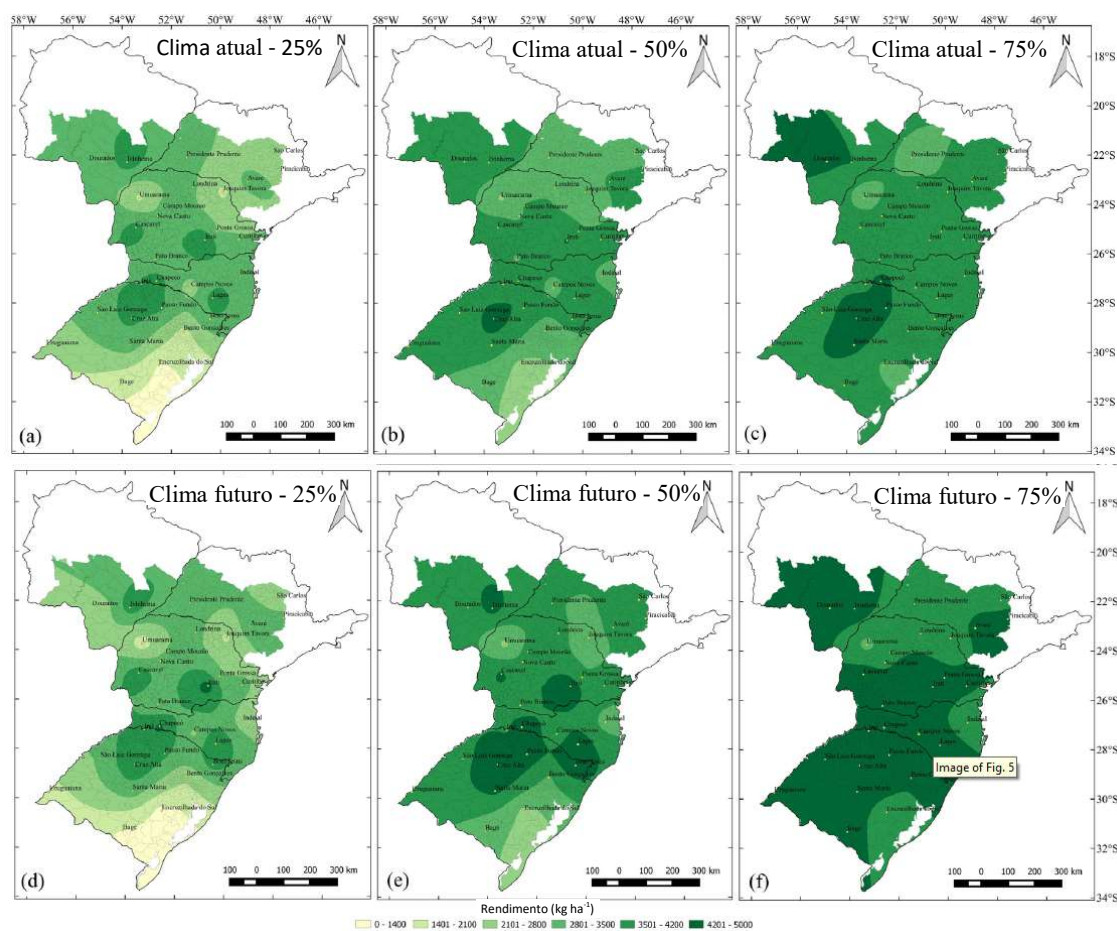


FIGURA 2. Rendimento de grãos de soja simulado pelo CSM-CROPGRO-Soja para condições de clima atuais (a-c) e previsões futuras (d-f), considerando safras mais secas (percentil de 25% - a e d), safras normais (percentil de 50% - b e e), e safras mais chuvosas (percentil de 75% - c e f), no sul do Brasil. Fonte: Battisti *et al.*, 2017.

2.3 Respostas das plantas à deficiência hídrica

O impacto da deficiência hídrica na produtividade das culturas varia com relação à espécie, ao momento de ocorrência do estresse no ciclo da cultura e à sua duração/intensidade (Nuccio *et al.*, 2018). A importância do tempo no ajuste das respostas da planta altera-se completamente com o genótipo e o ambiente (Chaves *et al.*, 2003; Chaves & Oliveira, 2004).

A resistência à seca é dividida em duas estratégias gerais, evitar e tolerar a deficiência hídrica, porém, na prática, essas não são mutuamente exclusivas e as plantas podem combinar diversas estratégias de resposta. Na estratégia em que a deficiência hídrica é evitada, a planta defende-se da desidratação dos tecidos mantendo o potencial hídrico elevado. Ao contrário, quando a deficiência hídrica é tolerada, a planta tende a equilibrar suas perdas com o meio. A primeira estratégia é comum tanto em plantas anuais como perenes e está associada à capacidade de minimizar a perda de água (fechamento dos estômatos e redução da evaporação devida ao

decréscimo da temperatura causado pela menor absorção de luz) ou de maximizar a sua absorção (maior investimento no crescimento de raízes e na diminuição da parte aérea - ajuste no padrão de alocação) (Mundree *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2003; Manavalan *et al.*, 2009; Marquez-Garcia *et al.*, 2015).

Dentro das estratégias de evitar o estresse hídrico estão os mecanismos de escape. Esse mecanismo envolve a dormência parcial da planta, que exibe elevado grau de plasticidade de desenvolvimento, sendo capaz de completar seu ciclo de vida antes de ocorrer deficiência hídrica fisiológica. A estratégia combina um ciclo de vida curto com elevadas taxas de crescimento e trocas gasosas, maximizando o uso de recursos enquanto ainda existe água no meio. O sucesso reprodutivo está relacionado com uma partição de assimilados mais eficaz, ou seja, na capacidade da planta em armazenar reservas em órgãos como caules e raízes e mobilizá-las para o fruto quando necessário (Mundree *et al.*, 2002; Chaves *et al.*, 2003; Manavalan *et al.*, 2009).

A baixa disponibilidade de água nas raízes afeta diretamente a biomassa das plantas. A redução na disponibilidade de água no xilema afeta vários processos fisiológicos, como a condutância estomática (Dubey *et al.*, 2019). A redução da condutância leva ao declínio na fotossíntese e conseqüentemente, à redução dos teores de fotoassimilados. As conseqüências da escassez de água para plantas cultivadas são: redução na taxa de expansão foliar, senescência foliar acelerada e redução na produção e na partição de fotoassimilados (Hossain *et al.*, 2015).

O desenvolvimento radicular e a plasticidade fenotípica das culturas são considerados características-chave na adaptação das plantas à seca, à medida que determinam o acesso da planta à água do solo. As raízes são o principal órgão responsável pela mineração de água do solo, grandes reduções na produtividade de grãos de soja em condições de deficiência hídrica geralmente estão associadas a características radiculares pobres (Jumrani & Bhatia, 2019a). Por exemplo, uma raiz primária mais longa, e/ou diâmetros de xilema maiores em raízes profundas, e/ou maiores raízes laterais, são características de raiz desejáveis que ajudam as plantas a se aclimatarem através da aquisição de água das camadas inferiores do solo, ou obtendo umidade da superfície do subsolo (Ha *et al.*, 2015). A redução no conteúdo de fotoassimilados também resulta no seu menor transporte para a zona radicular, afetando severamente a respiração das raízes, retardando a absorção ativa de água (Dubey *et al.*, 2019).

Plantas com verdadeira tolerância à dessecação, como plantas de ressurreição e algumas algas, têm seus mecanismos voltados principalmente para a reparação dos danos causados pelo período de seca (Mundree *et al.*, 2002). Já outras plantas baseiam-se em mecanismos de proteção durante a desidratação, depois de retardar a perda de água o máximo possível (Blum, 2005). Às vezes, as plantas associam mecanismos para a tolerância à deficiência hídrica, utilizando uma segunda linha de defesa após os mecanismos utilizados para evitar o estresse. Para tanto, as plantas se utilizam do ajuste osmótico (elevada concentração de solutos), de paredes celulares mais rígidas e células menores, além do fechamento estomático e redução das taxas fotossintéticas

(em função da redução na condutividade estomática e no consumo de carboidratos provocados pela redução do crescimento) (Chaves *et al.*, 2003). Outro mecanismo de proteção das plantas é o acúmulo de antocianinas e o dobramento das folhas, dificultando a degradação de clorofilas através da redução da interceptação luminosa. Plantas de ressurreição apresentam como mecanismos exclusivos o desmonte de cloroplastos e de clorofilas (desmantelamento da maquinaria fotossintética) e o sombreamento (Mundree *et al.*, 2002).

Seca e salinidade levam à perda de água intracelular ou à desidratação celular. Para prevenir a desidratação e proteger as proteínas celulares, as plantas acumulam compostos orgânicos chamados osmólitos (Dutta *et al.*, 2018), caracterizados como moléculas de baixo peso molecular e alta solubilidade. Os principais osmólitos são prolina, betaína, polióis, álcoois de açúcar e açúcares solúveis (Dutta *et al.*, 2018; Dubey *et al.*, 2019). A osmoproteção envolve a regulação positiva de solutos compatíveis (osmólitos) para conferir tolerância ao estresse abiótico e a estresses secundários, tais como estresse osmótico e iônico (Dutta *et al.*, 2018). Esse mecanismo pode auxiliar na manutenção das atividades fisiológicas, incluindo a fotossíntese, sob condições de seca. Plantas tolerantes mantêm a homeostase celular e o metabolismo fotossintético inalterado sob condições moderadas de estresse, o que suporta a hipótese de que essas plantas poderiam sobreviver sob condições de seca, devido à sua modificação genética e à sua fisiologia alterada (Coutinho *et al.*, 2019). O estresse osmótico pode ter diferentes impactos sobre a progressão do ciclo celular, dependendo da gravidade e da duração do estresse (Xiong & Zhu, 2002). Quando confrontadas com um estresse osmótico agudo, as células vegetais, assim como as células animais, tendem a parar a progressão da divisão celular (Xiong & Zhu, 2002).

A deficiência hídrica pode afetar os fotossistemas, a taxa de transporte de elétrons, a síntese de NADPH e ATP, o ciclo do carbono e a utilização dos fotoassimilados, além de causar um declínio no conteúdo de clorofila (Jumrani & Bhatia, 2019b). A capacidade de dissipação de energia e de proteção metabólica (induzida ou constitutiva) contra os efeitos nocivos de espécies reativas de oxigênio (ROS) são elementos-chave para o sucesso das plantas em condições de seca (Chaves *et al.*, 2003; Chaves & Oliveira, 2004). A eliminação de ROS é alcançada principalmente por compostos antioxidantes tais como ácido ascórbico, glutathione, tioredoxina e carotenoides, e também por enzimas detoxificantes (por exemplo, superóxido dismutase, catalase e glutathione peroxidase). Sob condições de estresse hídrico, aumenta a atividade enzimática antioxidante eliminando as ROS, permitindo às plantas maior tolerância à seca (Xiong & Zhu, 2002; Iqbal *et al.*, 2019).

É difícil prever exatamente quando a planta vai sofrer um estresse hídrico durante o período de cultivo. As medidas preventivas incluem a mudança das datas de semeadura e/ou adoção de cultivares com diferentes ciclos, para evitar a ocorrência de uma seca severa na fase do desenvolvimento reprodutivo. Cultivares com alta tolerância à seca são muito desejadas, já que muitas vezes períodos de deficiência hídrica ocorrem inesperadamente (Oya *et al.*, 2004). A

modificação genética das culturas é a ferramenta mais rápida e precisa, a fim de permitir a sobrevivência das plantas frente às mudanças climáticas em curso (Dinar *et al.*, 2019).

2.4 Imagens espectrais na identificação precoce de eventos de deficiência hídrica

A definição de "seca" pode variar de uma leve e rápida privação de água à completa privação (Lowe *et al.*, 2017). O estresse hídrico induz uma ampla gama de respostas fisiológicas e bioquímicas nas plantas. Isso inclui modificações na composição dos pigmentos fotossintéticos, na condutância estomática, nas características da superfície e estrutura interna da folha. Essas modificações promovem alterações nas propriedades óticas das folhas que, por sua vez, alteram a reflectância em diferentes regiões espectrais (Asaari, *et al.*, 2018).

A disponibilidade de água para a agricultura está em constante redução, devido a mudanças climáticas abruptas e ao crescimento contínuo da população, sendo que escassez de água se tornou a norma básica e não a exceção (Elsayed & Darwish, 2017). Algumas espécies não indicam visivelmente o estresse durante algum tempo e, nesse período, ainda sem sintomas visuais, o potencial de rendimento pode ser diminuído, já que os processos normais do desenvolvimento são afetados pela deficiência hídrica (Lowe *et al.*, 2017; Khan *et al.*, 2018). Nesse sentido, a detecção precoce de estresses hídricos pode aumentar as chances de sucesso na colheita (Lowe *et al.*, 2017; Khan *et al.*, 2018).

Os fatores que levam as plantas ao estresse são de difícil identificação, pois são resultados de diversos fatores bióticos e abióticos que podem ocorrer simultaneamente, como disponibilidade de água, temperatura, nutrientes, doenças, insetos, etc. O controle preciso do *status* das plantas isola fatores irrelevantes e ajuda a detectar fatores de estresse específicos (Kim *et al.*, 2011). Tradicionalmente, o monitoramento das culturas é realizado por inspeção visual. Entretanto, esse método é limitado pelo fato de que, frequentemente, os sintomas visuais aparecerem em estágios avançados do estresse, dificultando a restauração do desenvolvimento normal das plantas (Lowe *et al.*, 2017; Khan *et al.*, 2018). A detecção precoce de estresses em plantas é essencial para minimizar a perda de produtividade (Lowe *et al.*, 2017). Dependendo do tipo de cultura e do tamanho da área de cultivo, o monitoramento é demorado e a identificação precoce torna-se limitada. O dano causado pela deficiência hídrica às culturas depende do tempo entre o início do estresse e sua mitigação, que só pode ser iniciada após sua detecção (Kim *et al.*, 2011).

A visão humana é única e abrangente, mas sujeita a diferenças individuais na percepção da luz, o que gera inconsistência na estimativa da cor e padrão dos sintomas de estresse (Kim *et al.*, 2011). Ao contrário do olho humano, os sensores hiperespectrais podem detectar alterações

em estágios iniciais, antes do desenvolvimento de sinais visíveis, facilitando, assim, práticas de gerenciamento desses eventos (Khan *et al.*, 2018; Žibrat *et al.*, 2019).

Os padrões de reflectância de uma planta são influenciados por diversas características, entre elas a estrutura e a composição bioquímica dos tecidos, propriedades da superfície da folha (cutícula, ceras, etc) e arquitetura interna (Phitan, 2019). As folhas das plantas absorvem a maior parte da radiação da banda visível (400–700 nm) por pigmentos como clorofila, carotenos e xantofilas (Kim *et al.*, 2011) levando a baixos valores de refletância e transmitância nesses comprimentos de onda (Sahoo *et al.*, 2015). A assinatura espectral da vegetação reflete na faixa visível do espectro, indicando a pigmentação nos tecidos da planta (Smith, 2001) e também na banda do infravermelho próximo (NIR), indicando a estrutura do mesofilo (Kim *et al.*, 2011).

A clorofila é o pigmento fotossintético primário da vegetação verde, absorvendo nas regiões vermelha (670 nm) e azul (450 nm), denominadas bandas espectrais de absorção da clorofila (Smith, 2001). A clorofila *a* (Chl *a*) é o principal pigmento das plantas superiores e, juntamente com a clorofila *b* (Chl *b*), responde por 65 % do total de pigmentos presentes nas plantas (Sahoo *et al.*, 2015). A Chl *a* exibe absorção máxima nas regiões 410-430 e 600-690 nm, enquanto Chl *b* mostra absorção máxima na faixa de 450-470 nm. Os carotenoides absorvem com mais eficiência entre 440 e 480 nm (Sahoo *et al.*, 2015). Essas bandas de absorção induzem um pico de refletância no domínio verde a cerca de 550 nm. No domínio do infravermelho próximo (NIR), os pigmentos e a celulose são quase transparentes, de modo que a absorção é muito baixa e a reflectância e a transmitância atingem seus valores máximos (Sahoo *et al.*, 2015).

Estresses por deficiência hídrica podem ser notados através de variações nos pigmentos fotossintéticos. Essas mudanças levam à coloração amarelada das plantas nas lavouras (senescência precoce das plantas), devido ao aumento da refletância do comprimento de onda vermelho (Khan *et al.*, 2018). Quando uma planta está sob estresse, espera-se que os teores de clorofila sejam reduzidos e, nesses casos, a reflexão na região do vermelho (670 nm) aumenta (Smith, 2001). O estresse em plantas altera, portanto, o padrão de reflectância do dossel, devido a uma queda na eficiência da absorbância fotossintética e faz com que a reflectância aumente na banda visível e diminua na banda NIR (Kim *et al.*, 2011). Assim, a combinação de dados de bandas espectrais no NIR e no vermelho amplifica as diferenças espectrais e fornece detalhes adicionais para a detecção do estresse (Kim *et al.*, 2011).

Com base no pressuposto de que os estresses interferem na fotossíntese e na estrutura física das plantas e afetam a absorção da energia luminosa e o espectro de refletância das plantas, o sensoriamento remoto hiperespectral é uma importante ferramenta para a agricultura, capaz de identificar diferentes estresses (Sahoo *et al.*, 2015), entre outros usos. Sensores hiperespectrais possibilitam a obtenção de dados em uma ampla faixa do espectro eletromagnético, com um grande volume de dados coletados (Phitan, 2019), sendo capazes de obter uma imagem em segmentos infravermelhos e visíveis do espectro eletromagnético (Lowe *et al.*, 2017). Isso

permite a identificação do material com base em sua assinatura espectral, em uma ampla faixa espectral (Lowe *et al.*, 2017). A imagem espectral explora a propriedade que cada material possui, através de suas assinaturas espectrais exclusivas.

O sensoriamento remoto espectral apresenta potencial de fornecer informações mais completas para a tomada de decisões de gestão em tempo real (Elsayed & Darwish, 2017; Phitan, 2019). O espectro de um único pixel em uma imagem espectral fornece informações sobre seus constituintes e a superfície do material (Khan *et al.*, 2018). Além disso, a obtenção de imagens hiperespectrais é um processo não destrutivo, no qual as plantas são escaneadas a campo para coletar dados de alta resolução (Lowe *et al.*, 2017). Também representa abordagens ágeis e precisas na detecção de estresses bióticos e abióticos, uma vez que pode detectar a interferência dos estresses nas plantas dias antes dos sinais visíveis aparecerem (Lowe *et al.*, 2017).

Os índices de vegetação mostram-se cruciais para fornecer informações adicionais na quantificação das características biofísicas das culturas agrícolas, especialmente aquelas relacionadas à fisiologia (Ray *et al.*, 2006). Índices de vegetação são úteis no diagnóstico de estresses em plantas, realçando o comportamento espectral da vegetação e correlacionando-os com parâmetros biofísicos da mesma (Rosa, 2003; Phitan, 2019). Existem diversos índices de vegetação, obtidos, principalmente, da razão entre as reflectâncias no vermelho e no infravermelho próximo (Moreira & Shimabukuro, 2004). As informações obtidas a partir desses índices podem ser interpretadas, especialmente, pelas propriedades espectrais do dossel (Xue & Su, 2017). Nesse contexto, é possível desenvolver metodologias para a definição de indicadores, visando detectar precocemente eventos de deficiência hídrica em soja, a partir de ferramentas não destrutivas como a espectrorradiometria (Phitan, 2019).

2.5 Genótipos com tolerância diferencial à deficiência hídrica

A cultivar BR 16 foi lançada em 1987, pela EMBRAPA, sendo recomendada para os estados de Santa Catarina e Paraná, sendo sensível à deficiência hídrica na fase reprodutiva (Mesquita, 2013). A cultivar Embrapa 48, também da EMBRAPA, foi lançada em 1998, com recomendação para Paraná, São Paulo e Mato Grosso do Sul, tendo sido considerada tolerante à deficiência hídrica. A cultivar comercial da COODETEC, CD202 IPRO foi caracterizada como genótipo moderadamente tolerante à deficiência hídrica (Pitol, 2015).

Avaliando respostas fisiológicas (taxa fotossintética, resistência estomatal, teor relativo de água, teor de clorofila, concentração interna de CO₂, atividade de peroxidase e potencial da água na folha) da BR16 submetida à deficiência hídrica, observou-se que à medida em que a intensidade da deficiência hídrica acentuou, o teor de clorofila, a taxa fotossintética e o teor

relativo de água reduziram, e a resistência estomatal aumentou (Nepomuceno *et al.*, 1993). Farias *et al.* (1993) verificaram redução no rendimento de grãos quando plantas de soja não foram irrigadas, sendo que a cultivar BR16 foi uma das que apresentou maior redução na produtividade, apresentando, também, menor número de raízes nas camadas mais profundas do solo (Neumaier *et al.*, 1993). Dessa forma, comprovam-se as observações empíricas da maior sensibilidade da cultivar BR16 à deficiência hídrica.

A cultivar EMB48, embora tenha sido prejudicada pela deficiência hídrica no período reprodutivo, foi mais produtiva do que a cultivar BR16, tanto na condição irrigada quanto em estresse hídrico (Barbosa *et al.*, 2015). Testando o efeito do estresse hídrico, em quatro tratamentos a campo: coberto no período vegetativo (EV), coberto no período reprodutivo (ER), descoberto irrigado (DI) e descoberto não irrigado (DNI), a cultivar BR16 apresentou maior número de nós em R_8 que a cultivar EMB48, em EV, ER e DNI (Bianco *et al.*, 2013). A cultivar EMB48 apresentou menor índice de área foliar em R_5 sob EV (se comparado ao tratamento DI), o que possivelmente indica que a cultivar possui um mecanismo de controle sobre o crescimento e a expansão da área foliar para evitar a perda de água por transpiração sob estresse hídrico (Bianco *et al.*, 2013).

Ainda comparando as cultivares EMB48 e BR16, a transpiração e o conteúdo foliar de ureídeos (alantoína e ácido alantóico) não diferiram entre as cultivares sob estresse hídrico (Carvalho *et al.*, 2013). No entanto, em condição irrigada, BR16 apresentou maior transpiração e teor de ureídeos que a EMB48 (Carvalho *et al.*, 2013). A análise do potencial hídrico mostrou que, sob irrigação, os valores foram menos negativos para a cultivar BR16, enquanto na condição estressada foi o oposto (Carvalho *et al.*, 2013). A cultivar EMB48 utiliza um mecanismo de conservação da água, mesmo quando a umidade do solo é suficiente para abastecer totalmente a demanda hídrica da planta, o que pode ser responsável pela manutenção da água no perfil do solo por um período maior de tempo, estratégia que pode ser vantajosa em condições de longo período de seca e/ou de seca terminal (Carvalho *et al.*, 2013).

Avaliando genótipos de soja, no período de germinação, quanto à tolerância ao estresse por deficiência hídrica em substrato embebido com polietileno glicol (PEG 6000), as cultivares CD204, CD216, EMB48, BRS132 e CD205 apresentaram os menores percentuais de redução da biomassa seca das plantas (Teixeira *et al.*, 2008a). Com relação à redução no comprimento de raiz primária das plântulas, a cultivar EMB48 destacou-se com a menor redução (31,76 %), não diferindo estatisticamente das cultivares CD202, CD206, CD215, CD216 e BRS184 (Teixeira *et al.*, 2008a). No comprimento total das plântulas, os menores percentuais de redução foram obtidos nas cultivares EMB48, CD202, CD215 e CD216, sendo essas consideradas mais tolerantes à deficiência hídrica durante a germinação (Teixeira *et al.*, 2008a).

Através do agrupamento dos genótipos pelo método hierárquico do vizinho mais próximo, utilizando a distância euclidiana, verificou-se a existência de dissimilaridade genética

entre as cultivares avaliadas (Teixeira *et al.*, 2008a). A cultivar EMB48 encontra-se isolada de um segundo grupo formado pelas cultivares CD202 e BRS184, seguida de um terceiro grupo, formado pelas demais cultivares consideradas sensíveis à deficiência hídrica (Teixeira *et al.*, 2008a).

Através do método de embebição do papel-solução com soluções contendo polietileno glicol (PEG 6000), em diferentes potenciais osmóticos as cultivares CD202 e EMB48 apresentaram as menores médias de redução para as variáveis: germinação, classificação do vigor das plântulas, comprimento das plântulas e biomassa seca das plântulas sendo as mais tolerante ao estresse osmótico (Teixeira *et al.*, 2008b).

2.6 Referências

ASAARI, M.A.M. *et al.* Detection of plant responses to drought using close-range hyperspectral imaging in a high-throughput phenotyping platform. *In: WORKSHOP ON HYPERSPECTRAL IMAGE AND SIGNAL PROCESSING: EVOLUTION IN REMOTE SENSING*, 9, 2018, Amsterdam. [Abstracts]. Amsterdam: IEEE, 2018. (Conference paper). Disponível em: <https://ieeexplore.ieee.org/document/8747228>. Acesso em: jul. 2019.

BARBOSA, D.A. *et al.* Influência do déficit hídrico sobre parâmetros agronômicos das cultivares de soja Embrapa 48 e BR 16 em condições de campo. *In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA*, 7., MERCOSOJA, 6., 2015, Florianópolis. **Anais**. Londrina: Embrapa Soja, 2015. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/1019030/influencia-do-deficit-hidrico-sobre-parametros-agronomicos-das-cultivares-de-soja-embrapa-48-e-br-16-em-condicoes-de-campo>. Acesso em: ago. 2020

BATTISTI, R. *et al.* Assessment of soybean yield with altered water-related genetic improvement traits under climate change in Southern Brazil. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v.83, n.2, p.1–14, 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030116302155>. Acesso em: jul. 2019.

BERGAMASCHI, H. Desenvolvimento de déficit hídrico em culturas. *In: BERGAMASCHI, H. (coord.). Agrometeorologia Aplicada à Irrigação*. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS. p.25-32, 1992.

BIANCO, L. *et al.* Algumas características das cultivares de soja Embrapa 48 e BR 16 em diferentes regimes hídricos. *In: JORNADA ACADÊMICA DA EMBRAPA SOJA*, 8., 2013, Londrina. **Resumos**. Londrina: Embrapa Soja, 2013. p. 135-139. (Documentos / Embrapa Soja, ISSN 2176-2937; n.339). Disponível em: <https://www.embrapa.br/documents/1355202/1529289>. Acesso em: ago. 2020.

BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. **Australian Journal of Agricultural Research**, Camberra, v.56, n. 11, p.1159-1168, 2005. Disponível em: <https://www.publish.csiro.au/cp/ar05069>. Acesso em: set. 2018

CARVALHO, J.F.C. *et al.* Drought tolerance mechanisms of two brazilian soybean cultivars: BR 16, drought sensitive and Embrapa 48, drought tolerant. *In: WORLD SOYBEAN*

RESEARCH CONFERENCE, 9., 2013, Durban. **Anais**. Durban: OPDT: OPOT, Abst. 366, 2013.

CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, Canberra, v.30, n.3, p.239–264, 2003. Disponível em: <https://www.publish.csiro.au/FP/FP02076>. Acesso em: set. 2018.

CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanism underlying plant resilience to water deficits: prospects for water saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, Reino Unido, v.55, n.407, p.2365-2384, 2004. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/55/407/2365/496052>. Acesso em: set. 2018.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). **Acompanhamento da safra brasileira de grãos**. Brasília: Conab. 2019. Disponível em: <http://www.conab.gov.br>. Acesso em: ago. 2019.

COUTINHO, F.S. *et al.* Mechanism of the drought tolerance of a transgenic soybean overexpressing the molecular chaperone BiP. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, New Delhi, v.25, n.2, p.457–472, mar. 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00643-x>. Acesso em: jul. 2020.

DARYANTO, S.; WANG L.; JACINTHE P-A. Global synthesis of drought effects on food legume production. **PLoS ONE**, San Francisco, v.10, n.6, p.1-16, jun. 2015. Disponível em: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0127401>. Acesso em: set. 2018.

DINAR, A.; TIEU, A.; HUYNH, H. Water scarcity impacts on global food production. **Global Food Security**, Atlanta, v.23, n.4, p.212–226, dez. 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2211912417301220>. Acesso em: jul. 2020.

DUBEY, A. *et al.* Growing more with less: Breeding and developing drought resilient soybean to improve food security. **Ecological Indicators**, Amsterdam, v.105, n.10, p.425–437, dez. 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1470160X1830147X>. Acesso em: jul. 2020.

DUTTA, T. *et al.* Compatible solute engineering of crop plants for improved tolerance toward abiotic stresses. In: Wani, S.H. (Ed.). **Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants**. [S.l.]: Academic Press, 2018. cap.11, p.221–254.

ELSAYED, S.; DARWISH, W. Hyperspectral remote sensing to assess the water status, biomass, and yield of maize cultivars under salinity and water stress. *Crop Production and Management*. **Bragantia**, Campinas, v.76, n.1, p.62-72, 2017. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0006-87052017000100062&lng=pt&nrm=iso&tlng=en. Acesso em: jul. 2020.

FARIAS, J.R.B.; NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N. Rendimento de genótipos semi-precoces de soja submetidos ou não à irrigação. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 14., 1992, Campo Grande. **Atas**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO / EMPAE1R-MS, 1993. 123p. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 56).

FAOSTAT - FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS STATISTICS. **Rankings**. [2019]. Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/>. Acesso em: ago. 2019.

HA, C.V. *et al.* Comparative analysis of root transcriptomes from two contrasting drought-responsive Williams 82 and DT2008 soybean cultivars under normal and dehydration conditions. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v.6, n.551. p.1-12, 2015. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00551/full>. Acesso em: set. 2018.

HERRERO, M. *et al.* **Drivers of change in crop–livestock systems and their potential impacts on agro-ecosystems services and human wellbeing to 2030**: a study commissioned by the CGIAR Systemwide Livestock Programme. Nairobi: ILRI, 2012. 114p.

HIRAKURI, M. H.; LAZZAROTTO, J. J. **Evolução e perspectiva de desempenho econômico associados com a produção de soja nos contextos mundial e brasileiro**. Londrina: Embrapa Soja, 2011. 69p. (Documentos / Embrapa Soja, ISSN 2176-2937; n. 319). Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/887037/1/Doc3192ED1.pdf>. Acesso em: set. 2018.

HOSSAIN, M.M.; LAM, H.M.; ZHANG, J. Responses in gas exchange and water status between drought-tolerant and -susceptible soybean genotypes with ABA application. **The Crop Journal**, Beijing, v.3, n.6, p.500-506, 2015. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214514115001038>. Acesso em: set. 2018.

IQBAL, N. *et al.* Drought Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) by Improved Photosynthetic Characteristics and an Efficient Antioxidant Enzyme Activities Under a Split-Root System. **Frontiers in Physiology**, Lausanne, v.10, n.786, abr. 2019. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2019.00786/full>. Acesso em: jul. 2020.

JUMRANI, K.; BHATIA, V.S. Identification of drought tolerant genotypes using physiological traits in soybean. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, New Delhi, v.25, n.3, p.697–711, mar. 2019a. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00665-5>. Acesso em: nov. 2019.

JUMRANI, K.; BHATIA, V.S. Interactive effect of temperature and water stress on physiological and biochemical processes in soybean. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, New Delhi, v.25, n.3, p.667–681, abr. 2019b. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00657-5>. Acesso em: nov. 2019.

KHAN, M.J. *et al.* Modern Trends in Hyperspectral Image Analysis: A Review. **IEEE Access**, Piscataway, v.6, n. 3, p.14118-14129, mar. 2018. Disponível em: <https://ieeexplore.ieee.org/document/8314827>. Acesso em: jul. 2020.

KIM, Y. *et al.* Hyperspectral image analysis for water stress detection of apple trees. **Computers and Electronics in Agriculture**: Amsterdam, v.77, n.2, p.155-160, jul. 2011. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168169911000974>. Acesso em: jul. 2020.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. 531p.

LEVITT, J. **Responses of plants to environmental stresses**. [S.I.]: Academic Press, 698p., 1972.

LOWE, A; HARRISON, N.; FRENCH, A.P. Hyperspectral image analysis techniques for the detection and classification of the early onset of plant disease and stress. **Plant Methods**:

London, v.13, n.80, 12p., 2017. Disponível em:
<https://plantmethods.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13007-017-0233-z>. Acesso em: jul. 2020.

MANAVALAN, L.P. *et al.* Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. **Plant and Cell Physiology**: Reino Unido, v.50, n.7, p.1260–1276, 2009. Disponível em: <https://academic.oup.com/pcp/article/50/7/1260/1889305?searchresult=1>. Acesso em: ago. 2018.

MARQUEZ-GARCIA, B. *et al.* Redox markers for drought-induced nodule senescence, a process occurring after drought-induced senescence of the lowest leaves in soybean (*Glycine max*). **Annals of Botany**: v.116, n.4, p.497–510, set. 2015. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4577989/>. Acesso em: ago. 2018.

MESQUITA, R.O. **Determinantes fisiológicos e moleculares da resposta diferencial à seca em soja**. 2013. 143f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2013.

MOREIRA, M.A.; SHIMABUKURO, Y.E. Cálculo do índice de vegetação a partir do sensor AVHRR. *In*: FERREIRA, N. J. **Aplicações ambientais brasileiras dos satélites NOAA e TIROS-N**. São Paulo: Oficina de Textos, 2004. cap.4, p.79-101.

MUNDREE, S.G. *et al.* Physiological and molecular insights into drought tolerance. **African Journal of Biotechnology**, Lagos, v.1, n.2, p.28-38, dez. 2002. Disponível em: <https://academicjournals.org/journal/AJB/article-abstract/3FCE5D66374>. Acesso em: ago. 2018.

NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J.R.B. Respostas fisiológicas de cultivares de soja à disponibilidade hídrica no solo. Reunião de pesquisa de soja da região central do Brasil, 14., 1992, Campo Grande. **Atas**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO / EMPAER-MS, 1993. 123p. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 56).

NEUMAIER, N.; FARIAS, J.R.B.; NEPOMUCENO, A.L. Comportamento do sistema radicular de soja relativo ao fator água no solo. REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 14., 1992, Campo Grande. **Atas**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO / EMPAER-MS. 123p., 1993. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 56).

NUCCIO, M.L. *et al.* Where are the drought tolerant crops? An assessment of more than two decades of plant biotechnology effort in crop improvement. **Plant Science**, Amsterdam, v.273, n. 8, p.110–119, ago. 2018. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S016894521731213X>. Acesso em: set. 2019.

NUNES, C.M. de J. **Caracterização da resposta ao déficit hídrico de linhas transgênicas de *Medicago truncatula* cv. Jemalong**. 2007. 74f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Biotecnologia) - Universidade de Lisboa, Lisboa, 2007.

OECD-FAO - ORGANIZAÇÃO PARA A COOPERAÇÃO E PARA O DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO DA ORGANIZAÇÃO DAS NAÇÕES UNIDAS PARA ALIMENTAÇÃO E AGRICULTURA. **OECD-FAO Agricultural Outlook 2009-2018**. Rome: FAO; Paris: OECD.2009.

OECD-FAO - ORGANIZAÇÃO PARA A COOPERAÇÃO E PARA O DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO DA ORGANIZAÇÃO DAS NAÇÕES UNIDAS

PARA ALIMENTAÇÃO E AGRICULTURA. **OECD-FAO Agricultural Outlook 2018-2027**. Rome: FAO; Paris: OECD.2018.

OYA, T. *et al.* Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars: evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. **Plant Production Science**, Tokyo, v.7, n.2, p.129-137, 2004. Disponível em: tandfonline.com/doi/abs/10.1626/pps.7.129. Acesso em: ago. 2018.

PARANÁ. Secretaria de Estado da Agricultura e do Abastecimento (SEAB). Departamento de Economia Rural (DERAL). **Soja – análise da conjuntura agropecuária novembro 2013**. Curitiba, 2013. 17p.

PARANÁ. Secretaria de Estado da Agricultura e do Abastecimento (SEAB). Departamento de Economia Rural (DERAL). **Soja – análise da conjuntura agropecuária novembro 2015**. Curitiba, 2015. 16p.

PARANÁ. Secretaria de Estado da Agricultura e do Abastecimento (SEAB). Departamento de Economia Rural (DERAL). **Soja – análise da conjuntura**. Curitiba, 2018. 16p.

PARSONS, D.J. *et al.* Regional variations in the link between drought indices and reported agricultural impacts of drought. **Agricultural Systems**, London, v.173, n.6, p.119–129, jul. 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308521X18310643>. Acesso em: jul. 2020.

PHITAN, P.A. **Dados hiperespectrais aplicados na avaliação de videiras da cultivar Cabernet Sauvignon infectadas com alguns patógenos**. 2019. 60 f. Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2019.

PITOL, C. Soja mais produtiva e tolerante a seca. *In*: LOURENÇÃO, A.L.F. *et al.* (Ed.) **Tecnologia e produção: Soja 2014/2015**. Curitiba: Midiograf, 2015. cap.2, p.28-36. (Fundação MS)

RAY, S.S. *et al.* Evaluation of hyperspectral indices for LAI estimation and discrimination of potato crop under different irrigation treatments. **International Journal of Remote Sensing**, Abingdon, v.27, n.24, p.5373-5387, abr. 2006. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/01431160600763006>. Acesso em: ago. 2018.

ROSA, R. **Introdução ao Sensoriamento Remoto**. Uberlândia: EDUFU, 2003. 136p.

SAHOO, R.N.; RAY, S.S.; MANJUNATH, K.R. Hyperspectral remote sensing of agriculture. **Current Science**, Bangalore, v.108, n.5, 2015. Disponível em: https://www.researchgate.net/journal/0011-3891_Current_science. Acesso em: ago. 2018.

SMITH, R. **Introduction to Remote Sensing of the Environment**. Lincoln: MicroImages, Inc. 2001. 32p. Disponível em: <https://www.microimages.com>. Acesso em: jul. 2020.

TEIXEIRA, L.R. *et al.* Avaliação de cultivares de soja quanto à tolerância ao estresse hídrico em substrato contendo polietileno glicol. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v.30, n.2, p.217-223, abr. 2008a. Disponível em: <http://periodicos.uem.br/ojs/index.php/ActaSciAgron/article/view/1731>. Acesso em: jul. 2020.

TEIXEIRA, L.R. *et al.* Avaliação de cultivares de soja quanto à tolerância ao estresse hídrico. **Revista Ceres**, Viçosa, v.55, n.3, p.194-202, 2008b. Disponível em: <http://www.ceres.ufv.br/ojs/index.php/ceres/article/view/3322>. Acesso em: jul. 2020.

UNITED STATES. Department of Agriculture. Foreign Agricultural Service (FSA-USDA). **PSD Online - Custom Query**. Disponível em: <http://apps.fas.usda.gov/psdonline/psdQuery.aspx>. Acesso em: ago. 2019.

XIONG, L.; ZHU. J.-K. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. **Plant, Cell and Environment**: Hoboken, v.25, n.2 p.131-139, fev. 2002. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11841658/>. Acesso em: ago. 2019.

XUE, J., SU, B. Significant remote sensing vegetation indices: a review of developments and applications. **Journal of Sensors**, Cairo, v.2017, n. 3, p.1-17, maio. 2017. Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/js/2017/1353691/>. Acesso em: ago. 2019.

ŽIBRAT, U. et al. Pipeline for imaging, extraction, pre-processing, and processing of time-series hyperspectral data for discriminating drought stress origin in tomatoes. **MethodsX**: Amsterdam, v.6, n.1, p.399-408, 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article>. Acesso em: jul. 2020.

3 CAPÍTULO 1

Efeitos da deficiência hídrica sobre os cultivos, com enfoque na cultura da soja

3.1 Introdução

Com o crescimento populacional aumenta também a preocupação com a disponibilidade de recursos para atender a demanda futura de alimentos. Recursos como terra e água, avanços tecnológicos e boas práticas agrícolas, além da adequação aos acordos comerciais internacionais (Dinar *et al.*, 2019). A FAO (2017) estimou que, em 2016, o número de pessoas cronicamente subnutridas no mundo aumentou para 815 milhões, ante 777 milhões em 2015.

Atualmente, ocorrem reduções nos rendimentos das culturas por causa das mudanças climáticas globais. Prospecta-se que essas mudanças afetem ainda mais a disponibilidade de água no futuro, de maneira desuniforme nos continentes, distorcendo ainda mais sua, já desigual, disponibilidade espacial. Os efeitos adversos serão sentidos no rendimento das culturas em várias regiões/continentes devido à redução das precipitações, aumento das temperaturas e ao incremento no uso de irrigação na agricultura (Dinar *et al.*, 2019). Os casos de secas generalizadas devem aumentar nos próximos 30 a 90 anos e as temperaturas médias estão mais altas (Dai, 2012).

Leguminosas desempenham um papel importante em sistemas agrícolas e contribuem para a segurança alimentar no mundo em desenvolvimento. A soja (*Glycine max* L.) é uma cultura importante na alimentação mundial, sendo o aumento de sua produção sob condições de estresse hídrico, num cenário de mudanças nas condições climáticas, essencial para enfrentar os desafios da segurança alimentar global (Dubey *et al.*, 2019). A soja é comumente cultivada em condições de sequeiro, sendo a disponibilidade de água a principal restrição ao seu cultivo. A deficiência hídrica é um dos principais responsáveis pelo *gap* de produção de soja no Sul do Brasil e essa lacuna tende a aumentar com as mudanças climáticas. Uma alternativa para reduzir esse *gap* é identificar cultivares de soja com características associadas à tolerância à seca (Battisti *et al.*, 2017; Dubey *et al.*, 2019). Além disso, é preciso adaptar o manejo às variações na disponibilidade de água de ano para ano (Di Mauro *et al.*, 2019).

Embora a precipitação total anual no Brasil seja suficiente para o cultivo da soja, deficiências hídricas são comumente causadas por períodos de seca de algumas semanas durante o período de crescimento da cultura (Oya *et al.*, 2004). A redução dos níveis de água se relaciona positivamente com o decréscimo da produtividade, mas a extensão do impacto varia entre espécies de leguminosas e o estado fenológico da planta quando a seca ocorre (Daryanto *et al.*, 2015; Buezo *et al.*, 2019). A diminuição da produtividade em leguminosas é, geralmente, maior quando a seca ocorre durante a sua fase reprodutiva em comparação com a fase vegetativa (Daryanto *et al.*, 2015; Buezo *et al.*, 2019; Cui *et al.*, 2019).

Dependendo das características genótípicas, a soja usa de 450 a 700 mm de água durante a fase de crescimento, sendo considerada sensível ao estresse hídrico, especialmente no período crítico da sua ontogenia, ou seja, no início do desenvolvimento reprodutivo, durante o desenvolvimento do embrião, causando o abortamento de legumes (Liu *et al.*, 2004; Buezo *et al.*,

2019). Existem diferenças significativas entre as espécies de leguminosas em relação à sua capacidade de aclimação à seca, medida pela sua capacidade de manter o alto rendimento após um período de estresse hídrico. Sob reduções de água entre 60 e 65 %, a queda de produtividade em soja foi de 28 % (Oya *et al.*, 2004; Daryanto *et al.*, 2015).

Dados do Estado do Kentucky (EUA) indicam que, ao longo dos últimos anos, até 56 % da receita da soja foi perdida devido à seca (Craft *et al.*, 2015). Durante a primeira metade do século XX, a perda de receita atingiu até 77 %. Os anos de 1999 e 2007, anos de seca local, experimentaram rendimentos notavelmente baixos de soja em comparação com a média da respectiva década. Durante esses anos, a produtividade de soja foi 0,82 toneladas métricas por hectare menor do que a média decenal. Em 2007, a produção foi 44 % inferior à média decenal (Craft *et al.*, 2015).

Embora seja conhecido que as variedades de soja apresentam diferenças genótípicas à seca e que existam cultivares de soja que apresentam tolerância à seca, existe pouca pesquisa objetivando encontrar os principais mecanismos fisiológicos envolvidos nessa diferenciação (Buezo *et al.*, 2019). Torna-se cada vez mais importante identificar genótipos de soja tolerantes, capazes de crescer bem sob abastecimento limitado de água, e entender os mecanismos envolvidos nessa tolerância.

3.2 Caracterização do estresse por déficit hídrico e seus efeitos sobre as plantas

O estresse em plantas é, num conceito simples, um fator externo que provoca uma influência desvantajosa na planta, implicando num significativo desvio das condições ótimas de desenvolvimento. O estresse hídrico ocorre quando a disponibilidade de água no solo é inferior à demanda hídrica exigida pela planta. Altas taxas de transpiração da planta, associadas a menor disponibilidade de água no solo, em conjunto com a falta da reposição de água pela chuva, são os motivos que levam à desidratação dos tecidos ao longo do tempo (redução do estado hídrico da planta e perda de homeostase celular). A deficiência hídrica é um estresse ambiental com grandes consequências no desenvolvimento das plantas e, conseqüentemente, na produtividade agrícola, principalmente quando ocorre concomitantemente com outros estresses (Levitt, 1972; Chaves & Oliveira, 2004; Ashraf, 2010; Garcia, 2015).

Deficiências hídricas podem ocorrer como consequência de um declínio sazonal na disponibilidade de água no solo ou podem resultar de períodos de seca. O momento (estádio de desenvolvimento da cultura), a intensidade e a duração dos episódios de estresse são fundamentais para determinar seus efeitos (Chaves & Oliveira, 2004). A maioria das plantas exerce alguma medida de controle sobre o estado de água das folhas, minimizando as mudanças no conteúdo de

água foliar à medida que o solo seca, principalmente através do fechamento estomático (Ihuoma & Madramootoo, 2017).

O *status* da água da planta mede a resposta de uma planta aos efeitos combinados da disponibilidade de água no solo, demanda evaporativa, resistência hidráulica interna e a capacidade de absorção da interface planta-raiz (Ihuoma & Madramootoo, 2017). A resposta das plantas ao estresse hídrico depende das condições ambientais e das necessidades de evapotranspiração da cultura (Ihuoma & Madramootoo, 2017). O primeiro impacto da deficiência hídrica é, em nível celular, a perda de turgor na célula, acompanhado da redução do potencial hídrico e osmótico. A perda de turgor celular afeta diretamente o crescimento das plantas, pela paralisação do alongamento e da divisão celular (Pedrol *et al.*, 2000).

Ao nível da planta, a captação de carbono também é reduzida devido à inibição do crescimento, visto que a divisão e a expansão celular são diretamente afetadas pelo estresse hídrico (Chaves & Oliveira, 2004). Dentre as estratégias de plantas que em geral permitem sua adaptação à seca, deve-se dar atenção especial à assimilação de carbono, já que as plantas enfrentam o dilema crucial de "perder água para fixar carbono" (Zhu, 2002; Christmann *et al.*, 2007). Essas estratégias de sobrevivência, entretanto, não são agronomicamente interessantes, muitas vezes resultando em perdas de rendimento.

A seca induz respostas contrastantes nas características fisiológicas e produtivas de diferentes variedades de soja. Entretanto, o rendimento de grãos, a biomassa das plantas, a assimilação de CO₂ (redução da fotossíntese via redução da condutância estomática, devido ao fechamento estomático) e os teores totais de clorofila nas folhas (Chl a + b) reduzem tanto em variedades sensíveis quanto em tolerantes (Buezo *et al.*, 2019; Cui *et al.*, 2019; Dubey *et al.*, 2019). Essa redução, porém, é significativamente superior em cultivares sensíveis (Buezo *et al.*, 2019).

A tolerância à seca no seu contexto fisiológico, definida de acordo com Levitt (1972), é determinada pela capacidade das plantas em evitar e/ou tolerar a desidratação. O potencial de produção é definido como o máximo de produção em condições não indutoras de estresse. A produtividade, ou produção efetiva, em condições de estresse hídrico é determinada por fatores genéticos (adaptação), como a capacidade de resistência à seca e a capacidade de uso eficiente da água. Quando um genótipo consegue manter-se mais produtivo sob deficiência hídrica, é considerado mais tolerante à seca (Nunes, 2007).

3.3 Estratégias utilizadas pelas plantas para reduzir os efeitos da seca

A diminuição do conteúdo de água no solo afeta acentuadamente alguns processos morfofisiológicos, enquanto outros são relativamente insensíveis. O efeito da deficiência hídrica

na produção depende da época de ocorrência e de sua severidade (Buezo *et al.*, 2019). Em soja, nas fases de germinação e emergência, diminui o estande de plantas. No florescimento, causa o abortamento das flores e impede a antese, enquanto no enchimento dos grãos, afeta o peso dos grãos e, conseqüentemente, a produção (Berlato, 1981; Fageria, 1989). Durante o primeiro período, tanto o excesso como a falta de água são prejudiciais para o estabelecimento da cultura e para a obtenção de uniformidade na população de plantas, sendo a água em excesso mais limitante do que a deficiência. As sementes de soja precisam absorver pelo menos 50 % do seu peso em água para garantir uma boa germinação (Avila *et al.*, 2013). Plantas de soja submetidas à deficiência hídrica durante a fase de desenvolvimento (V4) podem ter sua tolerância aumentada à falta de água em estádios posteriores, sendo essa associada a um mecanismo de aclimatação da planta (Kron *et al.*, 2008).

O estresse hídrico diminui o crescimento e a produtividade da soja, afetando o crescimento em níveis morfológicos, bioquímicos e moleculares, prejudicando vários processos metabólicos e fisiológicos nas plantas (Dubey *et al.*, 2019). Em geral, as respostas da planta ao estresse podem ser de três tipos: manutenção da homeostase, detoxificação de elementos nocivos e recuperação do crescimento (Xiong & Zhu, 2002). Essas também podem ser agrupadas em três fases, de acordo com a severidade do estresse. Quando o estresse não é muito forte, a planta tenta evitar passar pela escassez de água, balanceando seu consumo, reduzindo as perdas através do fechamento estomático. Quando o estresse aumenta, as plantas tentam, tanto quanto possível, aumentar a quantidade de água nas células, aumentando o número de raízes e reduzindo o crescimento da parte aérea (Arumingtyas *et al.*, 2012).

A soja pode sustentar o impacto da seca se houver um sistema radicular bem desenvolvido e profundo no estágio de plântula (Dubey *et al.*, 2019). Entretanto, para obter melhor resposta, deve-se buscar combinar diversas características que conferem maior tolerância à seca, entre elas: maior profundidade radicular; fração máxima de matéria seca da parte aérea desviada para o crescimento radicular sob estresse hídrico; redução precoce da transpiração sob deficiência hídrica leve; transpiração limitada em função do déficit de pressão de vapor; tolerância da fixação biológica de nitrogênio à seca e redução da sensibilidade do período de enchimento de grãos à deficiência hídrica (Battisti *et al.*, 2017). Variedades de alta produtividade de soja, sob seca, lidam com a escassez de água, melhorando suas defesas fotoprotetoras e investindo em crescimento e produtividade, características intrinsecamente ligadas a uma maior eficiência no uso da água (Buezo *et al.*, 2019). Sabe-se que a limitação hídrica afeta negativamente o crescimento vegetativo das plantas. Porém, a redução da taxa fotossintética causada pelo menor crescimento tem efeito negativo sobre o rendimento da soja (Dubey *et al.*, 2019), demonstrando novamente a dicotomia das plantas entre crescer e sobreviver.

Se o estresse por seca for prolongado, com disponibilidade de água realmente baixa, a planta apresentará várias respostas, incluindo a acumulação de materiais dissolvidos ou proteínas,

alterações no metabolismo, desintoxicação de radicais livres (ROS – Espécies Reativas de Oxigênio), buscando evitar e/ou mitigar os danos às células devido à perda de água (Arumingtyas *et al.*, 2012).

Em geral, células vegetais percebem o estresse através de receptores na membrana plasmática, o sinal é então traduzido e, como resultado, mensageiros secundários, como hormônios, são gerados. Há a ativação de uma cascata de sinalização, mediada por proteínas quinases, que promovem a regulação da expressão gênica por diferentes reguladores da transcrição e a indução de várias vias de defesa, como o metabolismo antioxidante e osmoproteção, para conferir tolerância a estresses ambientais (Coutinho *et al.*, 2019).

3.3.1 Manutenção da homeostase e do turgor celular: ajuste osmótico e fechamento estomático

A homeostase pode ser amplamente definida como uma resposta do organismo a uma mudança ambiental para que algum aspecto da condição interna da planta seja mantido relativamente constante. Implica que as plantas empregam uma forma de fazer face às flutuações ambientais na concentração dos íons no nível celular, tecidual e de planta inteira. Ocorre, para tanto, aumento da concentração de elementos no citosol, podendo alterar a esfera de hidratação das macromoléculas afetando, portanto, sua conformação e interações de carga. Solutos compatíveis são sintetizados em resposta ao estresse osmótico e podem ocorrer em altas concentrações intracelulares sem prejudicar o metabolismo celular normal. As propriedades dos solutos compatíveis facilitam a manutenção da pressão de turgescência favorável durante o estresse hídrico e, além disso, podem servir como agentes de proteção por meio da estabilização de proteínas. Solutos compatíveis também demonstraram funcionar como sequestrantes de radicais livres e protetores da membrana celular e da maquinaria metabólica sob desidratação (Mundree *et al.*, 2002).

Mudanças significativas no potencial hídrico do ambiente impõem estresse osmótico às plantas, perturbando a atividade celular normal e, até mesmo, causando sua morte (Xiong & Zhu, 2002). Para evitar danos mais severos, as plantas controlam a perda de água nas células, por meio do fechamento estomático e pela síntese e transporte de compostos orgânicos como prolina e proteínas solúveis para o interior das células. Tais mecanismos contribuem para limitar as perdas de água da planta para a atmosfera e reduzir o potencial osmótico para manutenção da turgescência celular (Pedrol *et al.*, 2000; Garcia, 2015; Dubey *et al.*, 2019).

O ajuste osmótico e o acúmulo celular de solutos compatíveis têm papel amplamente reconhecido na adaptação das plantas à desidratação, principalmente, por meio da manutenção de turgescência e da proteção das funções celulares (Blum, 2016). Por meio do ajuste do potencial osmótico, as células vegetais conseguem manter uma pressão de turgor positiva, de maneira a

atender à exigência de toda a planta, equilibrando seu balanço de água (Chaves *et al.*, 2003). Além disso, é um importante regulador da condutância estomática (Blum, 2016). O ajuste osmótico é, portanto, considerado um dos processos cruciais na aclimatação das plantas à seca, porque sustenta a atividade metabólica do tecido (Chaves *et al.*, 2003), além de permitir a manutenção do crescimento e da fotossíntese mesmo em menores potenciais de água no solo e nas folhas (Turner, 2016). De fato, o crescimento é inibido pela deficiência hídrica antes da fotossíntese, levando à liberação de açúcares para o ajuste osmótico. O ajuste osmótico pode parecer um inibidor do crescimento, mas, ao mesmo tempo, é um protetor da fotossíntese (Blum, 2016).

A biossíntese e a acumulação de osmólitos sob condições de estresse abiótico são mecanismos intrincados que evoluíram nas plantas para manter a integridade e a sobrevivência celular (Dutta *et al.*, 2018). Dentre eles, um que tem recebido muita atenção, é a prolina. Acúmulos de prolina podem aumentar a tolerância das plantas aos diversos estresses abióticos (Mundree *et al.*, 2002; Xiong & Zhu, 2002; Ashraf, 2010; Arumingtyas *et al.*, 2012). O acúmulo de prolina é um indicador confiável de estresse ambiental imposto em plantas (Hossain *et al.*, 2014). A prolina desempenha papel no ajuste osmótico, na manutenção do turgor e no crescimento de raízes em condições de seca. A seca provoca um aumento nos teores de prolina, tanto em cultivares de soja tolerantes quanto nas sensíveis (Arumingtyas *et al.*, 2012; Iqbal *et al.*, 2019; Jumrani & Bhatia, 2019a). A tendência de acumulação de prolina livre nas plantas sob qualquer condição de estresse abiótico é um indicador de um mecanismo de prevenção ao estresse.

Nas plantas, a prolina é sintetizada no citoplasma e nas mitocôndrias a partir de glutamato (Hare *et al.*, 1999). Os genes que codificam as enzimas da síntese de prolina foram clonados em várias espécies de plantas, e sua expressão demonstrou ser regulada positivamente por limitação de água e pelo estresse osmótico, envolvendo ambas as cascatas de sinalização ácido abscísico-dependente e independente (Hare *et al.*, 1999). O acúmulo de elevados teores de prolina em células foi associado à prevenção da desnaturação proteica, à preservação da estrutura e atividade enzimática e à proteção de membranas de danos causados por ROS. Estes efeitos do acúmulo de prolina podem ser ainda mais importantes que seu papel no ajuste osmótico (Hare *et al.*, 1999). As concentrações de prolina aumentam de cinco a 10 vezes em folhas submetidas à deficiência hídrica mais severa (de 30 a 22 % do suprimento de água) (Pedrol *et al.*, 2000). Como resultado do reduzido crescimento sob estresse severo, os fotoassimilados fornecidos pela fotossíntese foram desviados para o armazenamento de biomassa não-estrutural, como por exemplo, compostos orgânicos, tais como prolina e proteínas solúveis (Pedrol *et al.*, 2000).

Observam-se também incrementos nas concentrações de sacarose em resposta ao estresse hídrico, ainda que em níveis variáveis por espécie (Mundree *et al.*, 2002). A sacarose funciona como um osmoprotetor típico, estabilizando as membranas celulares e mantendo a turgescência. Como um açúcar não redutor facilmente metabolizável, a sacarose pode servir como uma fonte de energia imediata após a reidratação. A trealose, um açúcar não redutor, possui também papel

na redução do potencial osmótico, tendo papel significativo na proteção das plantas contra estresses. Linhagens transgênicas que expressam genes que codificam enzimas chaves envolvidas na biossíntese de trealose, demonstraram que seu acúmulo resulta em maior tolerância à seca (Ashraf, 2010). Plantas transformadas exibiram reforçada tolerância à seca, associada à diminuição do extravasamento de eletrólitos, da peroxidação lipídica e do conteúdo de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), junto a um incremento no teor de clorofila em comparação com as plantas não transformadas (Mundree *et al.*, 2002; Ashraf, 2010).

Menores reduções no potencial hídrico foliar são observadas em cultivares mais modernas de soja sob estresse hídrico (junto ao maior ajuste osmótico), quando comparadas com as cultivares antigas (He *et al.*, 2015). As folhas acumulam maiores concentrações de ácido abscísico (ABA), induzindo mais precocemente o fechamento estomático, resultando em menores perdas de água, além de induzir o aumento na concentração de solutos e, conseqüentemente, maior ajuste osmótico (He *et al.*, 2015). O fechamento de estômatos, induzido pelo acúmulo de ABA nas folhas durante o processo de secagem do solo, desempenha papel importante na regulação das relações hídricas foliares e na tolerância à dessecação de folhas das novas cultivares de soja de alto rendimento (He *et al.*, 2015).

O fechamento de estômatos, associado à inibição do crescimento foliar, está entre as primeiras respostas à seca, protegendo as plantas de uma extensa perda de água, que pode resultar em desidratação celular, cavitação do xilema e morte (Chaves *et al.*, 2003). Independentemente do motivo de fechamento dos estômatos, a maioria das plantas tende a mostrar um aumento na eficiência do uso da água, quando a deficiência de água é suave. Este aumento resulta da relação não linear entre a assimilação de carbono e a condutância estomática, isto é, a perda de água está sendo restringida antes e de forma mais intensa que a inibição da fotossíntese (Mundree *et al.*, 2002).

A respiração, a translocação fotoassimilados e a assimilação de CO_2 caem a níveis próximos de zero, para níveis de deficiência hídrica em que o potencial hídrico foliar (Ψ_f) se encontra em torno de -1,0 a -2,0 MPa, dependendo da espécie (Salisbury & Ross, 1994). Na soja, a fotossíntese é relativamente pouco afetada até potenciais hídricos foliares abaixo de -11 bar (-1,1 MPa). Ao alcançar -16 bar (-1,6 MPa), a fotossíntese em soja é de 60 % (Boyer, 1970a). O alongamento foliar é mais severamente afetado pelo potencial hídrico foliar em declínio que a fotossíntese. Pequenas reduções no potencial hídrico foliar causam inibição considerável do alongamento foliar. A -4 bar (-0,4 MPa), o alongamento foliar em soja é cerca de 26 % do máximo observado (Boyer, 1970b).

O uso de engenharia genética de plantas buscando o aumento na concentração de osmólitos, tais como manitol, sorbitol, frutanos, trealose, ononitol, prolina, ou glicinabetaína, entre outros, pode aumentar a resistência à seca, embora os mecanismos de proteção ainda não sejam totalmente compreendidos (Hoekstra *et al.*, 2001). Uma maior concentração de osmólitos

é suficiente para diminuir o potencial osmótico celular, permitindo a manutenção da absorção de água e do turgor. Quando a concentração é baixa, esses osmólitos são designados para a função na proteção de macromoléculas (por exemplo, enzimas), tanto estabilizando as proteínas como eliminando ROS. A biossíntese de solutos compatíveis é, portanto, um mecanismo-chave, permitindo que plantas tolerantes à seca sobrevivam aos efeitos debilitantes da perda de água pela célula (Hoekstra *et al.*, 2001; Mundree *et al.*, 2002; Chaves & Oliveira, 2004).

3.3.2 Ativação do sistema antioxidante

Quando o estresse primário gera estresses secundários, ou seja, quando é gerado estresse oxidativo pela excessiva formação de espécies reativas de oxigênio (ROS), os mecanismos de detoxificação são ativados. As ROS incluem, por exemplo, peróxido de hidrogênio, radicais hidroxila, ânions superóxido e oxigênio singleto. ROS geralmente são gerados por atividades celulares normais, nas cadeias de transporte de elétrons do cloroplasto e da mitocôndria, na fotorrespiração, na respiração e na beta-oxidação de ácidos graxos. Entretanto, quando as plantas são expostas a condições de estresse biótico ou abiótico, a luz absorvida excede o uso para fotossíntese e fotorrespiração, gerando excesso de energia que leva à ativação de mecanismos fotoprotetores e de dissipação térmica. Quando esses mecanismos não são suficientes, ocorre aumento na produção de ROS (Dat *et al.*, 2000; Xiong & Zhu, 2002).

As ROS aumentam os efeitos do estresse hídrico, perturbando a membrana celular das plantas e causando danos oxidativos aos pigmentos de clorofila, lipídios, proteínas e DNA, que levam à morte celular (Iqbal *et al.*, 2019; Jumrani & Bhatia, 2019a). A capacidade de sequestrar essas ROS e reduzir os seus efeitos nocivos em macromoléculas, como proteínas e DNA, parece representar uma importante característica da tolerância ao estresse. Esta capacidade anti-oxidativa depende grandemente da severidade do estresse, da espécie e do seu estágio de desenvolvimento (Xiong & Zhu, 2002; Nunes, 2007).

O estresse hídrico leva à desorganização dos sistemas de transporte de elétrons e, portanto, em condições de deficiência hídrica os principais locais de produção de ROS na célula vegetal são organelas com atividades metabólicas altamente oxidantes ou com fluxos de elétrons, como cloroplastos e mitocôndrias (Mundree *et al.*, 2002). Dentro do aparato fotossintético, o Fotossistema II (PSII) é o mais afetado pelo estresse hídrico, especialmente dentro do complexo de evolução de oxigênio e nos centros de reação (Mundree *et al.*, 2002).

Maior disponibilidade de H₂O₂ é uma característica comumente observada em resposta a estresses. O contexto fisiológico envolve o fornecimento contínuo de estímulos ambientais que podem provocar a acumulação intracelular de H₂O₂ ou modular a resposta a tal acumulação (Chakraborty & Pradhan, 2012). Como resultado, a indução da atividade de enzimas antioxidante

é uma estratégia geral de aclimação que as plantas utilizam para superar o estresse oxidativo (Chakraborty & Pradhan, 2012).

As plantas desenvolveram mecanismos complexos de proteção para evitar o dano iniciado por radicais livres. Os principais constituintes incluem enzimas antioxidantes, como a superóxido dismutase (SOD), catalases (CAT) e peroxidases, e sequestrantes de radicais livres tais como carotenoides, ascorbato, tioredoxina, tocoferóis e glutathione oxidada e reduzida (GSSG e GSH, respectivamente) (Bohnert & Sheveleva, 1988; Mundree *et al.*, 2002; Xiong & Zhu, 2002). O sistema antioxidante funciona, portanto, como composto-chave na sinalização, constituindo uma interface metabólica dinâmica entre a percepção do estresse na célula vegetal e as respostas fisiológicas (Foyer & Noctor, 2005).

Dentre os mecanismos enzimáticos, a SOD catalisa a dismutação de O_2^- para H_2O_2 , a CAT transforma H_2O_2 em oxigênio e água, e a ascorbato peroxidase (APX) reduz H_2O_2 à água pela utilização do ascorbato como doador de elétrons (Chakraborty & Pradhan, 2012). O balanço entre SOD, APX e/ou CAT nas células é crucial para determinar o nível de ROS nas mesmas (De Gara *et al.*, 2003). A superexpressão de SOD, se for acompanhada de mecanismos de eliminação de H_2O_2 , como CAT, é um importante mecanismo, lidando com o estresse oxidativo durante condições de deficiência hídrica (Chakraborty & Pradhan, 2012). Aumento da atividade de glutathione redutase (GR) em variedades tolerantes indica que essas apresentam um ciclo ascorbato-glutathione mais ativo do que as cultivares mais sensíveis. Este ciclo tem sido implicado na mitigação dos efeitos do acúmulo de ROS (Chakraborty & Pradhan, 2012).

Sob condições de estresse hídrico, a atividade enzimática antioxidante é elevada, aumentando, conseqüentemente, a eliminação das ROS, permitindo às plantas maior tolerância à seca (Xiong & Zhu, 2002). A expressão de genes que codificam muitas destas enzimas, é também regulada por outros estresses, assim como por ABA (Xiong & Zhu, 2002).

Investigando as respostas de soja durante a recuperação pós-seca, Khan & Komatsu (2016), pela análise proteômica, observaram alterações nas concentrações de proteínas pertencentes a uma ampla gama de categorias funcionais em plântulas de soja durante a fase de recuperação pós-estresse. Um grande número de proteínas relacionadas ao metabolismo hormonal, parede celular e metabolismo secundário, demonstraram alterações na sua concentração durante o período de recuperação pós-seca de quatro dias. Notavelmente, a abundância e os níveis de atividade de peroxidases e de aldeído desidrogenase foram alterados após a remoção de estresse hídrico.

A maior atividade da peroxidase em raízes de soja durante a fase de recuperação pode estar ligada à eliminação de ROS, particularmente peróxidos, que têm síntese aumentada em resposta ao estresse oxidativo (Khan & Komatsu, 2016). O aumento da atividade da aldeído desidrogenase em resposta ao estresse hídrico desloca o metabolismo celular para a formação de derivados ácidos menos tóxicos, que podem formar acetil-CoA e promover a síntese de ácidos

graxos, reduzindo assim sua carga tóxica. Tomados em conjunto, os resultados sugerem que a peroxidase e a aldeído desidrogenase desempenham papéis essenciais na recuperação pós-seca em soja, reduzindo a carga celular de moléculas nocivas que se acumulam sob condição de estresse (Khan & Komatsu, 2016).

A atividade coordenada das diferentes enzimas de remoção de H_2O_2 desempenha um papel na homeostase redox da planta (Foyer & Noctor, 2005). Mais importante ainda, o sistema antioxidante fornece informações essenciais sobre o estado redox celular, influenciando a expressão gênica associada às respostas ao estresse, para maximizar a defesa. A interação entre ROS e os antioxidantes atua como uma interface metabólica para os sinais derivados do metabolismo e do ambiente. Esta interface modula a indução de processos de aclimatação ou, alternativamente, a execução de programas de morte celular (Foyer & Noctor, 2005).

3.3.3 Alterações morfofisiológicas

A soja é cultivada principalmente em condições de sequeiro e a variabilidade climática desempenha um papel crítico na determinação de sua produtividade. Apesar de a seca ser um fator importante que limita a produtividade da soja, faltam programas de melhoramento para o desenvolvimento de genótipos tolerantes à seca. O uso de uma característica fisiológica como critério de seleção indireto para produtividade depende de sua correlação genética com a produtividade e a interação genótipo-ambiente (Jumrani & Bhatia, 2019b).

Diferentes mecanismos fisiológicos em folhas e raízes são importantes na regulação do crescimento de genótipos de soja sob secagem progressiva do solo. Um genótipo de soja tolerante à seca pode escapar dos efeitos do estresse hídrico, aumentando a profundidade das raízes no solo, reduzindo a expansão da área foliar, fechando estômatos, mantendo maior teor relativo de água e, conseqüentemente, maior potencial hídrico e pressão de turgescência (Hossain *et al.*, 2014). Se a estratégia não for escapar, mas sim otimizar o processo produtivo sob condições de seca, deve-se selecionar genótipos com menor temperatura foliar, sistema radicular profundo, maior razão raiz/parte aérea, manutenção de alta taxa fotossintética, maior teor de cera epicuticular (redução trocas gasosas) e manutenção da eficiência do Fotossistema II (PSII) (Jumrani & Bhatia, 2019b).

A descoberta das aquaporinas foi um grande avanço na compreensão dos fluxos de água através das células. Os tecidos vasculares e as células-guarda desempenham um papel central na condução da água, controlando o fluxo de transpiração. Mas, para a água entrar e sair dos tecidos vasculares, ela tem que fluir através de células vivas. As aquaporinas podem aumentar a permeabilidade à água de membranas celulares em 10-20 vezes, sendo sua expressão e atividade reguladas pela desidratação, em resposta à seca ou ao ácido abscísico (ABA) (Maurel & Chrispeels, 2001).

O teor de clorofila pode servir como uma medida da capacidade da planta de utilizar a luz, já que as clorofilas desempenham papel central na absorção e na transmissão do *quantum* luminoso (Zhang *et al.*, 2016). Uma diminuição na sua concentração nas plantas poderia ser um fator limitante não estomático da fotossíntese sob condições de seca (Jumrani & Bhatia, 2019b). Genótipos com alto teor de clorofila tendem a produzir mais sob condições de estresse hídrico (Jumrani & Bhatia, 2019b). Os conteúdos de clorofila *a* (Chl *a*) e carotenoides (Car), assim como as razões entre clorofila *a* e *b* e entre carotenoides e clorofilas totais (Chl *t*) são significativamente reduzidos em cultivares de soja tratadas com condições de baixa disponibilidade hídrica, quando comparadas com plantas em alta disponibilidade (Zhang *et al.*, 2016). Entretanto, os teores de clorofilas *b* (Chl *b*) e o conteúdo total de clorofilas (Chl *t*) aumentam quando as plantas são expostas à deficiência hídrica (Zhang *et al.*, 2016). Em condições de baixa disponibilidade hídrica os teores de Chl *a*, Chl *b*, Chl *t*, Car e a proporção Car/Chl *t* são maiores em plantas sob baixa intensidade luminosa (LI), em comparação com plantas sob alta intensidade luminosa (HI). Por outro lado, a proporção entre Chl *a/b* é inferior no tratamento com baixa disponibilidade hídrica na comparação entre LI e HI. A redução na razão entre Chl *a/b* sugere que essas cultivares têm um maior tamanho de complexo antena (Zhang *et al.*, 2016).

Plantas de soja não irrigadas apresentam maior comprimento de raiz que as plantas irrigadas (Huck *et al.*, 1983). Correlações significativas têm sido encontradas entre a resistência à seca e várias características de raiz, como peso seco, comprimento total, volume e número de raízes laterais (Read & Barlett, 1972). Enraizamento profundo também foi associado à tolerância à seca em outras espécies (Hossain *et al.*, 2014). Ha *et al.* (2013, 2015) testaram cultivares com resposta diferencial à deficiência hídrica nos tecidos radiculares, Williams 82 (W82) e DT2008, em condições normais e de deficiência hídrica. DT2008 exibiu maior tolerância à seca do que W82 em uma análise comparativa, o que pode estar associado ao melhor crescimento das raízes e desenvolvimento em comparação com W82. Os genótipos tolerantes à seca DT2008 e W82 foram comparados em relação à sua perda de água sob condições de desidratação ou estresse hídrico. Quando as plantas foram submetidas à seca, plantas DT2008 conseguiram manter maior conteúdo relativo de água (CRA) em comparação com W82. As plantas DT2008 apresentaram menor taxa de perda de água do que as plantas W82, o que sugere que DT2008 tem maior capacidade de tolerância à seca que W82. Além disso, o estresse hídrico inibiu mais drasticamente o crescimento de W82 do que de DT2008, com maiores reduções no comprimento, no peso de parte aérea e no número de folhas trifolioladas.

A resposta primária das plantas sob estresse hídrico é fechar os estômatos, restringindo a taxa de transpiração, levando a um aumento na temperatura do dossel. Entretanto, as variedades de soja têm diferentes capacidades de manter a abertura estomática sob menor disponibilidade hídrica (Dubey *et al.*, 2019). A redução da fotossíntese resulta parcialmente na diminuição da

difusão de CO₂ nas folhas devido à menor condutância interna (g_i) e estomática (g_s) (Iqbal *et al.*, 2019).

A temperatura da copa é uma função do resfriamento foliar advindo do processo de transpiração e é um indicador que explica as relações de água na planta. Também é associada ao sistema radicular e à capacidade das plantas de buscar água para a transpiração (Jumrani & Bhatia, 2019b). Genótipos que mantêm menor temperatura de dossel demonstram bons rendimentos, mesmo sob condições de estresse hídrico. Temperaturas mais baixas do dossel e estômatos relativamente mais abertos ajudam a manter maiores taxas fotossintéticas (Jumrani & Bhatia, 2019b).

Nos últimos anos, medições de fluorescência da clorofila têm sido usadas como uma ferramenta poderosa para entender e quantificar a inibição não estomática (fotoquímica) da fotossíntese. Genótipos que apresentam alta estabilidade do Fotossistema II sob condições de seca apresentam menores temperaturas foliares, altas taxas fotossintéticas, maior peso específico foliar e teor de clorofila elevado (Jumrani & Bhatia, 2019b). O rendimento quântico máximo (F_v/F_m), o *quenching* fotoquímico (qP), o rendimento quântico efetivo do Fotossistema (ΦPSII) e a taxa de transporte de elétrons (ETR), mostram reduções significativas sob diferentes tratamentos de estresse hídrico, indicando que mudanças na taxa fotossintética sob condições de deficiência hídrica foram diretamente associadas às mudanças nos parâmetros de fluorescência da clorofila (Iqbal *et al.*, 2019).

Assim, maiores taxas de fotossíntese podem ser mantidas sob condições de deficiência de umidade do solo por genótipos com baixa temperatura de copa, folhas mais grossas e alto teor de clorofila (Jumrani & Bhatia, 2019b). A cera epicuticular aumenta significativamente sob condições de alta temperatura e estresse hídrico, em algumas cultivares, o que pode ser usado como uma característica fisiológica na seleção de genótipos tolerantes (Jumrani & Bhatia, 2019a).

3.3.4 Manutenção da fixação biológica de nitrogênio

O sucesso da cultura da soja, do ponto de vista econômico, depende da eficiência do processo de fixação biológica do N₂ (Scholles & Vargas, 2004), sendo o suprimento adequado de N essencial para alcançar elevados rendimentos de grãos (Thomas & Costa, 2010). A seca é, de longe, o fator ambiental mais importante que contribui para a perda de rendimento das culturas, especialmente em soja, onde a fixação simbiótica de nitrogênio atmosférico (N₂) é sensível a deficiências hídricas até mesmo modestas (Serraj *et al.*, 1999a). O declínio da fixação de N₂ com a secagem do solo reduz a produtividade, devido à inadequada disponibilidade de nitrogênio (N) para a produção de proteínas, principal produto das sementes (Sinclair *et al.*, 2007).

Leguminosas são únicas na sua capacidade de resistir à seca por causa de sua interação com bactérias e micorrizas arbusculares fixadoras de N (rizóbios), garantindo maior sobrevivência em condições de estresse (Lodeiro *et al.*, 2000). Embora a fixação de N₂ possa ser inibida pela deficiência hídrica, numerosas linhagens demonstram que há variabilidade genética entre as espécies, e que essa variabilidade pode ser responsável pela resistência diferencial ao estresse hídrico (Serraj *et al.*, 1999a). Esta característica pode ser um fator determinante do rendimento potencial, visto que as leguminosas precisam combinar biomassa acumulada pela fotossíntese com o N fixado para formar os componentes essenciais do grão. Leguminosas que apresentam maior fixação relativa de N₂ durante a seca, por exemplo, amendoim (*Arachis hypogea* (L.)) e feijão-guandu (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) também tendem a alcançar rendimentos mais elevados, em comparação com as espécies com limitada fixação de N₂ (Serraj *et al.*, 1999a). Algumas espécies de leguminosas podem, portanto, se beneficiar mais da simbiose que outras, visto que os investimentos para manutenção dos nódulos são aproximadamente os mesmos para a maioria das plantas (cerca de 20 % da fotossíntese líquida). Portanto, deve-se buscar selecionar espécies com menor sensibilidade da fixação de N₂ a deficiências hídricas, principalmente em regiões onde a seca é um fenômeno recorrente (Daryanto *et al.*, 2015).

A fixação simbiótica de N₂ em soja é muito sensível à secagem do solo, acarretando em perdas de atividade no início do ciclo de secagem maiores que as observadas em qualquer outro processo fisiológico (Serraj *et al.*, 1999a). Como resultado, perdas em rendimento parecem ser uma característica comum da produção de soja (Vadez & Sinclair, 2001). O estresse hídrico na cultura da soja afeta a atividade da nitrogenase de duas formas. Primeiro, limita a disponibilidade de oxigênio na zona do bacteroide, e segundo, pela diminuição da síntese de leghemoglobina e pelo acúmulo de ureídeos e aspartato nas folhas e nódulos devido ao decréscimo do fluxo de água no floema (Hungria & Vargas, 2000). O acúmulo de ureídeos (ácido alantoico e alantoína) e aminoácidos livres em folhas e outros tecidos é associado à sensibilidade da fixação de N₂ em soja sob deficiência hídrica, indicando uma inibição potencial por *feedback* destes compostos em resposta à seca. Espécies que transportam o N na forma de amidas dos nódulos para a parte aérea têm menor sensibilidade na fixação de N₂ à seca, quando comparadas às que transportam ureídeos (Serraj *et al.*, 2001).

Os ureídeos estão intimamente envolvidos em um mecanismo de *feedback* entre a diminuição do seu catabolismo na parte aérea e a inibição da fixação de N₂ nos nódulos. A aplicação exógena de ureídeos em plantas sob deficiência hídrica inibe a fixação de N₂ em 85 - 90 % (King & Purcell, 2005). Consequentemente, a degradação de ureídeos nas folhas pode ser chave para aumentar a tolerância da soja. Pesquisas anteriores indicam que a degradação do ácido alantoico é catalisada por diferentes enzimas em diferentes cultivares (Vadez & Sinclair, 2001). Estes resultados demonstram a possibilidade de aumentar a tolerância da fixação de N₂ à deficiência hídrica do solo em soja pela seleção de linhagens com altas taxas de degradação de

ureídeos (Serraj *et al.*, 1999a; Serraj *et al.*, 1999b; Serraj *et al.*, 2001; Vadez & Sinclair, 2001; King & Purcell, 2005; Devi & Sinclair, 2013).

Fenta *et al.* (2014), realizando a fenotipagem de raízes de três cultivares de soja contrastantes, observaram uma correlação positiva entre o tamanho do nódulo, biomassa de parte aérea e produção de sementes em condições irrigadas e de deficiência hídrica. Esses resultados demonstram que marcadores utilizados para a fenotipagem do sistema radicular são fáceis de aplicar em condições de campo e podem determinar diferenças genotípicas na tolerância à seca em soja. A forte associação entre volume de raízes, número de nódulos e produtividade da planta demonstra o potencial de aplicação desses marcadores fenotípicos de raízes na seleção de cultivares de soja com maior tolerância à seca.

3.4 Como as plantas percebem e sinalizam para ativação de respostas à deficiência hídrica

Na agricultura, a sobrevivência das culturas a um episódio de estresse, por exemplo seca aliada a altas temperaturas, é vital. Uma série de respostas de proteção em nível foliar deve ser acionada rapidamente, para evitar que a maquinaria fotossintética seja irreversivelmente danificada. A sinalização é, portanto, fator-chave na tolerância das plantas ao estresse.

A via de transdução de um sinal genérico começa com a percepção do sinal, seguido pela geração de mensageiros secundários. Os mensageiros secundários podem, então, modular os níveis de cálcio intracelular, muitas vezes iniciando uma cascata de fosforilação de proteínas que, finalmente, tem como alvo proteínas envolvidas diretamente nos fatores de proteção celular ou de transcrição que controlam conjuntos específicos de genes regulados por estresse (Xiong *et al.*, 2002). A forma como as plantas detectam e respondem ao estresse hídrico envolve mecanismos complexos. Além da diferenciação dos sinais para diferentes respostas, o local de produção do sinal e o local onde se dá a sua percepção são também fundamentais para a compreensão dos processos de sinalização (Chaves *et al.*, 2003). Em termos evolutivos, componentes que estão perto do final da cascata de resposta ao estresse, provavelmente, não afetam significativamente o funcionamento de outros genes. No entanto, os fatores que atuam em fases iniciais são críticos para outras funções celulares. As plantas fazem uso de vias e componentes comuns na relação estresse-resposta. Este fenômeno, que é conhecido como tolerância cruzada, permite que as plantas se adaptem/aclimatem a uma gama de estresses diferentes após a exposição a um estresse específico (Pastori & Foyer, 2002).

Estes sinais secundários também diferem na especificidade de estímulos primários, podendo ser compartilhados por diferentes vias de estresse, sendo a base da interação entre vias de sinalização de diferentes estresses e a proteção cruzada entre estresses (Xiong *et al.*, 2002).

Em resposta a esses sinais, diversos genes são ativados ou reprimidos, resultando em alterações fisiológicas que conduzem a alterações do programa de desenvolvimento da planta. A natureza desses mediadores primários da resposta é ainda controversa, mas o estado hídrico, o estado de turgescência, a água ligada, o balanço de fitohormônios como o ABA, ou alterações das membranas celulares são possíveis candidatos (Xiong & Zhu, 2002). Alguns desses sinais secundários não se limitam aos locais de ocorrência do estresse primário, como a raiz, e sua capacidade de mover-se para outras partes da planta contribui para a coordenação de respostas ao nível de planta, frente às condições de estresse (Xiong & Zhu, 2002).

Além disso, alterações no turgor podem gerar um sinal que, por sua vez, desencadeia alterações conformacionais em proteínas de membrana, provocando o desenvolvimento de uma cascata de sinalização. À medida que o estresse progride, sinais secundários podem ser produzidos, através de mensageiros secundários como hormônios de estresse e espécies reativas de oxigênio (ROS), subsequentemente, ativando as vias de sinalização (Xiong & Zhu, 2002).

O estado redox da cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese é importante agente regulador do metabolismo celular (Foyer & Noctor, 2003). O primeiro passo para ativação de uma resposta molecular em resposta a um sinal do ambiente (tal como deficiência de água) é a sua percepção por receptores específicos. Após a ativação, estes receptores iniciam (ou suprimem) uma resposta em cascata, para transmitir a informação através de uma via de transdução de sinal (Chaves *et al.*, 2003). Os sinais redox são os primeiros avisos, exercendo controle sobre o balanço energético da folha. Sinais redox são reguladores chave do metabolismo, morfologia e desenvolvimento das plantas, exercendo controle sobre quase todos os aspectos da biologia e da química vegetal, sendo particularmente importantes em respostas de defesa e fenômenos de tolerância cruzada, permitindo uma aclimatação geral das plantas a condições de estresse (Foyer & Noctor, 2003). Alterações no estado redox de compostos regulam a expressão de vários genes ligados à fotossíntese (tanto no cloroplasto quanto no núcleo), proporcionando assim uma resposta de *feedback* da fotossíntese em relação ao ambiente, ou em outras palavras, o ajustamento da produção de energia em relação ao consumo. Dentre as moléculas de sinalização redox estão alguns dos principais transportadores de elétrons, tais como as plastoquinonas (PQ), os aceptores de elétrons, como o sistema ferredoxina/tioredoxina, bem como as espécies reativas de oxigênio (ROS, por exemplo H_2O_2). Situando, portanto, as ROS e os antioxidantes no centro do controle fino do desenvolvimento da planta e da aclimatação às condições externas (Foyer & Noctor, 2003).

As ROS funcionam também como mensageiros secundários da ativação de respostas de proteção. São compostos envolvidos na transdução de sinais redox, atuando como mensageiros secundários em eventos mediados por hormônios (Foyer & Noctor, 2003). O H_2O_2 também atua como um sinalizador, local ou sistêmico, para o fechamento estomático, aclimatação das folhas à alta irradiância, e na indução de proteínas de choque térmico. O H_2O_2 e outros compostos redox

também desempenham papel importante na percepção do estresse no apoplasto, que funciona como uma ponte entre o ambiente e o simplasto. O H_2O_2 é transportado do apoplasto para o citosol através das aquaporinas, sugerindo que a regulação da transdução de sinal, também pode ocorrer através da modulação dos sistemas de transporte. Em comparação com o citoplasma, o apoplasto tem relativamente pouca defesa antioxidante, o H_2O_2 transportado para o citoplasma, através das aquaporinas é imediatamente neutralizado, e o estado redox do citoplasma pode, assim, ser mantido. As mudanças na homeostase de H_2O_2 são um evento de sinalização central, permitindo o reforço geral da tolerância ao estresse (Pastori & Foyer, 2002; Nunes, 2007).

Durante o estresse biótico ou abiótico, as plantas produzem maiores quantidades de hormônios como ABA e etileno. Esses hormônios podem interagir uns com os outros na regulação da sinalização do estresse e na tolerância ao estresse em plantas. No entanto, o ABA é, sem dúvida, o hormônio vegetal mais intimamente envolvido na transdução de sinais de estresse (Xiong *et al.*, 2002). A concentração de ABA aumenta em consequência do estresse hídrico e tem um papel importante na tolerância das plantas à seca, à alta salinidade e ao frio (Mundree *et al.*, 2002; Yoshida *et al.*, 2010). No início do estresse, o ABA acumula-se nas raízes, sendo liberado para os vasos do xilema e transportado para a parte aérea (Sauter *et al.*, 2001; Jiang & Hartung, 2008), onde regula as atividades estomática e meristemática, ajudando a planta a lidar com a situação de estresse, através da manutenção de maior conteúdo de água nas folhas, reduzindo a perda de água (Hossain *et al.*, 2015). Além disso, fornece à planta um mecanismo para a transmissão de um sinal químico para informar sobre o volume de água do solo (Wilkinson & Davies, 2002; Schachtman & Goodger, 2008). As espécies reativas de oxigênio também são móveis (Lopez-Huertas *et al.*, 2000). Se as células respondem a alterações na pressão hidráulica, a própria cavitação do xilema pode atuar como um sinal hidráulico (Xiong & Zhu, 2002).

A sinalização de longa distância através de hormônios pode ser mediada por ROS (Lake *et al.*, 2002). O transporte de ABA no xilema da raiz pode ser modulado pelo meio, ou seja, pelo pH do xilema e pela sensibilidade das células-guarda ao ABA. As alterações no pH parecem ser dependentes da hora do dia (Wilkinson & Davies, 2002). Mudanças no pH da seiva do xilema, comumente observadas sob estresse hídrico, podem ser um componente importante na sinalização entre raiz e parte aérea, agindo sinergicamente com ABA (Wilkinson & Davies, 2002; Schachtman & Goodger, 2008). Entretanto, segundo Christmann *et al.* (2007), a biossíntese de ABA na parte aérea é suficiente para mediar o fechamento dos estômatos das plantas sob estresse hídrico nas raízes. A sinalização entre raiz e parte aérea envolve, portanto, um sinal hidráulico, causando uma mudança na pressão de turgescência das células do mesófilo em poucos minutos (o ABA atua *downstream* ao sinal hidráulico na comunicação do estresse hídrico entre raiz e parte aérea).

Nas plantas, os açúcares não funcionam apenas como recursos metabólicos e componentes estruturais de células, eles também agem como reguladores importantes de vários

processos associados ao crescimento e desenvolvimento da planta (Ho *et al.*, 2001). O estado de carboidratos na folha, que é alterado em quantidade e qualidade pela deficiência hídrica, pode funcionar como um sinal metabólico de resposta ao estresse. Ocorre aumento da atividade de invertase ácida, levando à rápida acumulação de glicose, frutose e sacarose. Água, CO₂, luz e outros sinais ambientais podem ser integrados e percebidos como sinais de açúcar, ou seja, diferentes tipos de sinais podem ser percebidos pelo mesmo receptor, ou as vias de sinalização convergem à jusante (Ho *et al.*, 2001). Os açúcares podem modular a expressão gênica nos níveis transcricional e pós-transcricional, por uma rede de transdução de sinal complexa e alguns mecanismos comuns (Ho *et al.*, 2001). Os açúcares transportados no xilema de plantas sob condição de deficiência hídrica, assim como as maiores concentrações de açúcares observadas no apoplasto das células-guarda sob alta intensidade luminosa, possuem uma influência importante sobre a sensibilidade estomática ao ABA (Wilkinson & Davies, 2002). Quando glicose e ABA estão em altas concentrações inibem o crescimento, atuando em sinergismo. Já quando em baixas concentrações, atuam promovendo o crescimento (Chaves & Oliveira, 2004).

A senescência foliar, reduzindo a oferta de açúcares, é um fator importante no abortamento de frutos sob estresse hídrico. Portanto, fenótipos com senescência retardada podem ser desejáveis em culturas onde o rendimento é limitado pela fonte, e o armazenamento de reservas da haste é insuficiente para suportar o crescimento dos frutos sob estresse. Hormônios e açúcares também estão envolvidos na regulação da senescência (Chaves *et al.*, 2003). Altas concentrações de açúcares solúveis reprimem a expressão de genes associados à fotossíntese, pela detecção das concentrações de açúcares pelas hexoquinases. Um efeito importante da superexpressão de hexoquinases é acelerar a senescência (Quirino *et al.*, 2000).

A membrana celular desempenha um papel importante na manutenção da integridade celular, estando envolvida na transdução de sinais e na homeostase iônica durante condições de estresse por deficiência hídrica. Alterações na fluidez das membranas conduzem a modificações e à reorganização do citoesqueleto, afetando transportadores de íons e canais de água (Mundree *et al.*, 2002). O choque osmótico em células osmossensíveis leva a danos irreversíveis na membrana celular. Já células osmotolerantes sobrevivem ao estresse hídrico apenas se tiverem mecanismos inerentes à manutenção da estabilidade da membrana (Mundree *et al.*, 2002). O choque osmótico envolve uma perturbação na molécula anfifílica da membrana, induzida no início da seca e tem função de sinalização. O sinal induzido pela perturbação da membrana conduz à expressão de proteínas da família *late embryogenic abundant* (LEA), mantendo o revestimento de macromoléculas intracelulares com uma camada de água coesa, e proteínas de choque térmico em sementes, atuando como chaperonas (Hoekstra *et al.*, 2001).

O óxido nítrico (NO), uma espécie reativa de nitrogênio, também tem papel sinalizador, mediando, principalmente, os efeitos de hormônios e de outras moléculas de sinalização primária (como H₂O₂), em resposta a estímulos ambientais, aumentando a sensibilidade celular a essas

moléculas (Neill *et al.*, 2003). O NO desempenha papel como intermediário nos efeitos de ABA nas células-guarda, mediando o fechamento dos estômatos induzido por ABA, e parece também desempenhar um papel na resposta radicular à seca e a outros estresses, induzindo o desenvolvimento de raízes adventícias. O NO interage com ROS de várias maneiras, podendo ter função antioxidante durante o estresse (Neill *et al.*, 2003).

3.5 Expressão gênica

A aclimação à seca induz as vias de sinalização, de expressão de genes-alvo e consequentes alterações bioquímicas/metabólicas. Como resultado, os diferentes níveis de tolerância ao estresse hídrico entre as cultivares, ou dentro de uma cultivar em diferentes estádios de desenvolvimento, podem ser resultado de diferenças na expressão dos genes, na percepção dos sinais e nos seus mecanismos de transdução (Arumingtyas *et al.*, 2012). Tolerância à seca em plantas, como observado, não é uma característica simples, mas sim um complexo de mecanismos que trabalham em conjunto ou isoladamente para evitar ou tolerar períodos de deficiência hídrica. Genótipos que diferem em tolerância à deficiência hídrica apresentam diferenças qualitativas e quantitativas na expressão gênica quando submetidos a períodos de seca (Casagrande, 2001). Muitas das características que explicam a adaptação das plantas à seca são as que determinam o desenvolvimento e a forma da planta, como a fenologia, o tamanho e a profundidade do sistema radicular, as propriedades do xilema ou do armazenamento das reservas (Chaves *et al.*, 2003).

Os genes envolvidos na tolerância à seca podem ser classificados em dois grupos. O primeiro grupo consiste de genes que codificam proteínas, tais como as chaperonas, LEAs, osmotina, proteínas anticongelantes, proteínas de ligação com mRNA, enzimas fundamentais para biossíntese de osmólitos, proteínas de canais de água (aquaporinas), transportadores de prolina, enzimas de desintoxicação e várias proteases que atuam na tolerância ao estresse abiótico. O segundo grupo é constituído por proteínas reguladoras, isto é, fatores proteicos envolvidos na regulação da transdução dos sinais e na expressão dos genes responsivos ao estresse. Estes incluem vários fatores de transcrição, proteínas quinases, proteínas fosfatases, enzimas envolvidas no metabolismo dos fosfolipídeos e outras moléculas de sinalização, como proteínas de ligação à calmodulina (Mundree *et al.*, 2002; Arumingtyas *et al.*, 2012). Apesar da ampla gama de genes relacionados às respostas ao estresse hídrico em plantas, estes geralmente apresentam baixa herdabilidade (Dubey *et al.*, 2019), dificultando o processo de fixação desses genes.

Proteínas do tipo LEA são encontradas nos tecidos vegetativos, em todas as espécies de plantas, em resposta a estresses abióticos. Genes LEA podem ser regulados pelo estresse osmótico causado por seca, salinidade e frio e/ou por ABA (Xiong & Zhu, 2002). Como a maioria deles são induzidos pelo estresse osmótico, esse grupo de proteínas pode ser a base de uma estratégia

de aclimatação comum ao estresse osmótico, já que funcionam como chaperonas, impedindo o incorreto dobramento ou a desnaturação de proteínas (Xiong & Zhu, 2002).

Os fatores de transcrição são tipos específicos de proteínas que se ligam ao DNA, estando envolvidos na regulação da transcrição gênica, conseqüentemente, na regulação gênica. Visto que a regulação de genes envolvidos na tolerância ao estresse é importante para melhorar essa característica nas plantas, grandes esforços estão sendo feitos para identificar e caracterizar fatores de transcrição envolvidos na regulação de genes específicos de estresse. Vários fatores de transcrição envolvidos na regulação de genes nas plantas sob condições de água limitada já foram identificados (Ashraf, 2010).

A maior indução de genes responsivos à seca em raízes de cultivares de soja tolerantes, em comparação com cultivares sensíveis à seca, na fase inicial da exposição ao estresse pode contribuir para sua maior tolerância. O estresse por desidratação de longa duração desencadeia mudanças maiores na expressão de vários genes em raízes de soja do que um estresse de curto prazo, independentemente do genótipo (Ha *et al.*, 2013; 2015). Genes que codificam fatores de transcrição, são os mais positivamente regulados, enquanto que os classificados como de síntese proteica são os mais reprimidos em raízes sob desidratação (Ha *et al.*, 2015). O mecanismo de expressão de alguns genes é dependente de ABA, que desempenha um papel-chave na sinalização molecular desencadeada pelo início da seca, onde o acúmulo do fitohormônio ativa vários genes, alguns reconhecidos como adaptativos ao estresse. Os produtos destes genes podem ser funcionais (aquaporinas), enzimas de biossíntese de osmoprotetores, ou reguladores (proteínas quinase). O fitohormônio, aparentemente, funciona como um mensageiro secundário, após a percepção de estresse, induzindo o fechamento de estômatos e ativando vários genes relacionados ao estresse (Arumingtyas *et al.*, 2012). Existe também uma rota independente de ABA, sinalizada pela proteína DREB1 (elemento de ligação responsivo à seca), que é um fator de transcrição que se liga ao promotor de genes, induzindo, assim, sua expressão em resposta ao estresse (Zhu, 2002; Arumingtyas *et al.*, 2012). As rotas independentes de ABA ainda não são completamente compreendidas, mas são vias rapidamente induzidas pela falta de água. Apesar da independência entre as rotas, provavelmente ocorre troca de informação entre elas. As vias de sinalização constituem uma complexa rede, interconectada em muitos níveis. Isto explica a chamada "tolerância cruzada" a diferentes estresses e porque as respostas das plantas a um estresse particular podem ser obtidas através de várias vias (Chaves *et al.*, 2003).

Ao selecionar espécies resistentes à seca, a plasticidade fenotípica pode ser uma característica importante a ser considerada, dada a irregularidade no regime de chuvas e a observação de que a seca geralmente provoca maiores reduções de rendimento quando ocorre durante a fase reprodutiva em comparação com o crescimento vegetativo (Daryanto *et al.*, 2015). Centenas de genes induzidos por estresse por deficiência hídrica têm sido identificadas e estudadas nos últimos anos, e uma ampla gama de ensaios genéticos, bioquímicos e moleculares

(perfis de expressão gênica, plantas transgênicas e ensaios funcionais), está sendo utilizada para elucidar as funções destes genes em resposta à seca (Alves & Fietto, 2013). A seleção assistida por marcadores (MAS) está ganhando atenção como uma abordagem eficiente, otimizando o processo de melhoramento das características desejadas. A resistência à seca em soja é controlada geneticamente e fisiologicamente, e muitos caracteres contribuem para os mecanismos de resistência à seca (Dubey *et al.*, 2019).

As plantas precisam, portanto, ajustar seu metabolismo, de maneira a recuperar e manter seu crescimento sob condições de estresse (Xiong & Zhu, 2002). Nesse intuito, a ênfase principal da bioengenharia tem sido a engenharia de genes que codificam solutos compatíveis, reguladores de crescimento, antioxidantes, proteínas de choque térmico, LEAs e fatores de transcrição envolvidos na expressão gênica (Ashraf, 2010).

O melhoramento para aumentar a tolerância ao estresse demonstra que o vigor das plantas em diferentes condições ambientais é naturalmente regulado por múltiplos locos. A resistência à seca é um fenômeno complexo, que envolve a expressão coordenada de genes em grandes números. Para obter plantas resistentes à seca, a coexpressão de mais do que um gene é necessária (Mundree *et al.*, 2002; Arumingtyas *et al.*, 2012). Em condições de escassez de água, as culturas geneticamente modificadas (GM) para resistência à seca tornam-se economicamente atraentes. No caso da cultura da soja, muito poucos QTLs correlacionados com a característica de resistência à seca foram identificados (Dubey *et al.*, 2019).

Mudanças morfológicas, fisiológicas e de desenvolvimento de plantas apresentam bases moleculares e genéticas. Portanto, a caracterização de genótipos tolerantes ou sensíveis à seca é um pré-requisito para seleção e manipulação genética (Turner, 1997). A identificação e a compreensão dos mecanismos de tolerância à seca em plantas são cruciais no desenvolvimento de novas cultivares de soja mais tolerantes. A expressão diferencial de genes ainda não identificados em genótipos tolerantes pode ser usada para o estudo desses mecanismos de tolerância (Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki, 1996; 1997). Uma resposta fisiológica específica à deficiência hídrica representa, na verdade, combinações de eventos moleculares que são ativados ou desativados pela percepção do estresse (Bray, 1993). Entender como eventos interagem entre si será um passo importante no desenvolvimento de maior tolerância à seca (Casagrande, 2001).

3.6 Considerações Finais

As plantas são organismos sésseis, e por essa condição, não podem fugir da ocorrência de adversidades ao seu desenvolvimento. O contexto atual e futuro de mudanças climáticas,

associado à crescente demanda por alimentos, faz com que o desenvolvimento de plantas tolerantes a estresses seja uma das principais estratégias para o aumento de produtividade das culturas. Para a agricultura, a deficiência hídrica é um dos principais fatores de restrição da produtividade, principalmente ocorrendo em concomitância com outros estresses. Períodos de seca muito comumente ocorrem aliados a altas temperaturas, aumentando o efeito dos estresses.

A intensidade do estresse e a magnitude de seus efeitos sobre as plantas variam de acordo com o estágio fenológico em que essas se encontram. Na soja, cultivada geralmente em condições de sequeiro, a variabilidade climática impacta significativamente sua produtividade, principalmente quando os eventos de estresse ocorrem no período reprodutivo. Visando minimizar os problemas advindos da ocorrência de secas, deve-se investir em pesquisas e em programas de melhoramento genético, que busquem tolerância à seca em plantas de soja.

Embora haja conhecimento sobre as diferentes respostas das cultivares de soja à deficiência hídrica, pouco é feito para desvendar e entender os mecanismos fisiológicos envolvidos nessas respostas. O processo deve, portanto, iniciar pela caracterização e escolha de genitores que apresentem características fisiológicas de interesse agrônomo, agregando tolerância genética à seca com manutenção da produtividade. É essencial compreender os mecanismos de tolerância à seca como uma combinação de eventos fisiológicos e moleculares na planta.

3.7 Referências

ALVES, M.S.; FIETTO, L.G. Functional diversity of early responsive to dehydration (ERD) genes in soybean. *In*: BOARD, J (ed.). **A comprehensive survey of international soybean research - genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationships**. [S.L.]: InTech, 2013, cap.22, p.475-487.

ARUMINGTYAS, E.; WIDORETNO, W.; INDRIYANI, S. Somaclonal variations of Soybeans (*Glycine max. L. Merr*) stimulated by drought stress based on random amplified polymorphic DNAs (RAPDs). **American Journal of Molecular Biology**: Wuhan, v.2, n.1, p.85-91, jan. 2012. Disponível em: <https://www.scirp.org/journal/paperinformation.aspx?paperid=16553>. Acesso em: ago. 2018.

ASHRAF, M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances. **Biotechnology Advances**: Amsterdam, v.28, n.1, p.169-183, jan./fev. 2010. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19914371/>. Acesso em: ago. 2018.

AVILA, A.M.H. de. *et al.* Climatic restrictions for maximizing soybean yields. *In*: BOARD, J (ed.). **A comprehensive survey of international soybean research - genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationships**. [S.L.]: InTech, 2013, cap.17, p.367-375.

BATTISTI, R., *et al.* Assessment of soybean yield with altered water-related genetic improvement traits under climate change in Southern Brazil. **European Journal of Agronomy**,

- Amsterdam, v.83, n.2, p.1–14, 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030116302155>. Acesso em: jul. 2019.
- BERLATO, M.A. Carta de aptidão climática da soja no Rio Grande do Sul. *In*: MIYSAKA, S.; MEDINA, J.C. **A Soja no Brasil**: Campinas: ITAL, 1981. 1062p.
- BLUM, A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. **Plant, Cell and Environment**: Hoboken, v.40, n.1 p.1–7, set. 2016. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27417527/>. Acesso em: ago. 2018.
- BOHNERT, H.J.; SHEVELEVA, E. Plant stress adaptations - making metabolism move. **Current Opinion in Plant Biology**: Amsterdam, v.1, n.3, p.267–274, jun. 1998. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10066591/>. Acesso em: set. 2018.
- BOYER, S. J. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. **Plant Physiology**: Waterbury, v.46, n.2, p.236-239, ago. 1970a. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/46/2/236>. Acesso em: ago. 2018.
- BOYER, S. J. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. **Plant Physiology**: Waterbury, v.46, n.2, p.233-235, ago. 1970b. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/46/2/233>. Acesso em: ago. 2018.
- BRAY, E. A. Molecular responses to water deficit. **Plant Physiology**: Waterbury, v.103, n.4, p.1035-1040, dez. 1993. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/103/4/1035>. Acesso em: ago. 2018.
- BUEZO, J. *et al.* Drought tolerance response of high-yielding soybean varieties to mild drought: physiological and photochemical adjustments. **Physiologia Plantarum**: Hoboken, n.166, v.1, p.88–104, out. 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ppl.12864>. Acesso em: jul. 2020.
- CASAGRANDE, E.C. *et al.* Expressão gênica diferencial durante déficit hídrico em soja. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**: Londrina, v.13, n.2, p.168-184, 2001. Disponível em: <https://www.scielo.br/scielo.php?pid=S010>. Acesso em: ago. 2018.
- CHAKRABORTY, U.; PRADHAN, B. Oxidative stress in five wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) exposed to water stress and study of their antioxidant enzyme defense system, water stress responsive metabolites and H₂O₂ accumulation. **Brazilian Journal of Plant Physiology**: Londrina, v.24, n.2, p.117-130, abr. / jun. 2012. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1677-04202012000200005. Acesso em: ago. 2018.
- CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**: Canberra, v.30, n.3, p.239–264, 2003. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/228748469>. Acesso em: set. 2018.
- CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanism underlying plant resilience to water deficits: prospects for water saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v.55, n.407, p.2365-2384, 2004. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/55/407/2365/496052>. Acesso em: set. 2018.

CHRISTMANN, A. *et al.* A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. **The Plant Journal**: London, v.52, n.1, p.167–174, out. 2007. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17711416/>. Acesso em: ago. 2018.

COUTINHO, F.S. *et al.* Mechanism of the drought tolerance of a transgenic soybean overexpressing the molecular chaperone BiP. **Physiology and Molecular Biology of Plants**: New Delhi, v.25, n.2, p.457–472, mar. 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00643-x>. Acesso em: jul. 2020.

CRAFT, K.E. *et al.* Twentieth century droughts and agriculture: Examples from impacts on soybean production in Kentucky, USA. **Ambio, A Journal of the Human Environment**: Stockholm, v.44, n.6, p.557–568, out. 2015. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4552715/>. Acesso em: set. 2018.

CUI, Y. *et al.* Quantitative assessment of soybean drought loss sensitivity at different growth stages based on S-shaped damage curve. **Agricultural Water Management**: Amsterdam, v.213, n. 3, p.821–832, 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378377418301653>. Acesso em: jul. 2020.

DAI, A. Increasing drought under global warming in observations and models. **Nature Climate Change**: London, v.3, n.1, p.52–58, jan. 2012. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nclimate1633#citeas>. Acesso em: nov. 2019.

DARYANTO, S.; WANG, L.; JACINTHE, P-A. Global synthesis of drought effects on food legume production. **PLoS ONE**: San Francisco, v.10, n.6, p.1-16, jun. 2015. Disponível em: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0127401>. Acesso em: set. 2018.

DAT, J. *et al.* Dual action of the active species during plant stress responses. **Cellular and Molecular Life Sciences**: Basel, v.57, n.20, p.779–795, out. 2000. Disponível em: <https://www.springer.com/journal/18>. Acesso em: jul. 2019.

DE GARA, L.; DE PINTO, M.C.; TOMMASI, F. The antioxidant system vis-à-vis reactive oxygen species during plant-pathogen interaction. **Plant Physiology and Biochemistry**: Amsterdam, v.41, n.10, p.863-870, out. 2003. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0981942803001359>. Acesso em: jul. 2019.

DEVI, M.J.; SINCLAIR, T.R. fixation drought tolerance of the slow-wilting soybean PI 471938. **Crop Science**: Fitchburg, v.53, n.5 p.2072–2078, set./out. 2013. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/toc/14350653/2013/53/5>. Acesso em: ago. 2018.

DI MAURO, G. *et al.* Exploring soybean management options for environments with contrasting water availability. **Journal of Agronomy and Crop Science**: Hoboken, v.205, n.3, p.274–282, jan. 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jac.12321>. Acesso em: jul. 2020.

DINAR, A.; TIEU, A.; HUYNH, H. Water scarcity impacts on global food production. **Global Food Security**: Atlanta, v.23, n.4, p.212–226, dez. 2019. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2211912417301220>. Acesso em: jul. 2020.

DUBEY, A. *et al.* Growing more with less: Breeding and developing drought resilient soybean to improve food security. **Ecological Indicators**, Amsterdam, v.105, n.10, p.425–437, dez.

2019. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1470160X1830147X>. Acesso em: jul. 2020.

DUTTA, T. *et al.* Compatible solute engineering of crop plants for improved tolerance toward abiotic stresses. *In: Wani, S.H. (Ed.), Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants.* [S.l.]: Academic Press, 2018, cap.11, p.221–254.

FAGERIA, N.K. **Solos tropicais e aspectos fisiológicos das culturas.** Brasília: EMBRAPA-CNPAP, 425p., 1989.

FOOD AND AGRICULTURAL ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO). **The State of Food Security and Nutrition in the World 2017: Building Resilience for Peace and Food Security.** Rome: FAO, 2017.

FENTA, B.A. *et al.* Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. **Agronomy Journal:** Madison, v.4, n.3 p.418-435, ago. 2014. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/4/3/418/htm>. Acesso em: ago. 2018.

FOYER C.H.; NOCTOR G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. **Physiologia Plantarum:** Hoboken, v.119, n.3, p.355–364, out. 2003. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x>. Acesso em: ago. 2018.

FOYER, C.H.; NOCTOR, G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. **The Plant Cell:** Rockville, v.17, n.3, p.1866–1875, jul. 2005. Disponível em: <http://www.plantcell.org/content/17/7/1866/tab-article-info>. Acesso em: ago. 2018.

GARCIA, FHS. **Dinâmica temporal do estado fisiológico de cana-de-açúcar sob déficit hídrico.** 2015. 57f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras . 2015.

HA, C.V. *et al.* Characterization of the newly developed soybean cultivar DT2008 in relation to the model variety W82 reveals a new genetic resource for comparative and functional genomics for improved drought tolerance. **BioMed Research International:** London, v.2013, n.3 p.1-8, 2013. Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2013/759657/>. Acesso em: set. 2018.

HA, C.V. *et al.* Comparative analysis of root transcriptomes from two contrasting drought-responsive Williams 82 and DT2008 soybean cultivars under normal and dehydration conditions. **Frontiers in Plant Science,** Lausanne, v.6, n.551. p.1-12, 2015. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00551/full>. Acesso em: set. 2018.

HARE, P.; CRESS, W.; VAN STADEN, J. Proline synthesis and degradation: a model system for elucidating stress-related signal transduction. **Journal of Experimental Botany:** Reino Unido, v.50, n. 333 p.413-434, 1999. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/50/333/413/537676>. Acesso em: ago. 2018.

HE, J. *et al.* Old and new cultivars of soya bean (*Glycine max L.*) subjected to soil drying differ in abscisic acid accumulation, water relations characteristics and yield. **Journal of Agronomy and Crop Science:** Hoboken, v.202, n.5, p.1-12, jun. 2015. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jac.12143>. Acesso em: ago. 2018.

HO, S.L., *et al.* Sugar coordinately and differentially regulates growth- and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms. **Plant Physiology**: Waterbury, v.125, n.2, p.877–890, fev. 2001. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11161045/>. Acesso em: ago. 2018.

HOEKSTRA, F.A.; GOLOVINA, E.A.; BUITINK, J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. **Trends in Plant Science**: Cambridge, v.6, n.9, p.431–438, set. 2001. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138501020520>. Acesso em: ago. 2018.

HOSSAIN, M.M., *et al.* Differences between soybean genotypes in physiological response to sequential soil drying and rewetting, **The Crop Journal**: Beijing, v.2, n.6, p.1–15, dez. 2014. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214514114000737>. Acesso em: ago. 2018.

HOSSAIN, M.M.; LAM, H.M.; ZHANG, J. Responses in gas exchange and water status between drought-tolerant and -susceptible soybean genotypes with ABA application. **The Crop Journal**: Beijing, v.3, n.6, p.500–506, 2015. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214514115001038>. Acesso em: set. 2018.

HUCK, M.G., *et al.* Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. **Plant Physiology**: Waterbury, v.73, n.2, p.422–427, out. 1983. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/73/2/422.short>. Acesso em: ago. 2018.

HUNGRIA, M.; VARGAS, M.A.T. Environmental factors affecting N₂ fixation in grain legumes in the tropics, with an emphasis on Brazil. **Field Crops Research**: Amsterdam, v.65, n. 2-3, p.151–164, mar. 2000. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378429099000842>. Acesso em: ago. 2018.

IHUOMA, S.O.; MADRAMOOTOO, C.A. Recent advances in crop water stress detection. **Computers and Electronics in Agriculture**: Amsterdam, v.141, n.8, p.267–275, set. 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168169916310766>. Acesso em: jul. 2019.

IQBAL, N. *et al.* Drought Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) by Improved Photosynthetic Characteristics and an Efficient Antioxidant Enzyme Activities Under a Split-Root System. **Frontiers in Physiology**: Lausanne, v.10, n.786, abr. 2019. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2019.00786/full>. Acesso em: jul. 2020.

JIANG, F.; HARTUNG, W. Long-distance signalling of abscisic acid (ABA): the factors regulating the intensity of the ABA signal. **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v.59, n.1, p.37–43, 2008. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17595196/>. Acesso em: ago. 2018.

JUMRANI, K.; BHATIA, V.S. Interactive effect of temperature and water stress on physiological and biochemical processes in soybean. **Physiology and Molecular Biology of Plants**: New Delhi, v.25, n.3, p.667–681, abr. 2019a. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00657-5>. Acesso em: nov. 2019.

JUMRANI, K.; BHATIA, V.S. Identification of drought tolerant genotypes using physiological traits in soybean. **Physiology and Molecular Biology of Plants**: New Delhi, v.25, n.3, p.697–711, mar. 2019b. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00665-5>. Acesso em: nov. 2019.

KHAN, M.N.; KOMATSU, S. Proteomic analysis of soybean root including hypocotyl during recovery from drought stress. **Journal of Proteomics**: Amsterdam, v.144, n.7, p.39-50, jul. 2016. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/journal/journal-of-proteomics/vol/144/suppl/C>. Acesso em: nov. 2019.

KING, C.A.; PURCELL, L.C. Inhibition of N₂ fixation in soybean is associated with elevated ureides and amino acids. **Plant Physiology**: Waterbury, v.137, n.4, p.1389-1396, abr. 2005. Disponível em; <http://www.plantphysiol.org/content/137/4/1389.short>. Acesso em: ago. 2018.

KRON, A.P.; SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V. Water deficiency at different developmental stages of *Glycine max* can improve drought tolerance. **Bragantia**: Campinas, v.67, n.1, p.43-49, 2008. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0006-87052008000100005&script=sci_arttext. Acesso em: ago. 2018.

LAKE, J.A.; WOODWARD, F.I.; QUICK, W.P. Long-distance CO₂ signalling in plants. **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v.53, n. 367, p.183-193, fev. 2002. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/53/367/183/429472>. Acesso em: ago. 2018.

LEVITT, J. **Responses of plants to environmental stresses**. [S.I.]: Academic Press, 698p., 1972.

LIU, F.; JENSEN, C.R.; ANDERSEN, M.N. Pod set related to photosynthetic rate and endogenous ABA in soybeans subjected to different water regimes and exogenous ABA and BA at early reproductive stages. **Annals of Botany**: Reino Unido, v.94, n.3, p.405–411, set. 2004. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4242182/>. Acesso em: ago. 2018.

LODEIRO, A.R. *et al.* Comparison of drought tolerance in nitrogen-fixing and inorganic nitrogen-grown common beans. **Plant Science**: Amsterdam, v.154, n.1, p.31–41, mai. 2000. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168945299002460>. Acesso em: ago. 2018.

LOPEZ-HUERTAS, E. *et al.* Stress induces peroxisome biogenesis genes. **EMBO Journal**: Hoboken, v.19, n.4, p.6770–6777, dez. 2000. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>. Acesso em: ago. 2018.

MAUREL, C.; CHRISPEELS M.J. Aquaporins: a molecular entry into plant water relations. **Plant Physiology**: Waterbury, v.125, n.1, p.135-138, fev. 2001. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/125/1/135>. Acesso em: ago. 2018.

MUNDREE, S.G. *et al.* Physiological and molecular insights into drought tolerance. **African Journal of Biotechnology**: Lagos, v.1, n.2, p.28-38, dez. 2002. Disponível em: <https://academicjournals.org/journal/AJB/article-abstract/3FCE5D66374>. Acesso em: ago. 2018.

NEILL, S.J.; DESIKAN, R.; HANCOCK, J.T. Nitric oxide signalling in plants. **New Phytologist**: Hoboken, v.159, n.1, p.11–35, jul. 2003. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046>. Acesso em: ago. 2018.

NUNES, C.M. de J. **Caracterização da resposta ao deficit hídrico de linhas transgênicas de *Medicago truncatula* cv. Jemalong**. 2007. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Biotecnologia) - Universidade de Lisboa, Lisboa, 2007.

OYA, T. *et al.* Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars: evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. **Plant Production Science**: Tokyo, v.7, n.2, p.129-137, 2004. Disponível em: tandfonline.com/doi/abs/10.1626/ppp.7.129. Acesso em: ago. 2018.

PASTORI, G.M.; FOYER, C.H. Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of “redox” and abscisic acid-mediated controls. **Journal of Plant Physiology**: Amsterdam, v.129, n.2, p.460-468, jun. 2002. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/129/2/460>. Acesso em: ago. 2018.

PEDROL, N.; RAMOS, P.; REIGOSA, M.J. Phenotypic plasticity and acclimation to water deficits in velvet-grass: a long-term greenhouse experiment. Changes in leaf morphology, photosynthesis and stress-induced metabolites. **Journal of Plant Physiology**: Amsterdam, v.157, n.3, p.383-393, out. 2000. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/257037046>. Acesso em: ago. 2018.

QUIRINO, B.F. *et al.* Molecular aspects of leaf senescence. **Trends in Plant Science**: Cambridge, v.5, n.7, p.278-282, jul. 2000. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138500016551#!>. Acesso em: ago. 2018.

READ, D.J.; BARTLETT, E.M. The physiology of drought resistance in soybean plant (*Glycine max*): I. The relationship between drought resistance and growth. **Journal of Applied Ecology**: Hoboken, v.9, n.2, p.487-489, ago. 1972. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/2402447?seq=1>. Acesso em: ago. 2018.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Fisiologia Vegetal**. México: Iberoamerica, 758p., 1994.
SAUTER, A.; DAVIES, W.J.; HARTUNG, W. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: the fate of the hormone on its way from root to shoot. **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v.52, n.363, p.1991–1997, out. 2001. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/52/363/1991/488448>. Acesso em: ago. 2018.

SCHACHTMAN, D.P.; GOODGER, J.Q.D. Chemical root to shoot signaling under drought. **Trends in Plant Science**: Cambridge, v.13, n.6, p.281-287, jun. 2008. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138508001118>. Acesso em: ago. 2018.

SCHOLLES, D.; VARGAS, L.K. Viabilidade da inoculação de soja com estirpes de *Bradyrhizobium* em solo inundado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**: Viçosa, v.28, n.4, p.973-979, nov./dez. 2004. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-06832004000600005&lng=pt&tlng=pt. Acesso em: ago. 2018.

SERRAJ, R.; SINCLAIR, T.R.; PURCELL, L.C. Symbiotic N₂ fixation response to drought. **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v.50, n. 331, p.143-155, fev. 1999a. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/50/331/143/562981>. Acesso em: ago. 2018.

SERRAJ, R. *et al.* Involvement of ureides in nitrogen fixation inhibition in soybean. **Plant Physiology**: Waterbury, v.119, n.1, p.289-296, jan. 1999b. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/119/1/289.short>. Acesso em: ago. 2018.

SERRAJ, R.; VADEZ, V.; SINCLAIR, T. Feedback regulation of symbiotic N₂ fixation under drought stress. **Agronomie**: Paris, v.21, n.6-7, p.621-626, 2001. Disponível em: <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00886139/>. Acesso em: ago. 2018.

SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Gene expression and signal transduction in water-stress response. **Plant Physiology**: Waterbury, v.115, n.2, p.327-334, out. 1997. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC158490/>. Acesso em: ago. 2018.

SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Molecular responses to drought and cold stress. **Current Opinion in Biotechnology**: Amsterdam, v.7, n.2 p.161-167, abr. 1996. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0958166996800073>. Acesso em: ago. 2018.

SINCLAIR, T.R. *et al.* Drought tolerance and yield increase of soybean resulting from improved symbiotic N₂ fixation. **Field Crops Research**; Amsterdam, v.101, n.1, p.68-71, fev. 2007. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378429006001936>. Acesso em: ago. 2018.

THOMAS, A.L.; COSTA, J.A. **Soja: manejo para alta produtividade de grãos**. Porto Alegre: Evangraf, 248p., 2010.

TURNER, N.C. Further progress in crop water relations. **Advances in Agronomy**: Atlanta, v.58, n.1 p.293-338, 1997. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065211308602588>. Acesso em: ago. 2018.

TURNER, N.C. Turgor maintenance by osmotic adjustment, an adaptive mechanism for coping with plant water deficits. **Plant, Cell and Environment**: Hoboken, v.40, n.1, p.1-3, jan. 2016. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12839>. Acesso em: ago. 2018.

VADEZ, V.; SINCLAIR, T.R. Leaf ureide degradation and N₂ fixation tolerance to water deficit in soybean. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.52, p.153-159, 2001.

WILKINSON, S.; DAVIES, W.J. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. **Plant, Cell and Environment**: Hoboken, v.25, n.2, p.195-210, fev. 2002. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.0016-8025.2001.00824.x>. Acesso em: ago. 2018.

XIONG, L.; SCHUMAKER, K.S.; ZHU, J.K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. **The Plant Cell**: Rockville, v.14, Supl.1, p.S165-S183, mai. 2002. Disponível em: http://www.plantcell.org/content/14/suppl_1/S165.short. Acesso em: ago. 2019.

XIONG, L.; ZHU, J.-K. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. **Plant, Cell and Environment**: Hoboken, v.25, n.2 p.131-139, fev. 2002. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11841658/>. Acesso em: ago. 2019.

YOSHIDA, T. *et al.* AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. **The Plant Journal**: London, v.61, n.4, p.672-685, 2010. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19947981/>. Acesso em: ago. 2018.

ZHANG, J. *et al.* Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. **South African Journal of Botany**: Amsterdam, v.105, n.4, p.279-287, jul. 2016. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S025462991630343X>. Acesso em: ago. 2018.

ZHU, J.K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology**: Palo Alto, v.53, n.1, p.247-273, 2002. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329>. Acesso em: ago. 2018.

4 CAPÍTULO 2

**Análise fisiológica e hiperespectral de cultivares de soja com diferenças na tolerância à
deficiência hídrica**

4.1 Introdução

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é uma leguminosa de alto valor proteico e grande adaptabilidade climática, sendo uma das oleaginosas mais consumidas e cultivadas no mundo. A produção de soja está entre as atividades econômicas que mais cresceram nas últimas décadas por causa de suas aplicações na indústria de alimentos e na produção de biodiesel (Coutinho *et al.*, 2019).

As plantas, sendo sésseis, estão constantemente expostas a estresses abióticos, entre eles seca e temperaturas extremas. Essas condições de estresse são prejudiciais para o crescimento e a produtividade das plantas, pois afetam severamente sua homeostase, aumentando os níveis de espécies reativas de oxigênio (ROS) e, subsequentemente, podem levar à morte das plantas (Dutta *et al.*, 2018).

A disponibilidade hídrica é considerada o fator climático de maior efeito sobre a produtividade agrícola, sendo o que rege a distribuição das espécies nas diferentes zonas climáticas do globo (Coutinho *et al.*, 2019). A produtividade de plantas cultivadas em ambientes com restrição hídrica é, frequentemente, afetada por características da planta que permitem a manutenção do *status* hídrico durante o ressecamento do solo (Blum, 2005; Daryanto *et al.*, 2015). No Brasil, a ocorrência de seca prolongada, durante a safra de soja, tornou-se cada vez mais comum nos últimos anos, causando repercussões econômicas e consequências sociais (Battisti *et al.*, 2017).

A severidade do estresse e o momento em que este ocorre sobre as culturas, ou seja, o estágio fenológico da planta, afetam a porcentagem de redução da produtividade. A fase reprodutiva, frequentemente, é a fase mais crítica para o rendimento de grãos. A seca quando ocorre durante o estágio reprodutivo (da floração à maturidade) reduz a produtividade em, aproximadamente, 43 % (Daryanto *et al.*, 2015). Essa redução do rendimento sob deficiência hídrica se dá por um ou pela combinação dos seguintes fatores: (i) redução da duração do desenvolvimento reprodutivo, (ii) redução da ramificação e, consequentemente, do número de legumes, e (iii) redução do peso do grão e do número de grãos por legume (Frederick *et al.*, 2001).

Quando o estresse ocorre a partir da iniciação da flor até o período de floração plena, resulta em menor número de vagens e tamanho de grãos (Oya *et al.*, 2004). Em resposta ao estresse hídrico há acúmulo de ácido abscísico (ABA), levando à redução do número de ciclos de divisão celular e, consequentemente, do tamanho dos cotilédones. Assim, a reduzida capacidade de crescimento limita o enchimento dos grãos (Christmann *et al.*, 2007). Já o número de vagens é mais prejudicado quando a seca ocorre no período de floração (abortamento floral e redução do fluxo de assimilados). O número de grãos por vagem é afetado quando o estresse ocorre a partir do final da floração até o início do enchimento dos legumes e o peso do grão sofre maior interferência quando o estresse ocorre no período final do enchimento dos legumes. Essa resposta está associada a redução do particionamento de assimilados e da atividade de enzimas de síntese de amido, além da maturação

precoce do tegumento em resposta ao ABA, cessando o enchimento (Oya *et al.*, 2004; Christmann *et al.*, 2007; Farooq *et al.*, 2009; Daryanto *et al.*, 2015).

Durante eventos de seca, a fotossíntese reduz-se progressivamente, mas as razões para essa redução não estão completamente elucidadas na soja. Muitos estudos propõem que as limitações difusionais (estômatos e mesofilo) são as responsáveis pela maioria das situações de deficiência hídrica (Iqbal *et al.*, 2019). Em geral, os parâmetros de trocas gasosas declinam com o teor de água do solo, sob restrição hídrica (Inamullah & Isoda, 2005; Ohashi *et al.*, 2006; Zlatev & Lidon, 2012; Hossain *et al.*, 2014; Mathobo *et al.*, 2017).

A redução da perda de água, pelo fechamento estomático, é uma das respostas adaptativas para manter um alto potencial de água nas plantas à medida que a seca se desenvolve (Ohashi *et al.*, 2006). O fechamento estomático é, portanto, a primeira resposta à seca, sendo a limitação dominante à fotossíntese em condições de secas leves a moderadas. Em paralelo, a regulação progressiva ou a inibição de processos metabólicos conduzem a um menor conteúdo de RuBP (ribulose 1,5-bisfosfato), que se torna a limitação dominante em condições de seca severa, inibindo a assimilação fotossintética de CO₂ (Flexas & Medrano, 2002).

O declínio do CO₂ intercelular após o fechamento dos estômatos sob deficiência hídrica prolongada induz ajustes (ou regulação negativa) da maquinaria fotossintética para corresponder ao carbono disponível e ao crescimento reduzido. Isto também é consistente com a diminuição da atividade de enzimas do ciclo de Calvin, observada quando as plantas sob condições de campo são lentamente submetidas à seca. Os estômatos, a redução da capacidade fotossintética das células do mesofilo, a redução no crescimento e consequente acúmulo de sacarose (relação fonte-dreno) e a reduzida capacidade bioquímica colimitam a fotossíntese (Chaves *et al.*, 2003; Nunes, 2007; Zhang *et al.*, 2016).

O fechamento estomático e a consequente redução das taxas transpiratórias, afetam a dissipação térmica e a redução da temperatura foliar (Chaves *et al.*, 2003). Plantas sob estresse hídrico tendem a economizar água, causando um aumento significativo de temperatura foliar (Inamullah & Isoda, 2005; Mendes *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2015). Os diferenciais médios de temperatura da folha em relação à do ar são crescentes à medida que progride a deficiência hídrica (Oliveira *et al.*, 2005).

Ao reduzir as taxas fotossintéticas, as plantas também têm que lidar com o excesso de energia luminosa. Se as plantas não são bem-sucedidas em escapar dos excessos de luz via mecanismos de fotoproteção arquitetônicos ou morfológicos, é a sua capacidade de dissipar a luz absorvida termicamente que desempenha um papel central na fotoproteção sob efeito de estresses ambientais, como a seca (Chaves *et al.*, 2003). Caso contrário, pode ocorrer a destruição fotooxidativa do aparato fotossintético. Medições da fluorescência da clorofila permitem a seleção de genótipos que podem ter, simultaneamente, boa capacidade de tolerância à seca e de remoção parcial de danos no Fotossistema II (FSII) (Li *et al.*, 2013).

A dissipação térmica protege a maquinaria fotossintética minimizando a geração de ROS nos centros de reação, prevenindo uma superacidificação do lúmen do FSII e diminuindo a taxa de redução de O₂ pelo Fotossistema I (FSI) (Niyogi, 1999). Esta dissipação de energia não radiante ocorre, por exemplo, durante a depressão de eficiência do FSII nas folhas sob luz forte (Niyogi, 1999). Plantas sob seca demonstram diminuição na proporção de energia conduzida à via fotossintética, o que pode levar à superredução da cadeia de transporte de elétrons, causada pela forte perda de atividade dos fotossistemas (Zlatev & Lidon, 2012). A taxa de transporte de elétrons (ETR) reflete a atividade do FSII, correlacionando-se positivamente à taxa fotossintética. Espera-se que a ETR diminua ao longo do tempo sob seca (Li *et al.*, 2013), podendo ser inibida sob severos tratamentos de estresse por deficiência hídrica (Abid *et al.*, 2016).

Quando o estresse hídrico é intensificado no solo, os teores relativos de água foliar, de clorofila total e de trocas gasosas diminuem significativamente em comparação com plantas bem irrigadas (Hossain *et al.*, 2014). Essa tendência declinante é mais pronunciada em genótipos sensíveis do que nos genótipos tolerantes. Assim, verifica-se que as plantas sob condições de estresse desenvolvem diferentes estratégias para lidar com os efeitos negativos de situações adversas.

O estresse hídrico resulta em uma ampla gama de respostas fisiológicas e bioquímicas complexas nas plantas. Isso inclui modificações na composição dos pigmentos foliares, na condutância dos estômatos, nas características da superfície e na estrutura interna da folha, alterando as propriedades óticas das folhas (Asaari, *et al.*, 2018). Essas alterações afetam também a reflectância em diferentes regiões espectrais (Asaari, *et al.*, 2018). Portanto, os estresses por deficiência hídrica podem ser notados através de variações nos pigmentos fotossintéticos.

Os objetivos do presente trabalho foram: avaliar fenotipicamente cultivares de soja com tolerância diferencial à deficiência hídrica, pela análise de características fisiológicas das plantas submetidas a esse estresse; determinar características indicadoras do estresse, que possam ser utilizadas na detecção da deficiência hídrica; compreender as estratégias da tolerância das plantas à seca, que podem ser utilizadas em programas de melhoramento genético. Além disso, avaliar o comportamento espectral de cultivares de soja com tolerância diferencial à seca e, a partir dessa análise, testar diferentes índices de vegetação quanto a sua capacidade de detectar precocemente o estresse.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Cultivares utilizadas e condução dos experimentos

Foram conduzidos dois experimentos, o primeiro durante o ano de 2016 e o segundo na safra 2017/2018. Em ambos os ensaios foram utilizadas cultivares de soja, desenvolvidas pela

EMBRAPA, com tolerância contrastante conhecida à seca: Embrapa 48 (EMB48), genótipo tolerante à deficiência hídrica e BR 16 (BR16), genótipo sensível à deficiência hídrica (Mesquita, 2013). No segundo experimento, utilizou-se também a cultivar comercial da COODETEC: CD202 IPRO (CD202), caracterizada como genótipo moderadamente tolerante à deficiência hídrica (Pitol, 2015). Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação, na Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, sob temperatura do ar de aproximadamente 30 ± 5 °C e iluminação natural (condições semi-controladas).

As plantas foram cultivadas em vasos plásticos de cinco litros, em substrato comercial (composto orgânico). Foram semeadas oito sementes por vaso, deixando quatro plantas após a emergência. Solução Hoagland & Arnon (1950) sem N (solução nutritiva) foi aplicada nos vasos a cada quinze dias. As sementes de soja foram inoculadas imediatamente antes da semeadura, com inoculante comercial contendo duas estirpes de rizóbios indicadas para a cultura da soja (*Bradyrhizobium elkanii* e *B. japonicum*). A ocorrência de doenças e insetos-praga foi controlada ao longo do ciclo de desenvolvimento da cultura, conforme a necessidade.

Os tratamentos foram compostos pela combinação dos genótipos de soja com tolerância contrastante à seca e o regime hídrico. Foram impostos dois regimes hídricos, irrigado (IRR) e não irrigado (estressado, NIR). O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, com quatro repetições/blocos por tratamento, dispostos em fatorial 2^2 (Experimento 1) e 2^3 (Experimento 2).

Os vasos foram rotacionados dentro do bloco, a cada dois dias, para evitar diferenças de luz e temperatura. Durante o desenvolvimento inicial das plantas pesou-se e irrigou-se diariamente os vasos, visando manter a umidade do solo em aproximadamente 90 % da capacidade de campo. Quando da aplicação do estresse (delimitados como dia zero, no estágio R_2/R_3 no Experimento 1, em 15/05/2016 e em R_1/R_2 no Experimento 2, no dia 21/02/2018), os vasos com os diferentes genótipos foram separados em dois grupos: um grupo (controle) continuou a receber irrigação regularmente, para manutenção da umidade do solo acima de 90 % da capacidade de campo, e o outro grupo foi submetido ao estresse hídrico pela suspensão da irrigação.

A escala de estádios de desenvolvimento utilizada no presente trabalho foi a proposta por Fehr & Caviness (1977), pela qual o estágio V_5 , por exemplo, corresponde a cinco nós no caule com folhas completamente desenvolvidas, iniciando com o nó das folhas unifolioladas. O último dia de irrigação não diferenciada, em todos os vasos, é o dia zero, iniciando-se o estresse efetivamente no dia um.

No primeiro experimento os genótipos EMB48 (tolerante) e BR16 (sensível) foram submetidos aos regimes hídricos quando as plantas estavam no estágio R_2/R_3 , iniciando a formação das vagens. As plantas foram submetidas ao estresse por seca induzida (suspensão da rega) e avaliadas quando o estresse alcançou dois níveis: moderado e severo, definidos através do potencial hídrico foliar, sendo moderado de -1 a -1,5 MPa e severo de -1,5 a -2 MPa (Mesquita, 2010). A avaliação do estresse moderado foi realizada no 9º dia e do estresse severo, no 11º dia.

No segundo experimento, três genótipos de soja com tolerância contrastante à seca, EMB48 (considerada tolerante), CD202 (moderadamente tolerante) e BR16 (sensível) foram submetidos a dois regimes hídricos diferentes (IRR e NIRR), impostos no período reprodutivo. Um grupo de plantas foi reirrigada, para avaliar as características das cultivares durante a recuperação. O estresse foi imposto a partir dos estádios R₁/R₂, no florescimento pleno. A partir do 4º dia de estresse, os vasos sob tratamento NIRR foram mantidos a 78 % da capacidade de campo, para que as plantas sobrevivessem sob estresse moderado. A reirrigação das plantas ocorreu no final do 9º dia de estresse - todas as avaliações no dia 9 foram realizadas ainda sob estresse hídrico. O 10º dia de avaliação é o 1º dia de recuperação (Recup.1), sendo o primeiro dia de análises das plantas após reirrigação.

Em estudos prévios, a cultivar BR16 comprovou sua maior sensibilidade à deficiência hídrica entre as cultivares estudadas, apresentando maior redução no teor de clorofila, na taxa fotossintética, no teor relativo de água, no rendimento de grãos e no número de raízes profundas, também demonstrou o maior incremento na resistência estomatal, à medida que a intensidade da deficiência hídrica se acentuou (Nepomuceno *et al.*, 1993; Farias *et al.*, 1993; Neumaier *et al.*, 1993). A cultivar BR16 tende a manter o crescimento durante o estresse hídrico, apresentando maior número de nós em R₈, em comparação com a cultivar EMB48 (Bianco *et al.*, 2013).

Já a cultivar EMB48 apresentou maior rendimento sob estresse, mesmo no período reprodutivo (Barbosa *et al.*, 2015). Um dos possíveis mecanismos utilizados pela cultivar é o controle sobre a expansão da área foliar, para evitar a perda de água por transpiração sob estresse hídrico (Bianco *et al.*, 2013; Carvalho *et al.*, 2013).

Em teste com polietileno glicol (PEG 6000), a cultivar CD202 apresentou comportamento semelhante ao da cultivar EMB48, com menor redução no comprimento de raiz primária e no comprimento total das plântulas, sendo consideradas mais tolerantes à deficiência hídrica durante a germinação (Teixeira *et al.*, 2008a). Utilizando a análise de agrupamento, pelo método hierárquico do vizinho mais próximo, a cultivar EMB48 destacou-se, a cultivar CD202 permaneceu em um segundo grupo, com posição intermediária, e um terceiro grupo foi formado pelas mais sensíveis (Teixeira *et al.*, 2008a). Testando germinação, classificação do vigor das plântulas, comprimento das plântulas e biomassa seca das plântulas, a cultivar CD202 apresentou as menores médias de redução para todas as variáveis analisadas, apresentando menor suscetibilidade às condições de estresse hídrico impostas (Teixeira *et al.*, 2008b).

As medições fisiológicas e de amostragem foram efetuadas nas folhas, a partir do início do tratamento de supressão da irrigação. As folhas superiores completamente expandidas foram utilizadas para coleta de dados.

4.2.2 Determinação do estresse e das respostas das plantas

Conteúdo relativo de água na folha (CRA): determinado pela equação $CRA = [(peso\ fresco - peso\ seco) / (peso\ túrgido - peso\ seco)] * 100$. Medido com discos foliares, a partir dos quais foram determinados os pesos, em dois trifólios completamente desenvolvidos por planta, em duas plantas por vaso. A avaliação foi realizada em diferentes momentos após o período de estresse e após a recuperação das plantas (2º experimento).

Potencial mínimo de água na folha (Ψ_{min}): potencial mínimo de água na folha, obtido entre 12h e 14h, com câmara de pressão (modelo 3000, Soil Moisture Co., EUA), conforme descrito por Scholander *et al.* (1965) e Boyer (1967). As avaliações foram realizadas durante o déficit hídrico, para avaliação da intensidade do estresse (Experimento 1), no último trifólio completamente desenvolvido, sendo realizada uma leitura para cada planta do vaso.

Rendimento de massa seca da parte aérea (MSPA): amostragem realizada apenas no primeiro experimento, quando as plantas estavam entre os estádios R2 e R3. Coletou-se a parte aérea de plantas (trifólios, flores, vagens e caule) nos diferentes tratamentos, as amostras secaram em estufa a 60 °C até atingir peso constante.

Teor de nitrogênio da parte aérea (N): avaliação realizada apenas no primeiro experimento. Determinação realizada utilizando massa de folhas e ramos secundários, pelo método *Kjeldahl*, conforme metodologia descrita por Tedesco *et al.* (1995).

Acompanhamento do desenvolvimento das plantas: avaliação realizada apenas no segundo experimento, via estágio de desenvolvimento das plantas pela escala de Fehr & Caviness (1977). A evolução do estágio foi realizada em duas plantas por vaso, durante os dias de avaliação do ensaio.

Área foliar: avaliação realizada apenas no segundo experimento, utilizando medidor de área foliar de bancada, modelo LI 3000 (LI-COR). Realizada no dia 9, antes da recuperação das plantas, em todas as folhas de duas plantas por vaso.

Temperatura foliar: medida no primeiro experimento com termômetro infravermelho de amplitude térmica de -10 a 60 °C, emissividade padronizada em 0,98 ($W\ m^{-2}$) e um campo de visão de 2.80. Determinação realizada em seis folhas em cada repetição, a aproximadamente 15 cm do centro da superfície adaxial da folha, em uma planta por vaso, entre as 12 h e 14 h. No segundo experimento, a temperatura foi medida concomitantemente com as trocas gasosas, utilizando aparelho analisador de trocas gasosas por infravermelho (IRGA) (LI-COR 6400). As medidas foram realizadas nos folíolos centrais das duas últimas folhas completamente desenvolvidas, a partir do momento de imposição do estresse. Nas avaliações no estágio reprodutivo, os dados de temperatura foram corrigidos pelo método do balanço de energia, utilizando as equações disponibilizadas pelo software da LI-COR (LI-COR 6400). Para tanto, a temperatura da folha foi considerada igual à temperatura do ar.

Teor relativo de clorofila na folha (índice ClorofiLOG): avaliação realizada apenas no segundo experimento. Foram determinados os conteúdos relativos de clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*) e clorofila total (Chl *t*), utilizando o equipamento ClorofiLOG, modelo CFL1030, da Falker®. As avaliações foram realizadas nos três folíolos das duas últimas folhas completamente desenvolvidas, de duas plantas por vaso, antes, durante e após o período de deficiência hídrica.

Fluorescência da clorofila: os parâmetros avaliados foram fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima (F_m), fluorescência variável (F_v) e relação fluorescência variável/fluorescência máxima (F_v/F_m) nas plantas adaptadas ao escuro por 30 min (apenas no segundo experimento). A partir disso, foram avaliados o rendimento quântico do Fotossistema II (*Yield*) e a taxa de transferência de elétrons (ETR). O aparelho utilizado para as medições da fluorescência da clorofila foi o OS1-FL *Chlorophyll Fluorometer (Opti-Sciences)*. As leituras foram realizadas no folíolo central da última folha completamente desenvolvida da planta, em duas plantas por vaso, nos estádios R1 e R2, durante e após o período de deficiência hídrica.

Dissipação não-fotoquímica (quenching não-fotoquímico – NPQ): avaliação realizada apenas no segundo experimento. Calculada através dos valores da fluorescência no claro e no escuro: $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$, sendo F_m a fluorescência máxima, obtida nas medidas nas plantas adaptadas ao escuro, e F_m' a fluorescência máxima sob iluminação.

Dissipação de energia no FSII: avaliação realizada apenas no segundo experimento. Divisão da energia dissipada em rendimento quântico [$Y(II)$], dissipação não controlada [$Y(NO)$] e dissipação não-fotoquímica ou controlada [$Y(NPQ)$]. $Y(II) + Y(NO) + Y(NPQ) = 1$, em que: $Y(NO)$ é calculada pela relação entre F_s/F_m , sendo F_s a fluorescência inicial, fornecida na medição da fluorescência no claro; $Y(II)$ é fornecido pelo fluorômetro, nas medições sob luz; o $Y(NPQ)$ é, então, calculado por diferença: $Y(NPQ) = 1 - Y(NO) - Y(II)$.

Trocas gasosas: avaliação realizada apenas no segundo experimento, nos estádios R1 e R2, durante e após o período de deficiência hídrica, utilizando aparelho analisador de trocas gasosas por infravermelho (IRGA) (LI-COR 6400). Avaliações nos folíolos centrais do trifólio da última folha completamente expandida, em duas plantas por unidade experimental (vaso), sob radiação fotossinteticamente ativa (PAR) artificial, isto é, $1000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e a concentração de CO_2 na câmara de $400 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$. A temperatura e o déficit de pressão de vapor (DPV) foram condicionadas pelo ambiente. Dados obtidos: taxa de assimilação de CO_2 , ou taxa de fotossíntese líquida (A); condutância estomática (g_s); concentração intercelular de dióxido de carbono (C_i); taxas transpiratórias (E); déficit de pressão de vapor (DPV). A partir dos dados de trocas gasosas, quantificou-se a **eficiência intrínseca do uso da água** (A/g_s) e a **eficiência instantânea do uso da água** (A/E).

Condutividade hidráulica da planta (K_{planta}): avaliação realizada apenas no segundo experimento, entre os estádios R1 e R2. Relação entre a quantidade de água perdida por unidade de área foliar num intervalo de tempo (t) (equivalente à transpiração) e a diferença de potencial hídrico (máximo e mínimo - antemanhã e 13 h): $K_{\text{planta}} = [E/(\Psi_{\text{m\u00e1x}} - \Psi_{\text{m\u00edn}})]$. Quanto maior o valor de K_{planta} ,

maior é a condutividade de água por unidade de MPa (potencial), e maior é a eficiência do transporte de água na planta.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), sendo posteriormente aplicado um teste de médias, teste *t* de *Student* (LSD), a 5 % de probabilidade utilizando o software Assistat® (Silva & Azevedo, 2009).

Avaliação espectral das plantas: Nesse trabalho foram realizadas medidas espectroscópicas utilizando espectrorradiômetro FieldSpec® 3 ASD – (sigla em inglês de Analytical Spectral Devices), cedido pelo Programa de Pós-graduação em Sensoriamento Remoto e Meteorologia, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, que possui sensibilidade espectral entre 350 e 2500 nm (resolução espectral de 1 nm). O espectrorradiômetro fornece o comportamento espectral detalhado, decompondo a radiação incidente em diferentes comprimentos de onda, possibilitando a mensuração das respostas espectrais ao longo de grande parte do espectro eletromagnético, permitindo a aquisição de curvas espectrais (Miguel *et al.*, 2005).

Utilizou-se nas medições o acessório *ProbeLeaf Clip*, que torna o equipamento um sensor ativo. As avaliações foram realizadas no 2º, 6º e 9º dia de estresse por deficiência hídrica (DIA 02, DIA 06 e DIA 09) e no 1º dia de recuperação após reirrigação (Recup.1), na face adaxial de duas folhas por planta de soja, evitando as nervuras principais. Para cada folha, uma média de sete espectros foi calculada, e para cada planta foi produzida uma média para as duas folhas. Com os dados obtidos foram traçadas as curvas espectrais de reflectância. Porém, pela amplitude de dados gerados e considerando que as alterações espectrais são sutis, foram utilizadas técnicas para identificar os pontos do espectro onde houve maiores diferenças entre os tratamentos. Neste sentido, utilizou-se a razão entre os espectros, resultado da divisão do valor de reflectância de uma planta irrigada pelo valor de reflectância de uma planta não irrigada, (Phitan, 2019). Para evidenciar a visualização destes comprimentos de onda, onde os efeitos metabólicos realmente levaram a alterações no espectro, foram calculados os desvios padrões dos quocientes (Phitan, 2019).

Índices de vegetação: Os dados obtidos pelo espectrorradiômetro permitem também a utilização de índices de vegetação, como o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI - Normalized difference vegetation index). Esse índice foi obtido a partir da relação entre a reflectância na faixa espectral do infravermelho próximo (NIR – 770 nm) e a reflectância na faixa espectral do vermelho (R – 680 nm) (Equação 1).

$$NDVI = \frac{(R_{770} - R_{680})}{(R_{770} + R_{680})} \quad (\text{Equação 1})$$

Além do NDVI, índices relacionados aos pigmentos foliares também foram estimados: *ARI* (*Anthocyanin reflectance index*) estima o conteúdo de antocianinas por mudanças na região do verde (Equação 2) (Gitelson *et al.*, 2001); *CI* (*Chlorophyll Index*), estima os teores de clorofila em folhas (Equação 3) (Gitelson *et al.*, 2005) e; *CRI* (*Carotenoid Reflectance Index*) estima o conteúdo total de carotenoides em folhas (Equação 4) (Gitelson *et al.*, 2002).

$$ARI = (R_{550})^{-1} - (R_{700})^{-1} \quad (\text{Equação 2})$$

$$CI = R_{750}/[(R_{700} + R_{710}) - 1] \quad (\text{Equação 3})$$

$$CRI_{700} = (R_{510})^{-1} - (R_{700})^{-1} \quad (\text{Equação 4})$$

Os índices relacionados ao estresse em plantas e ao conteúdo de água foram: *DWSI* (*Disease Water Stress Index*), que detecta plantas estressadas por deficiência hídrica (Equação 5) (Galvão *et al.*, 2005); *RSVI* (*Red-Edge Vegetation Index*) detecta estresse ao nível de dossel (Equação 6) (Merton & Huntington, 1999); *NDWI* (*Normalized Difference Water Index*), índice de conteúdo de água na vegetação (Equação 7) (Gao, 1996) e; *WBI* (*Water Band Index*), que monitora o estado de água no dossel da vegetação, sendo altamente correlacionado com a concentração relativa de água na planta (Equação 8) (Penuelas *et al.*, 1997).

$$DWSI = (R_{802} + R_{547}) / (R_{1657} + R_{682}) \quad (\text{Equação 5})$$

$$RSVI = \left[(R_{712} + R_{752}) / 2 \right] - R_{732} \quad (\text{Equação 6})$$

$$NDWI = (R_{860} - R_{1240}) / (R_{860} + R_{1240}) \quad (\text{Equação 7})$$

$$WBI = R_{900} / R_{970} \quad (\text{Equação 8})$$

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), sendo posteriormente aplicado um teste de médias, teste *t* de *Scott-Knott*, a 5% de probabilidade utilizando o software Assistat®.

4.3 Resultados e Discussão

A seca induziu respostas fisiológicas diferentes nas cultivares testadas, confirmando sua tolerância diferencial à deficiência hídrica. Durante o período de desenvolvimento inicial da cultura, as plantas foram mantidas em aproximadamente 90 % da capacidade de vaso (% CV). Com o início dos tratamentos decaiu a capacidade de vaso (% CV) sob estresse hídrico, em ambos os experimentos (Figura 1). Houve redução significativa da % CV nos vasos sob estresse por deficiência hídrica a partir do 5º dia de supressão da irrigação no experimento 1 (Figura 1A), e a partir do 2º dia no experimento 2 (Figura 1B). O Experimento 1 foi realizado entre os meses de

abril e maio de 2016 e o 2º entre os meses de novembro de 2017 e março de 2018. Devido às diferentes épocas do ano, a % CV no Experimento 2 foi reduzida mais rapidamente, visto as maiores temperaturas e conseqüentemente maior evapotranspiração. Convém ressaltar que no Experimento 2 houve reposição de água sempre que a % CV caía abaixo de 78 % nos vasos não irrigados (para manter as plantas vivas já que o substrato não mantinha água disponível), enquanto no Experimento 1, devido à época do ano, a redução do conteúdo de água no vaso foi gradual, não sendo necessária sua reposição.

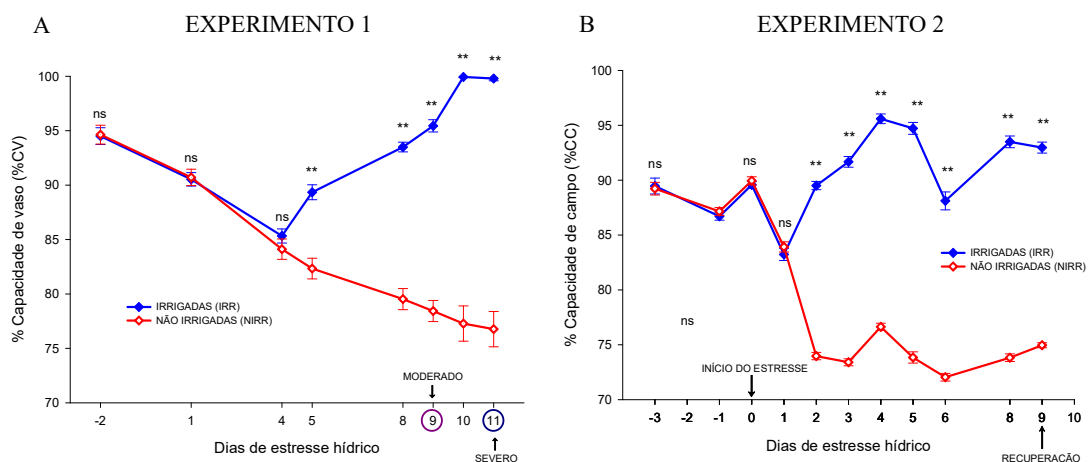


FIGURA 1. Comparativo do percentual da capacidade de vaso (%CV) entre os dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), sob estresse por deficiência hídrica. Médias seguidas de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. Barras representam o erro padrão da média. $n=4$.

O conteúdo relativo de água é um indicativo do *status* de água na planta (Hossain *et al.*, 2015). No Experimento 1, no dia 11 (estresse severo) a cultivar EMB48 manteve maior conteúdo relativo de água quando sob estresse por deficiência hídrica (Tabela 1). No Experimento 2, o conteúdo relativo de água foi medido no 9º dia de estresse (DIA 09) e no 10º dia de avaliação (1º dia de recuperação - Recup.1). Com relação ao nível de estresse, como esperado, plantas não irrigadas apresentaram menor conteúdo relativo de água. A cultivar tolerante (EMB48) apresentou maior conteúdo relativo de água sob deficiência hídrica, corroborando com a literatura, que afirma que maior conteúdo relativo de água indica cultivares com melhor tolerância potencial, sendo seu declínio mais lento nessas cultivares (Thu *et al.*, 2014; Hossain *et al.*, 2015). Percebe-se que em todas as cultivares há rápida recuperação do conteúdo relativo de água com a reirrigação (Recup.1) (Tabela 1).

Quando o potencial de água na folha decresce (Ψ_{\min}), a resistência dos estômatos à difusão de vapor d'água aumenta, em função da diminuição da turgescência das células-guarda, aumentando a diferença de temperatura entre a folha e o ar, decorrente da redução da taxa de transpiração (Hossain *et al.*, 2015). O Ψ_{\min} é uma medida importante e sensível do estado hídrico da planta, variando de zero a próximo de zero nas plantas não estressadas, a valores bem abaixo de

zero ou igual ao potencial osmótico em plantas severamente estressadas (Kramer & Boyer, 1995). A respiração, a translocação de produtos de assimilação metabólica e a assimilação de CO₂ caem a níveis próximos de zero, para níveis de déficit hídrico em que o Ψ_{\min} se encontra em torno de -1,0 a -2,0 MPa, dependendo da espécie (Salisbury & Ross, 1994). Na soja, a fotossíntese é relativamente pouco afetada até potenciais hídricos foliares abaixo de -1,1 MPa (Boyer, 1970). O Ψ_{\min} foi menor em plantas estressadas (Tabela 1).

O déficit de saturação hídrica (Δ WSAT) mostrou-se maior em plantas não irrigadas, em ambos os ensaios (Tabela 1). O Δ WSAT aumenta com uma correspondente diminuição no teor de água (Dedio, 1975), normalizando após recuperação (Tabela 1). No estresse severo do Experimento 1, a cultivar BR16 no tratamento não irrigado apresentou déficit de saturação hídrica significativamente maior (Tabela 1). No segundo experimento, observa-se que a cultivar CD202 possui valor intermediário de Δ WSAT, indicando tolerância moderada à deficiência hídrica (Tabela 1).

No que diz respeito à temperatura foliar (T_{folha}), plantas estressadas demonstraram aumento de T_{folha} em relação às irrigadas (Tabela 1), similar ao obtido por outros autores (Mendes *et al.*, 2007; Nascimento, *et al.*, 2011). A elevação da temperatura foliar em resposta ao estresse hídrico pode ser explicada pela redução na perda de calor latente através da transpiração (Oliveira *et al.*, 2005). No Experimento 2, no processo de correção dos valores obtidos, as temperaturas foliares foram iguais à temperatura ambiente, demonstrando alta variação nos dias de avaliação e valores consideravelmente altos. Só houve, portanto, efeito de cultivar no DIA 09, quando a cultivar CD202 apresentou maior T_{folha} (Tabela 1).

TABELA 1. Conteúdo relativo de água (%CRA), potencial mínimo de água na folha (Ψ_{\min}), déficit de saturação hídrica (% Δ WSAT), temperatura foliar ($^{\circ}$ C) e acompanhamento do desenvolvimento (folhas completamente desenvolvidas), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), em dois experimentos (EXP.1 e EXP.2). Dados: médias \pm erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo.

Exp.	Dia	Cv/Tratam	CRA (%)		Ψ_{\min} (MPa)		Δ WSAT (%)		Temp. foliar ($^{\circ}$ C)		Folhas desenvolvidas										
			IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR									
EXP. 1	DIA 09	BR16	86,36 \pm 4,5	Aa	71,76 \pm 5,0	Ab	-0,67 \pm 0,1	Aa	-1,31 \pm 0,2	Ab	13,64 \pm 4,5	Ab	28,24 \pm 5,0	Aa	26,37 \pm 1,5	Bb	30,08 \pm 1,0	Ba			
		EMB48	90,75 \pm 0,8	Aa	74,09 \pm 5,2	Ab	-0,77 \pm 0,1	Aa	-1,24 \pm 0,3	Ab	9,25 \pm 0,8	Ab	25,91 \pm 5,2	Aa	28,11 \pm 0,7	Ab	30,96 \pm 0,6	Aa			
	ANOVA	F																			
		Cv.	0,68		ns		0,00		ns		0,68		ns		6,03		*				
		Tratam.	14,78		**		11,61		**		14,78		**		38,07		**				
		Cv*Tratam	0,06		ns		0,28		ns		0,06		ns		0,66		ns				
	DIA 11	BR16	90,85 \pm 0,4	Aa	54,92 \pm 0,8	Bb	-0,73 \pm 0,0	Aa	-1,95 \pm 0,3	Ab	9,15 \pm 0,4	Ab	45,08 \pm 0,8	Aa	27,20 \pm 0,9	Ab	30,34 \pm 1,1	Aa			
		EMB48	91,13 \pm 0,9	Aa	70,60 \pm 3,6	Ab	-0,70 \pm 0,1	Aa	-1,59 \pm 0,2	Ab	8,87 \pm 0,9	Ab	29,40 \pm 3,6	Ba	26,83 \pm 0,7	Ab	29,74 \pm 0,3	Aa			
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.				
		Cv.	15,98		**		2,13		ns		15,98		**		0,94		ns				
ANOVA	Tratam.	199,99		**		63,95		**		199,99		**		36,70		**					
	Cv*Tratam	14,86		**		1,61		ns		14,86		**		0,05		ns					
EXP. 2	DIA 08	BR16												34,01 \pm 0,4		34,12 \pm 0,3		8,69 \pm 0,2	Aa	7,00 \pm 0,3	Ab
		EMB48												33,64 \pm 0,5		33,78 \pm 0,5		7,88 \pm 0,2	Ba	6,31 \pm 0,1	Bb
		CD202												33,60 \pm 0,6		33,86 \pm 0,4		8,69 \pm 0,1	Aa	7,06 \pm 0,1	Ab
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.				
	ANOVA	Cv.												0,83		ns			11,40		**
		Tratam.												0,45		ns			115,50		**
	DIA 09	Cv*Tratam												0,03		ns			0,06		ns
		BR16	88,50 \pm 1,3	Ba	63,13 \pm 1,0	Bb	-1,14 \pm 0,1	Aa	-1,70 \pm 0,2	Ab	11,50 \pm 1,3	Ab	36,87 \pm 1,0	Aa	34,95 \pm 1,3	Ba	35,23 \pm 1,0	Ba			
		EMB48	91,35 \pm 1,5	Aa	69,39 \pm 1,1	Ab	-1,25 \pm 0,3	Aa	-1,80 \pm 0,1	Ab	8,65 \pm 1,5	Bb	30,61 \pm 1,1	Ba	35,59 \pm 1,0	ABa	37,05 \pm 0,1	ABa			
		CD202	90,18 \pm 1,7	Ba	62,27 \pm 2,0	Bb	-1,15 \pm 0,1	Aa	-1,66 \pm 0,1	Ab	9,82 \pm 1,7	ABb	35,29 \pm 3,0	ABa	37,15 \pm 0,3	Aa	37,16 \pm 0,3	Aa			
ANOVA	F			Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.					
	Cv.	8,11		**		0,44		ns		4,06		*		4,91		*					
	Tratam.	602,80		**		23,06		**		336,60		**		1,15		ns					
	Cv*Tratam	2,85		ns		0,02		ns		0,76		ns		0,68		ns					
RECUP. 1	BR16	92,49 \pm 2,3		90,77 \pm 1,8						7,51 \pm 2,3		9,23 \pm 1,8		39,14 \pm 0,3		39,40 \pm 0,1		7,25 \pm 0,4	ABa	6,38 \pm 0,3	ABb
	EMB48	91,83 \pm 1,6		91,10 \pm 1,7						8,17 \pm 1,6		8,90 \pm 1,7		39,03 \pm 0,9		39,31 \pm 0,8		6,50 \pm 0,4	Ba	6,00 \pm 0,4	Bb
	CD202	94,01 \pm 0,4		93,19 \pm 0,4						5,99 \pm 0,4		6,81 \pm 0,4		39,33 \pm 0,8		39,39 \pm 0,6		7,25 \pm 0,1	Aa	6,88 \pm 0,1	Ab
	ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.	
	Cv.	2,28		ns		2,28		ns		2,28		ns		0,10		ns		3,93		*	
	Tratam.	1,44		ns		1,44		ns		1,44		ns		0,33		ns		93,40		**	
RECUP. 6	Cv*Tratam	0,12		ns		0,12		ns		0,12		ns		0,04		ns		1,82		ns	
	BR16													36,31 \pm 0,4		36,68 \pm 0,5		9,75 \pm 0,3	Aa	7,63 \pm 0,4	Ab
	EMB48													36,33 \pm 0,7		36,66 \pm 0,6		9,25 \pm 0,3	Aa	7,63 \pm 0,1	Ab
	CD202													36,71 \pm 0,5		36,71 \pm 0,5		9,50 \pm 0,2	Aa	8,13 \pm 0,1	Ab
ANOVA	F			Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.	
	Cv.													0,43		ns		0,70		ns	
	Tratam.													1,09		ns		28,82		**	
	Cv*Tratam													0,27		ns		0,48		ns	

A condutividade hidráulica da planta (K_{planta}) é medida pela relação entre a quantidade de água perdida por unidade de área foliar num intervalo de tempo t (equivalente à transpiração) e a diferença de potencial hídrico (máximo e mínimo - antemanhã e 13h). Quanto maior o valor de K_{planta} , maior é a condutividade de água por unidade de MPa (potencial), e maior é a eficiência do transporte de água na planta. Condições de seca reduzem a condutividade hidráulica, esse efeito pode ser resultante de efeitos no xilema (como a cavitação e a embolia) e de efeitos fora do xilema (redução na atividade de aquaporinas e tortuosidade do caminho devido ao encolhimento das células) (Scoffoni *et al.*, 2017).

Uma baixa condutância hidráulica limita o fluxo de água para as células-guarda sob condições de alta evaporação, isto é, alto déficit de pressão de vapor (DPV), de modo que há uma perda de turgescência das células-guarda e uma diminuição da condutância estomática. Quanto maior o DPV, maior a tensão no xilema. A diminuição da condutância estomática restabelece o equilíbrio entre o fluxo de água e a taxa de evaporação das células-guarda sob DPVs mais altos (Sinclair *et al.*, 2008). Limitar a taxa de transpiração em altos níveis de DPV é um mecanismo que poderia ser explorado para permitir a conservação da água no solo e permitir o crescimento das culturas durante os períodos secos (Sadok & Sinclair, 2009).

Avaliando a condutividade hidráulica das plantas, no DIA 09 de deficiência hídrica do Experimento 2, plantas não irrigadas apresentaram menor eficiência no transporte de água (K_{planta}) (Figura 2), dado consistente com o apresentado na literatura (Scoffoni *et al.*, 2017). A cultivar tolerante EMB48 apresentou maior K_{planta} em vasos irrigados e não irrigados, o que resultou no maior conteúdo relativo de água nas folhas e no menor déficit de saturação hídrica (Tabela 1). Houve limitação hidráulica em todas as cultivares nos vasos não irrigados (Figura 2) o que, consequentemente, afetou o teor de água nos tecidos foliares, assim como a expansão e o desenvolvimento foliar (Tabela 1). Genótipos sensíveis possuem menor capacidade de manutenção do conteúdo de água nos tecidos, sendo seu crescimento mais drasticamente inibido pelo estresse hídrico (Ha *et al.*, 2013; 2015).

É a K_{planta} que restringe a evaporação das folhas sob condições de solo bem irrigadas (Brodrribb, 2009). Os estômatos são os responsáveis pelo controle das perdas de água por transpiração sob condições de deficiência hídrica, já que a resistência dos estômatos à difusão é significativamente maior que a resistência hidráulica ao fluxo em massa da água através da planta (Brodrribb, 2009).

A perda de turgor celular afeta diretamente o crescimento das plantas, pela paralisação do alongamento e da divisão celular (Pedrol *et al.*, 2000, Muller *et al.*, 2011). A regulação do crescimento, principalmente pela limitação do crescimento da parte aérea, visando reduzir a superfície evaporativa, é parte integrante da resposta à seca de muitas plantas (Claeys & Inzé, 2013).

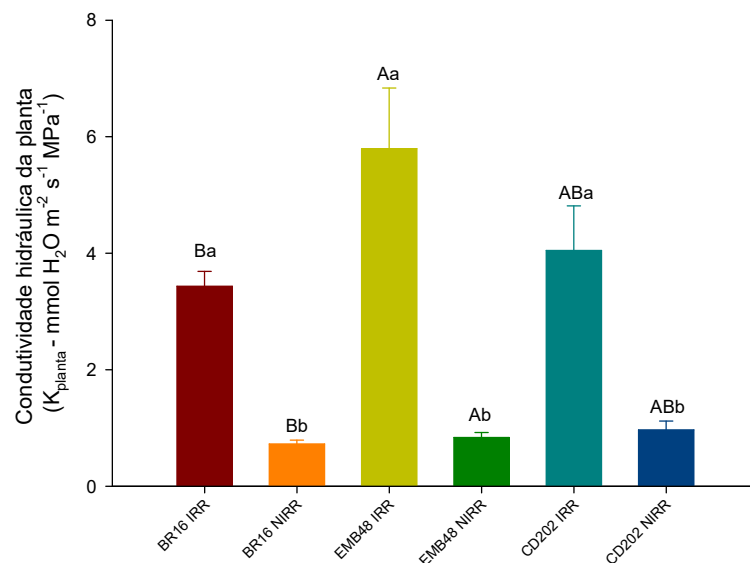


FIGURA 2. Condutividade hidráulica das plantas (K_{planta} , em $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Mpa}^{-1}$) de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), comparadas entre si, e entre dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), no 9º dia de estresse por deficiência hídrica. Letras maiúsculas comparam cultivar, letras minúsculas comparam tratamento hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, a 5 % de significância ($p < 0,05$), pelo teste t de Student (LSD). Barras representam o erro padrão da média. $n=4$.

Quando as plantas passam por deficiência hídrica, o crescimento é reduzido e as concentrações de carboidratos disponíveis aumentam. Isso decorre do fato de que a expansão dos órgãos (drenos) é inibida de forma mais precoce e intensa do que a fotossíntese e o metabolismo (fonte) – ou seja, a privação de energia induzida pelo estresse não é a causa da redução do crescimento (Muller *et al.*, 2011). A redução da produção de matéria seca, portanto, sugere que o estresse resulta na redução do desenvolvimento e da expansão foliar, levando ao acúmulo de carboidratos, menor área de interceptação luminosa, causando um declínio na fotossíntese e consequentemente plantas menores (Pinheiro & Chaves, 2011; Hossain *et al.*, 2014; Mathobo *et al.*, 2017).

Na avaliação do estresse moderado (Dia 09 – Exp.1), não houve diferença significativa na massa seca total da parte aérea entre as cultivares e entre os regimes hídricos (Figura 3A). Já no estresse severo (Dia 11 – Exp.1), plantas irrigadas demonstraram maior biomassa total em comparação com as não irrigadas (Figura 3A). O teor de nitrogênio (N) só foi significativamente diferente entre as cultivares no estresse severo – a cultivar BR16 apresentou maior conteúdo de N nas folhas (Figura 3B).

Espera-se que genótipos tolerantes retenham mais água do que os genótipos sensíveis e, assim, possam manter seu crescimento durante a restrição de água (Ha *et al.*, 2013, 2015; Hossain *et al.*, 2014). Entretanto, a cultivar BR16 (sensível) cresceu mais e de maneira mais vigorosa, mesmo sob estresse hídrico, demonstrando as diferentes estratégias seguidas – a cultivar EMB48

reduziu drasticamente o crescimento, economizando água e fotoassimilados, enquanto que a BR16 manteve sua taxa de crescimento (Figura 3A – estresse severo).

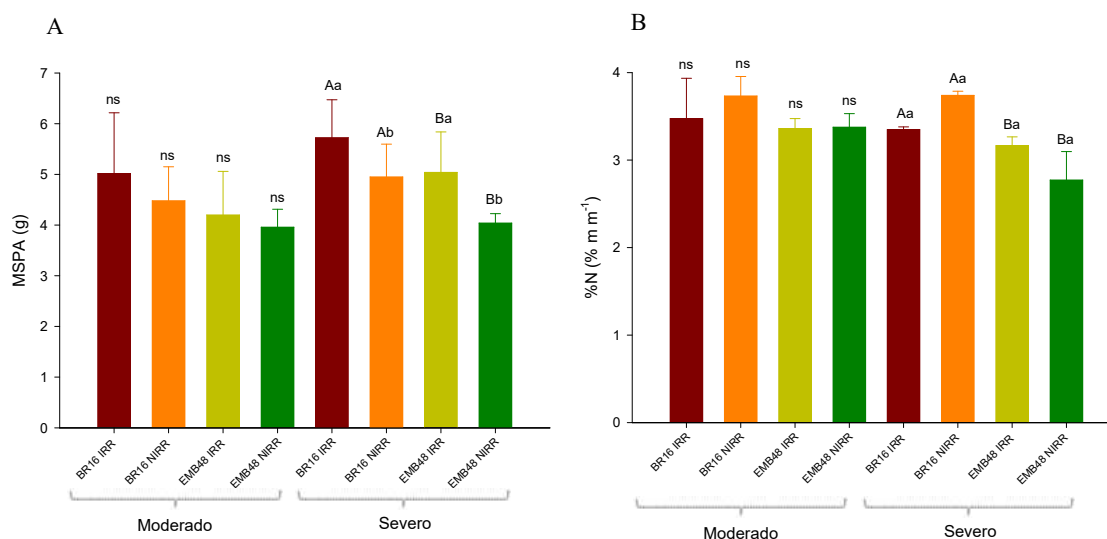


FIGURA 3. A: Massa seca de parte aérea (MSPA, em g) e B: Teor de nitrogênio foliar (%N), de duas cultivares de soja (BR16 e EMB48), comparadas entre si, e entre dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), sob estresse por deficiência hídrica durante 9 (ESTRESSE MODERADO) e 11 dias (ESTRESSE SEVERO). Letras maiúsculas comparam cultivar, letras minúsculas comparam tratamento hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, a 5% de significância ($p < 0,05$), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo. Barras representam o erro padrão da média. $n=4$

A evolução do crescimento das plantas foi acompanhada via estágio de desenvolvimento no Experimento 2. Considera-se que as plantas sob irrigação constante têm crescimento e desenvolvimento normais, havendo redução significativa no crescimento nas plantas sob estresse hídrico (Tabela 1). A cultivar EMB48 apresentou a menor taxa de desenvolvimento (Tabela 1), efeito que normaliza a partir da recuperação das plantas.

Com relação à área foliar, medida no DIA 09 (antes da reirrigação – Exp.2), plantas irrigadas apresentaram maior área foliar que plantas não irrigadas (Figura 4). Conforme discutido anteriormente, a taxa de expansão da área foliar dos genótipos de soja diminui acentuadamente devido à restrição de água (Ohashi *et al.*, 2006; Hossain *et al.*, 2014). Essa redução do índice de área foliar pode resultar da inibição do desenvolvimento de novas folhas causada pelo estresse hídrico (Mathobo *et al.*, 2017) e pela redução do tamanho das folhas formadas sob estresse. Esses dados, juntamente com o estágio de desenvolvimento, corroboram os obtidos para massa seca no Experimento 1 (Figura 3A).

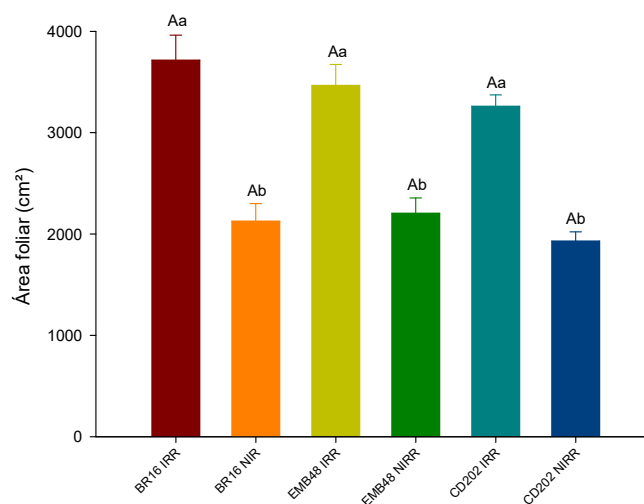


FIGURA 4. Área foliar de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), comparadas entre si, e entre dois níveis de estresse (IRRIGADO e NÃO IRRIGADO), no 9º dia de estresse (antes da reirrigação). Letras maiúsculas comparam cultivares, letras minúsculas comparam tratamento hídrico. Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si, a 5% de significância ($p < 0,05$), pelo teste t de Student (LSD). Barras representam o erro padrão da média. $n=4$.

Uma característica adaptativa para a sobrevivência de plantas sob estresse seria um crescimento mais lento, permitindo às plantas desviar assimilados e energia, utilizados anteriormente para o crescimento da parte aérea, para estratégias de proteção para combater o estresse e/ou para manter o crescimento da raiz, aumentando as chances de aquisição de água (Zhu, 2002; Christmann *et al.*, 2007). Essa característica adaptativa não é, entretanto, agronomicamente desejável, visto as possíveis penalidades no rendimento das culturas. Convém ressaltar que esse tipo de estratégia não seria favorecido em experimentos em vaso, uma vez que o volume de solo explorado (profundidade) não é alterado pela restrição física.

4.3.1 Teores relativos de clorofila e mecanismos de dissipação de energia

A redução dos teores de clorofila é um mecanismo de defesa por reduzir a captação de energia luminosa e, conseqüentemente, diminuir o fluxo de elétrons para a cadeia de transferência de elétrons (Willadino *et al.*, 2011). Com relação aos teores relativos de clorofila, a cultivar BR16 apresentou maiores teores de Chl *a*, *b* e total quando comparada às cultivares tolerantes, tanto no tratamento irrigado quanto no não irrigado (Tabela 3).

Os resultados da cultivar BR16 contrariam o obtido em diversas pesquisas, onde o teor total de clorofila (Chl *t*) das folhas de genótipos de soja sob restrição sequencial de água é menor do que o das plantas bem irrigadas (Inamullah & Isoda, 2005; Saglam *et al.*, 2011; Hossain *et al.*, 2014; Mathobo *et al.*, 2017). Essa resposta pode estar relacionada à redução da expansão foliar, e conseqüente acúmulo de clorofila. Apesar de todos os genótipos testados demonstrarem redução na área foliar quando não irrigados (Figura 4), o comportamento de acúmulo de clorofilas só é

visualizado na cultivar BR16. As cultivares EMB48 e CD202 demonstraram resposta similar à literatura.

Técnicas de medição da fluorescência da clorofila são usadas para avaliar mudanças não-estomáticas na eficiência fotoquímica e na dissipação de calor (Jumrani & Bhatia, 2019). Para evitar o dano ao FSII, quando a energia absorvida não for usada para reação fotoquímica, deve ser dissipada por outros meios (Jumrani & Bhatia, 2019). A fluorescência da clorofila foi avaliada com diferentes intensidades de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no 1º experimento, o que impede a comparação entre os dias dos parâmetros abaixo apresentados. Entretanto, comparações no mesmo dia são viáveis.

O estresse hídrico geralmente reduz o rendimento quântico do Fotossistema II (*Yield*) nas folhas (Tabelas 2 e 3). A redução do *Yield* é resultado de uma diminuição da eficácia no aprisionamento da energia de excitação nos centros de reação do FSII (Zhang *et al.*, 2016). Espera-se, entretanto, que a eficiência do FSII aumente em cultivares resistentes, em condições de deficiência hídrica, demonstrando que otimizar o transporte de energia do FSII para o FSI pode melhorar o processo fotossintético (Iqbal *et al.*, 2019).

A cultivar EMB48 apresentou rendimento quântico do FSII (*Yield*) maior quando não irrigada (Tabela 2). As cultivares tolerantes tendem a manter maior rendimento quântico do FSII (Iqbal *et al.*, 2019). No Experimento 2, o estresse hídrico reduziu o *Yield* em todas as avaliações (a partir do DIA 02) (Tabela 3). No DIA 09 e no 1º dia de recuperação das plantas (RECUP. 1) houve diferença significativa entre as cultivares (EMB48 teve o maior *Yield*, BR16 o menor, CD202 intermediário) (Tabela 3).

TABELA 2. Rendimento quântico do FSII (*Yield*) e taxa de transporte de elétrons (ETR), de duas cultivares de soja (BR16, EMB48), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), no Experimento 1. Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância (p<0,05) e (**) a 1% de significância (p<0,01), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo.

Exp.	Dia	Cv/Tratam	Yield		ETR	
			IRR	NIRR	IRR	NIRR
EXP. 1	DIA 09	BR16	0,57 ± 0,0 Aa	0,43 ± 0,0 Bb	59,01 ± 9,5 Ba	61,27 ± 6,9 Aa
		EMB48	0,51 ± 0,0 Bb	0,63 ± 0,0 Aa	86,62 ± 8,8 Aa	40,81 ± 3,1 Bb
		ANOVA	F	Sig.	F	Sig.
		Cv.	12,31	**	0,38	ns
		Tratam.	0,63	ns	13,98	**
	Cv*Tratam	48,44	**	17,04	**	
	DIA 11	BR16	0,66 ± 0,0 Ba	0,50 ± 0,1 Bb	52,78 ± 2,2 Aa	40,95 ± 4,8 Ab
		EMB48	0,68 ± 0,0 Aa	0,67 ± 0,0 Ab	49,61 ± 4,4 Aa	43,76 ± 1,1 Ab
		ANOVA	F	Sig.	F	Sig.
		Cv.	8,54	*	0,00	ns
Tratam.		7,63	*	6,97	*	
Cv*Tratam	5,00	ns	0,80	ns		

TABELA 3. Teores de Clorofila a (Chl a), Clorofila b (Chl b) e Clorofilas totais (Chl t), rendimento quântico do FSII (Yield) e taxa de transporte de elétrons (ETR), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), no Experimento 2. Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância (p<0,05) e (**) a 1% de significância (p<0,01), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo.

Exp.	Dia	Cv/Tratam	Chl a			Chl b			Chl total			Yield		ETR									
			IRR	NIRR		IRR	NIRR		IRR	NIRR		IRR	NIRR	IRR	NIRR								
EXP. 2	DIA 02	BR16	30,86 ± 0,3	Ab	31,05 ± 0,4	Aa	9,37 ± 0,5	Aa	9,45 ± 0,5	Aa	40,23 ± 0,8	Ab	40,50 ± 0,9	Aa	0,48 ± 0,0	Aa	0,42 ± 0,0	Ab	206,48 ± 2,9	Ab	181,00 ± 3,8	Ab	
		EMB48	29,57 ± 0,6	ABb	30,36 ± 0,5	ABa	7,29 ± 0,4	Ba	7,84 ± 0,5	Ba	36,86 ± 0,9	Bb	39,14 ± 0,5	Ba	0,47 ± 0,0	Aa	0,40 ± 0,0	Ab	209,57 ± 2,6	Ab	167,19 ± ###	Ab	
		CD202	28,71 ± 0,5	Bb	30,28 ± 0,4	Ba	7,10 ± 0,5	Ba	7,92 ± 0,2	Ba	35,73 ± 1,1	Bb	38,19 ± 0,5	Ba	0,47 ± 0,0	Aa	0,42 ± 0,0	Ab	192,06 ± 1,2	Ab	176,81 ± 8,3	Ab	
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		
		Cv.	4,98		*		10,68		**		9,47		**		0,13			ns		0,76		ns	
		Tratam.	4,82		*		1,58		ns		6,51		*		8,46		*		20,10		**		
		Cv*Tratam	1,06		ns		0,31		ns		1,19		ns		0,06		ns		1,64		ns		
	DIA 06	BR16	32,85 ± 0,7	Aa	31,84 ± 0,5	Aa	9,90 ± 0,5	Aa	9,98 ± 0,6	Aa	43,76 ± 0,7	Aa	41,79 ± 1,0	Aa									
		EMB48	30,32 ± 0,5	Ba	30,87 ± 0,3	Ba	7,67 ± 0,4	Ba	8,14 ± 0,3	Ba	38,00 ± 0,9	Ba	39,00 ± 0,6	Ba									
		CD202	30,37 ± 0,2	Ba	30,31 ± 0,5	Ba	7,82 ± 0,3	Ba	8,22 ± 0,2	Ba	38,24 ± 0,5	Ba	38,16 ± 0,3	Ba									
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.										
		Cv.	9,95		**		16,11		**		26,04		**										
		Tratam.	0,19		ns		0,92		ns		0,36		ns										
		Cv*Tratam	1,28		ns		0,13		ns		2,26		ns										
	DIA 08	BR16	32,95 ± 0,4	Aa	32,20 ± 0,2	Aa	10,21 ± 0,5	Aa	10,05 ± 0,4	Aa	43,15 ± 0,8	Aa	42,38 ± 0,6	Aa									
		EMB48	31,29 ± 0,3	Ba	31,36 ± 0,2	Ba	8,01 ± 0,4	Ba	8,33 ± 0,2	Ba	39,32 ± 0,7	Ba	39,70 ± 0,5	Ba									
		CD202	30,76 ± 0,4	Ca	30,30 ± 0,2	Ca	8,03 ± 0,4	Ba	8,14 ± 0,1	Ba	38,74 ± 0,8	Ba	38,44 ± 0,3	Ba									
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.										
		Cv.	19,27		**		21,53		**		21,57		**										
		Tratam.	1,95		ns		0,1		ns		0,18		ns										
Cv*Tratam		0,81		ns		0,23		ns		0,37		ns											
DIA 09	BR16	31,97 ± 0,6	Aa	33,48 ± 0,4	Aa	9,53 ± 0,7	Ab	11,81 ± 0,1	Aa	42,63 ± 0,4	Ab	45,28 ± 0,5	Aa	0,35 ± 0,0	Ba	0,24 ± 0,0	Bb	160,48 ± 4,7	Aa	93,16 ± 4,4	Bb		
	EMB48	30,78 ± 0,4	Ba	31,75 ± 0,4	Ba	8,25 ± 0,3	Ba	8,88 ± 0,2	Ba	39,03 ± 0,7	Ba	40,63 ± 0,5	Ba	0,38 ± 0,0	Aa	0,32 ± 0,0	Ab	156,61 ± 10,0	Aa	135,19 ± 5,6	Aa		
	CD202	30,84 ± 0,5	Ba	30,30 ± 0,5	Ba	8,48 ± 0,3	ABa	8,28 ± 0,2	Ba	39,31 ± 0,7	Ba	38,59 ± 0,7	Ca	0,40 ± 0,0	ABa	0,25 ± 0,0	ABb	170,16 ± 4,2	Aa	101,34 ± ###	Bb		
	ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.			
	Cv.	13,29		**		23,92		**		35,71		**		2,98		*		2,63		ns			
	Tratam.	3,45		ns		9,14		**		5,16		*		33,09		**		59,60		**			
	Cv*Tratam	3,07		ns		5,9		*		3,73		*		2,16		ns		5,23		*			
RECUP. 1	BR16	34,23 ± 0,7	Aa	35,03 ± 0,7	Aa	9,87 ± 0,5	Aa	11,01 ± 0,2	Aa	44,15 ± 0,7	Aa	45,83 ± 0,8	Aa	0,35 ± 0,0	Ba	0,33 ± 0,0	Bb	135,59 ± 4,0	Ba	148,72 ± 7,1	Aa		
	EMB48	32,98 ± 0,4	Ba	33,16 ± 0,6	Ba	8,62 ± 0,2	Ba	9,02 ± 0,1	Ba	41,50 ± 0,5	Ba	42,18 ± 0,7	Ba	0,42 ± 0,0	Aa	0,40 ± 0,0	Ab	176,53 ± 8,6	Aa	150,94 ± 3,0	Ab		
	CD202	31,90 ± 0,7	Ca	31,15 ± 0,8	Ca	8,45 ± 0,4	Ba	8,19 ± 0,3	Ba	40,28 ± 1,0	Ca	39,34 ± 1,0	Ca	0,41 ± 0,0	ABa	0,35 ± 0,0	ABb	169,72 ± 11,7	Aa	137,06 ± 3,7	Ab		
	ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.			
	Cv.	23,26		**		28,56		**		29,65		**		6,50		**		6,52		**			
	Tratam.	0,04		ns		3,17		ns		0,73		ns		5,36		*		9,49		**			
	Cv*Tratam	1,47		ns		2,84		ns		1,91		ns		0,49		ns		8,50		**			
RECUP. 6	BR16	32,73 ± 0,3	Ab	34,02 ± 0,2	Aa	10,20 ± 0,3	Ab	12,04 ± 0,2	Aa	42,93 ± 0,4	Ab	46,06 ± 0,2	Aa										
	EMB48	32,92 ± 0,5	Aa	32,61 ± 0,2	Ba	9,67 ± 0,3	ABa	9,88 ± 0,2	Ba	42,60 ± 0,8	ABa	42,49 ± 0,4	Ba										
	CD202	32,08 ± 0,3	Aa	31,25 ± 0,2	Ca	9,18 ± 0,3	Ba	9,01 ± 0,0	Ca	41,26 ± 0,5	Ba	40,23 ± 0,3	Ca										
	ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.											
	Cv.	16,18		**		34,56		**		30,73		**											
	Tratam.	0,03		ns		9,58		**		2,87		ns											
	Cv*Tratam	6,60		**		9,36		**		10,47		**											

Com relação à taxa de transporte de elétrons (ETR), no Experimento 1 sob estresse moderado, a cultivar BR16 apresentou maior ETR quando não irrigada (Tabela 2); no Experimento 2, a cultivar EMB48 apresentou maior ETR quando não irrigada no DIA 09 (Tabela 3). A manutenção de maior ETR sob estresse hídrico se dá através da manutenção de maior grau de abertura do centro de reação do FSII (Li *et al.*, 2013).

O rendimento quântico máximo do Fotossistema II foi medido no 2º dia de estresse hídrico (Exp.2). No DIA 02 a capacidade de vaso já havia caído para 75 %, sendo observado efeito de cultivar – a cultivar EMB48, considerada tolerante à deficiência hídrica, apresentou a menor relação F_v/F_m (Tabela 4). Entretanto essa menor relação também foi observada nas plantas irrigadas, estando provavelmente não associada à questão hídrica (Tabela 4). O declínio desse índice é comumente indicativo de danos causados pela fotoinibição e ineficiência do FSII (Inamullah & Isoda, 2005; Abid *et al.*, 2016). Segundo a literatura, plantas com valores de F_v/F_m inferiores a 0,75 elétrons quantum⁻¹ indicam situação de estresse e redução do potencial fotossintético na planta. Quando o aparelho fotossintético se encontra intacto, os valores variam entre 0,75 e 0,85 elétrons quantum⁻¹ (Silva *et al.*, 2015; Abid *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2016). Se seguidos esses parâmetros, na EMB48, independente da condição hídrica, os valores indicariam danos ao FSII. Nas demais cultivares, os valores encontraram-se dentro da faixa ótima. Como F_v/F_m foi medida no 2º dia de estresse, provavelmente ainda não haviam efeitos metabólicos da deficiência hídrica sobre as cultivares, sendo essa, possivelmente, uma característica da cultivar EMB48.

Na análise do *quenching* não-fotoquímico (NPQ), foi observado somente efeito de estresse – plantas não irrigadas apresentaram NPQ maior que as plantas irrigadas (Tabela 4). O aumento no *quenching* não-fotoquímico (NPQ) em condições de seca reflete a dissipação de energia não-fotoquímica das plantas (Zhang *et al.*, 2016), que é necessária, uma vez que o transporte de elétrons tende a ser limitado pela menor ciclagem de NADP.

Com relação à divisão da dissipação de energia no FSII, medida no DIA 02 (Exp.2), o $Y(II)$ é maior em plantas irrigadas que em não irrigadas e o $Y(NPQ)$ é maior nas não irrigadas que nas irrigadas (Tabela 5). Cerca de 45-50 % da energia foi dissipada fotoquimicamente, enquanto os outros 50-55 % foram dissipados não-fotoquimicamente: aproximadamente 30-35 % foi perdido constitutivamente, de maneira não controlada ($Y(NO)$) e 20 % através da emissão de calor ($Y(NPQ)$) (Tabela 5).

O *Yield* é o produto da eficiência dos centros de reação quando iluminados (F_v'/F_m') e do *quenching* fotoquímico (qP) (Genty *et al.*, 1989). Em todas as plantas sob tratamento de seca, observou-se uma diminuição no qP, indicando que uma porcentagem maior dos centros de reação do FSII foi “fechado” em algum momento. Isso, por sua vez, indica uma alteração no equilíbrio entre a taxa de excitação e velocidade de transferência de elétrons (Zhang *et al.*, 2016). Esta mudança pode levar a um estado reduzido dos centros de reação do FSII.

TABELA 4. Rendimento quântico máximo do FSII (Fv/Fm) e *quenching* não-fotoquímico (NPQ), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), no segundo dia sob deficiência hídrica (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância (p<0,05) e (**) a 1% de significância (p<0,01), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo.

Exp.	Dia	Cv/Tratam	Fv / Fm				NPQ			
			IRR		NIRR		IRR		NIRR	
EXP. 2	DIA 02	BR16	0,81 ± 0,0	Aa	0,82 ± 0,0	Aa	0,58 ± 0,1	Ab	1,07 ± 0,1	Aa
		EMB48	0,78 ± 0,0	Ba	0,74 ± 0,0	Ba	0,63 ± 0,2	Ab	0,81 ± 0,2	Aa
		CD202	0,82 ± 0,0	Aa	0,82 ± 0,0	Aa	0,62 ± 0,1	Ab	1,06 ± 0,1	Aa
		ANOVA	F		Sig		F		Sig	
		Cv.	7,61		**		0,41		ns	
		Tratam.	0,27		ns		9,06		**	
		Cv*Tratam	1,09		ns		0,60		ns	

TABELA 5. Divisão da dissipação de energia no FSII entre rendimento quântico [Y(II)], dissipação não controlada [Y(NO)] e dissipação não-fotoquímica [Y(NPQ)], de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), no segundo dia sob deficiência hídrica (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância (p<0,05) e (**) a 1% de significância (p<0,01), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo.

Exp.	Dia	Cv/Tratam	Y (II)				Y (NO)				Y (NPQ)			
			IRR		NIRR		IRR		NIRR		IRR		NIRR	
EXP. 2	DIA 02	BR16	0,48 ± 0,0	Aa	0,42 ± 0,0	Ab	0,32 ± 0,0		0,28 ± 0,0		0,20 ± 0,0	Ab	0,30 ± 0,0	Aa
		EMB48	0,47 ± 0,0	Aa	0,40 ± 0,0	Ab	0,33 ± 0,0		0,35 ± 0,0		0,20 ± 0,0	Ab	0,25 ± 0,1	Aa
		CD202	0,47 ± 0,0	Aa	0,42 ± 0,0	Ab	0,32 ± 0,0		0,28 ± 0,0		0,21 ± 0,0	Ab	0,30 ± 0,0	Aa
		ANOVA	F		Sig		F		Sig		F		Sig	
		Cv.	0,13		ns		2,48		ns		0,41		ns	
		Tratam.	8,46		*		1,50		ns		6,91		*	
		Cv*Tratam	0,06		ns		1,22		ns		0,29		ns	

A análise dos teores relativos de clorofila nos tecidos não foi eficiente na percepção do estresse, não variando entre os tratamentos. A cultivar BR16 apresentou efeito inverso ao esperado, ou seja, maiores teores relativos de clorofila quando não irrigada. Com relação à utilização da energia absorvida pelas plantas, o rendimento quântico do Fotossistema II (*Yield*) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) foram afetados pelos tratamentos, reduzindo sob regime de deficiência hídrica, como esperado. A cultivar EMB48 apresentou manutenção de maiores *Yield* e ETR, demonstrando um dos mecanismos seguidos por essa cultivar para sua maior tolerância à seca. A deficiência hídrica também resultou em maior dissipação da energia absorvida, principalmente via NPQ (na forma de calor) (Tabelas 2, 3, 4 e 5).

4.3.2 Trocas gasosas e eficiência do uso da água

Similar ao discutido por outros autores, na taxa de assimilação de CO₂ ou taxa de fotossíntese líquida (A) observou-se, nas três cultivares, redução significativa nessa variável entre os níveis de estresse por deficiência hídrica. Nos DIAS 09 e Recup.1, a cultivar EMB48 apresentou taxa de fotossíntese líquida significativamente maior que a das demais nos diferentes tratamentos, irrigadas (Recup.1) e não irrigadas (DIA 09) (Tabela 6). A recuperação fez com que a taxa fotossintética das plantas se iguale no 15º dia de avaliação (Recup.6) independentemente da condição hídrica (Tabela 6). Os resultados condizem com a literatura, quando a taxa fotossintética líquida de genótipos tolerantes à seca permanece mais elevada do que a de genótipos sensíveis (Hossain *et al.*, 2014). A cultivar CD202, considera moderadamente tolerante, demonstrou comportamento semelhante à da cultivar sensível (BR16).

A condutância estomática (gs) é significativamente afetada pelo estresse hídrico - reduções em gs podem ser resultado do fechamento estomático que impede que o CO₂ entre na folha e a absorção de carbono fotossintético diminua a favor da fotorrespiração (Mathobo *et al.*, 2017). A atividade da Rubisco começa a diminuir quando gs cai abaixo de 100 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, sob estresse severo. A fotoinibição permanente ocorre apenas ocasionalmente e, quando ocorre, é em gs muito baixos (< 50 mmol H₂O m⁻² s⁻¹) (Flexas & Medrano, 2002). A partir do DIA 02 houve redução na condutância estomática na cultivar sensível BR16 (Tabela 6). Foi observada redução de gs em todos os outros dias de avaliação nas plantas não irrigadas (Tabela 6). O efeito de estresse mostrou-se significativo no período de avaliação até à estabilização da reidratação (Recup. 6) (Tabela 6).

TABELA 6. Taxa de fotossíntese líquida ou taxa de assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (gs), concentração interna de CO₂ (Ci) e transpiração (E), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), no segundo experimento (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância (p<0,05) e (**) a 1% de significância (p<0,01), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo.

Exp.	Dia	Cv/Tratam	A (μmol de CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)		gs (mol de H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		Ci (μmol m ⁻² s ⁻¹)		E (mmol m ⁻² s ⁻¹)										
			IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR									
EXP. 2	DIA 02	BR16	19,70 ± 0,8	16,86 ± 1,7	0,60 ± 0,0	Aa	0,25 ± 0,1	Bb	289,31 ± 10,4	Ba	211,25 ± 30,3	Bb	5,00 ± 0,4	Ba	3,33 ± 0,7	Bb			
		EMB48	19,96 ± 0,4	19,61 ± 0,6	0,66 ± 0,0	Aa	0,52 ± 0,1	Aa	298,93 ± 9,8	ABa	264,40 ± 28,1	ABb	5,67 ± 0,4	Aa	5,45 ± 0,5	Ab			
		CD202	19,56 ± 0,6	20,03 ± 1,2	0,54 ± 0,0	Aa	0,57 ± 0,0	Aa	298,62 ± 2,5	Aa	287,03 ± 9,2	Ab	5,56 ± 0,6	Aa	5,23 ± 0,1	Ab			
		ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.							
		Cv.	1,44	ns	5,13	*	3,07	*	7,28	**									
		Tratam.	1,17	ns	11,65	**	8,12	*	5,07	*									
		Cv*Tratam	1,42	ns	5,82	*	1,80	ns	2,03	ns									
		DIA 06	BR16	19,87 ± 0,2	Aa	1,92 ± 0,4	Bb	0,44 ± 0,0	Aa	0,01 ± 0,0	Ab	286,92 ± 7,6	Aa	179,54 ± 21,8	Ab	7,28 ± 0,7	Ba	0,56 ± 0,0	Bb
			EMB48	19,71 ± 0,7	Aa	7,29 ± 1,3	Ab	0,53 ± 0,0	Aa	0,06 ± 0,0	Ab	293,30 ± 8,4	Aa	163,72 ± 4,8	Ab	7,96 ± 0,3	Aa	1,95 ± 0,3	Ab
			CD202	19,62 ± 0,5	Aa	1,80 ± 0,4	Bb	0,56 ± 0,1	Aa	0,02 ± 0,0	Ab	295,46 ± 4,6	Aa	194,86 ± 33,1	Ab	7,63 ± 0,1	Ba	0,71 ± 0,0	Bb
	ANOVA		F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.									
	Cv.		10,53	**	2,68	ns	0,56	ns	4,95	*									
	Tratam.		836,27	**	318,40	**	71,65	**	544,35	**									
	Cv*Tratam		10,73	**	1,40	ns	0,43	ns	0,97	ns									
	DIA 08		BR16	20,23 ± 0,9	Aa	8,69 ± 2,0	Ab	0,62 ± 0,0	Aa	0,06 ± 0,0	Ab	304,23 ± 2,6	Aa	172,70 ± 11,5	Ab	6,28 ± 0,4	Aa	2,06 ± 0,2	Ab
			EMB48	19,10 ± 0,7	Aa	13,25 ± 1,4	Ab	0,60 ± 0,1	Aa	0,12 ± 0,0	Ab	302,84 ± 7,4	Aa	220,88 ± 21,9	Ab	6,35 ± 0,5	Aa	2,62 ± 0,2	Ab
			CD202	19,05 ± 0,4	Aa	11,42 ± 1,5	Ab	0,64 ± 0,0	Aa	0,13 ± 0,0	Ab	308,36 ± 2,3	Aa	203,93 ± 23,5	Ab	6,44 ± 0,2	Aa	3,07 ± 0,3	Ab
		ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.									
		Cv.	0,94	ns	0,44	ns	1,41	ns	1,48	ns									
		Tratam.	66,5	**	161,45	**	80,08	**	184,40	**									
		Cv*Tratam	2,71	ns	0,36	ns	1,46	ns	0,78	ns									
		DIA 09	BR16	19,51 ± 1,1	Aa	7,12 ± 3,2	Bb	0,60 ± 0,1	Ba	0,06 ± 0,0	Ab	300,84 ± 7,2	Aa	213,10 ± 30,9	Ab	7,23 ± 0,8	Ba	1,18 ± 0,3	Bb
			EMB48	20,10 ± 0,2	Aa	12,20 ± 1,0	Ab	0,68 ± 0,0	Ba	0,13 ± 0,0	Ab	292,42 ± 15,3	Aa	199,87 ± 8,2	Ab	8,27 ± 0,3	Aa	3,23 ± 0,0	Ab
			CD202	19,93 ± 0,7	Aa	3,71 ± 2,0	Bb	0,80 ± 0,1	Aa	0,03 ± 0,0	Ab	304,61 ± 7,9	Aa	193,46 ± 21,0	Ab	7,90 ± 0,5	Ba	0,60 ± 0,1	Bb
ANOVA	F		Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.										
Cv.	4,91		*	3,48	ns	0,25	ns	8,35	**										
Tratam.	112,65		**	444,38	**	56,82	**	306,32	**										
Cv*Tratam	4,41		*	6,69	**	0,31	ns	3,47	ns										
RECUP. 1	BR16		18,24 ± 0,7	Ba	12,84 ± 1,0	Ab	0,71 ± 0,0	Aa	0,21 ± 0,0	Ab	302,11 ± 10,0	Aa	243,64 ± 8,0	Ab	9,76 ± 0,2	Aa	5,16 ± 0,5	Ab	
	EMB48		19,51 ± 0,5	Aa	13,25 ± 0,8	Ab	0,45 ± 0,0	Ba	0,17 ± 0,0	Ab	290,06 ± 9,7	Aa	218,24 ± 13,8	Ab	9,64 ± 0,5	Aa	4,95 ± 0,7	Ab	
	CD202		17,26 ± 0,9	Ba	13,74 ± 0,7	Ab	0,41 ± 0,1	Ba	0,20 ± 0,0	Ab	289,45 ± 11,7	Aa	246,02 ± 6,9	Ab	8,72 ± 0,6	Aa	5,69 ± 0,3	Ab	
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.										
	Cv.	3,15	ns	15,97	**	2,22	ns	0,21	ns										
	Tratam.	248,34	**	172,98	**	59,58	**	155,91	**										
	Cv*Tratam	6,35	*	12,11	**	1,19	ns	2,65	ns										
	RECUP. 6	BR16	19,26 ± 0,8	Ba	19,86 ± 0,2	Ba	0,84 ± 0,1	0,71 ± 0,1	302,16 ± 13,4	307,07 ± 4,5	9,20 ± 0,5	9,13 ± 0,2							
		EMB48	20,43 ± 0,5	ABa	20,77 ± 0,4	ABa	0,60 ± 0,0	0,75 ± 0,0	296,72 ± 3,6	299,71 ± 6,9	8,35 ± 0,5	8,86 ± 0,7							
		CD202	21,06 ± 0,4	Aa	20,81 ± 0,6	Aa	0,82 ± 0,0	0,72 ± 0,0	305,74 ± 4,3	299,71 ± 3,8	9,22 ± 0,3	8,85 ± 0,5							
ANOVA		F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.										
Cv.		3,63	*	1,46	ns	0,59	ns	1,21	ns										
Tratam.		0,27	ns	0,30	ns	0,02	ns	0,00	ns										
Cv*Tratam		0,34	ns	3,20	ns	0,47	ns	0,69	ns										

Plantas não irrigadas apresentaram diminuição no C_i significativa entre os DIAS 02 e 10 (Recup.1), indicando que as limitações à fotossíntese são devidas a limitações estomáticas (Tabela 6). A introdução do estresse hídrico tem efeito significativo na concentração intercelular de dióxido de carbono (C_i). Quando C_i aumenta, há predominância da limitação não estomática à fotossíntese, o que ocorre sob estresses severos, a partir de um valor limiar de g_s ; quando há diminuição em C_i , as limitações estomáticas dominam, independentemente de qualquer comprometimento metabólico, o que ocorre sob estresse moderado (Flexas & Medrano, 2002; Mathobo *et al.*, 2017).

As taxas transpiratórias (E) foram significativamente maiores em plantas irrigadas que em plantas não irrigadas no período entre os DIAS 02 e 10 (Tabela 6). A percepção da falta de água é mais rápida em genótipos tolerantes à seca, reduzindo mais rapidamente as taxas de transpiração e de condutância estomática que os genótipos sensíveis, mas todas essas características de trocas gasosas são recuperadas rapidamente aos seus níveis originais após a reidratação, nos genótipos tolerantes (Hossain *et al.*, 2014). O observado nos DIAS 06 e 09 (Tabela 6) é que a cultivar tolerante EMB48, manteve maior transpiração sob deficiência hídrica, o que pode estar relacionado à manutenção de maior conteúdo de água (Tabela 1).

Com relação à eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), nos DIAS 02 e 08 (Tabela 7). A cultivar suscetível BR16 não irrigada apresentou maior A/g_s quando comparada às demais. A relação A/g_s foi significativamente maior em plantas não irrigadas que nas irrigadas no período avaliado (até o 6º dia de recuperação, quando os valores se igualaram). Cultivares de alto rendimento sob seca ativam vários mecanismos de defesa da planta, todos associados a uma maior eficiência intrínseca de uso da água (Buezo *et al.*, 2019). Essas plantas têm, na maioria dos resultados, a capacidade de regular as trocas gasosas, reduzindo a condutância estomática proporcionalmente mais do que a assimilação de CO₂, economizando água para cada molécula de CO₂ assimilada (Chaves & Oliveira, 2004; Buezo *et al.*, 2019). Essa eficiência ocorre porque a redução parcial na condutância estomática limita a transpiração proporcionalmente mais do que limita a entrada de CO₂ na folha (Chaves & Oliveira, 2004).

O declínio da condutância estomática limita a taxa fotossintética líquida e a transpiração sob estresse hídrico progressivo, levando a aumento de eficiência de uso instantâneo da água das folhas (A/E), visto que a transpiração é mais inibida do que a fotossíntese (Xu *et al.*, 2010; Hossain *et al.*, 2014; Mathobo *et al.*, 2017). Plantas não irrigadas apresentaram maior A/E que plantas irrigadas (DIAS 02 a 08 e Recup.1, Tabela 7). Apesar de relatado na literatura que o A/E dos genótipos suscetíveis à seca tendem a ser menores (Hossain *et al.*, 2014; He *et al.*, 2017; Buezo *et al.*, 2019), no DIA 02 a cultivar BR16 apresentou maior A/E nos dois regimes hídricos.

TABELA 7. Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), eficiência instantânea do uso da água (A/E) e déficit de pressão de vapor (DPV), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos hídricos (irrigado – IRR – e não irrigado – NIRR –), no segundo experimento (EXP.2). Dados: médias ± erro padrão. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância (p<0,05) e (**) a 1% de significância (p<0,01), pelo teste t de Student (LSD). ns = não significativo

Exp.	Dia	Cv/Tratam	A/g _s (μmol de CO ₂ m ⁻² s ⁻¹ / mol de H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)			A/E (μmol de CO ₂ m ⁻² s ⁻¹ / mmol de H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)			DPV (kPa)						
			IRR		NIRR	IRR		NIRR	IRR		NIRR				
EXP. 2	DIA 02	BR16	35,14 ± 2,4	Ab	71,69 ± 14,9	Aa	3,99 ± 0,2	Ab	4,86 ± 0,4	Aa	1,37 ± 0,1	Ab	1,66 ± 0,1	Aa	
		EMB48	30,15 ± 0,5	Aa	40,07 ± 4,8	Ba	3,58 ± 0,3	ABb	4,31 ± 0,7	ABa	1,44 ± 0,1	Aa	1,55 ± 0,1	Aa	
		CD202	36,63 ± 2,1	Aa	37,50 ± 1,0	Ba	3,61 ± 0,3	Bb	3,83 ± 0,2	Ba	1,46 ± 0,2	Aa	1,29 ± 0,0	Ba	
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		
		Cv.	4,39		*		2,3858		*		1,55		ns		
		Tratam.	8,12		*		5,0534		*		1,24		ns		
		Cv*Tratam	3,74		*		0,5433		ns		3,79		*		
		DIA 06	BR16	41,77 ± 4,5	Ab	138,51 ± 7,3	Aa	2,82 ± 0,3	Ab	3,36 ± 0,6	Aa	1,71 ± 0,1	Ab	3,78 ± 0,3	Aa
			EMB48	37,69 ± 4,1	Ab	125,93 ± 4,0	Aa	2,49 ± 0,1	Ab	3,67 ± 0,4	Aa	1,76 ± 0,2	Ab	3,52 ± 0,3	Aa
	CD202		36,17 ± 3,4	Ab	136,65 ± 8,6	Aa	2,39 ± 0,2	Ab	3,02 ± 0,7	Aa	1,76 ± 0,1	Ab	3,99 ± 0,3	Aa	
	ANOVA		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		
	Cv.		1,06		ns		1,48		ns		1,65		ns		
	Tratam.		411,94		**		14,08		**		357,44		**		
	Cv*Tratam		0,60		ns		0,93		ns		1,65		ns		
	DIA 08		BR16	32,81 ± 1,4	Ab	132,83 ± 4,0	Aa	3,24 ± 0,1	Ab	5,00 ± 0,2	Aa	1,19 ± 0,1	Ab	2,65 ± 0,1	Aa
			EMB48	33,94 ± 4,8	Ab	102,75 ± 7,3	Ba	3,05 ± 0,2	Ab	4,26 ± 0,4	Aa	1,29 ± 0,1	Ab	2,05 ± 0,2	Ba
		CD202	29,77 ± 0,9	Ab	115,51 ± 11,1	Ba	2,96 ± 0,1	Ab	4,43 ± 0,3	Aa	1,22 ± 0,0	Ab	2,46 ± 0,1	Aa	
		ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.		
		Cv.	3,64		*		2,6		ns		3,12		ns		
		Tratam.	355,07		**		60,04		**		185,36		**		
		Cv*Tratam	4,01		*		0,72		ns		5,84		*		
		DIA 09	BR16	33,89 ± 4,4	Ab	100,38 ± 16,6	Aa	2,86 ± 0,5		2,83 ± 0,7		1,42 ± 0,1	Ab	3,04 ± 0,4	Aa
			EMB48	29,28 ± 0,8	Ab	102,75 ± 6,9	Aa	2,91 ± 0,5		3,69 ± 0,3		1,48 ± 0,1	Ab	2,86 ± 0,3	Aa
	CD202		30,84 ± 5,3	Ab	113,26 ± 7,5	Aa	2,55 ± 0,2		3,35 ± 0,7		1,45 ± 0,2	Ab	3,54 ± 0,4	Aa	
ANOVA	F			Sig.		F		Sig.		F		Sig.			
Cv.	0,28			ns		0,83		ns		1,46		ns			
Tratam.	113,20			**		2,87		ns		105,76		**			
Cv*Tratam	0,44			ns		0,80		ns		1,61		ns			
RECUP. 1	BR16		26,41 ± 0,9	Bb	70,04 ± 1,4	Ba	2,23 ± 0,3	Ab	2,55 ± 0,3	Aa	1,72 ± 0,1	Ab	2,86 ± 0,2	Aa	
	EMB48		39,12 ± 6,1	Ab	84,31 ± 9,2	Aa	2,27 ± 0,3	Ab	2,79 ± 0,3	Aa	1,94 ± 0,1	Ab	3,18 ± 0,2	Aa	
	CD202	38,86 ± 8,0	ABb	69,48 ± 4,1	ABa	2,15 ± 0,1	Ab	2,44 ± 0,2	Aa	2,07 ± 0,3	Ab	2,79 ± 0,1	Aa		
	ANOVA	F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.			
	Cv.	2,70		*		1,88		ns		1,48		ns			
	Tratam.	70,31		**		13,68		**		68,43		**			
	Cv*Tratam	0,95		ns		0,50		ns		1,64		ns			
	RECUP. 6	BR16	33,79 ± 9,0		28,60 ± 2,1		2,15 ± 0,1		2,36 ± 0,2		1,46 ± 0,1		1,51 ± 0,1		
		EMB48	34,35 ± 2,1		28,01 ± 1,1		2,48 ± 0,2		2,39 ± 0,2		1,67 ± 0,1		1,62 ± 0,1		
CD202		29,02 ± 2,8		32,42 ± 2,9		2,29 ± 0,1		2,37 ± 0,1		1,54 ± 0,1		1,65 ± 0,1			
ANOVA		F		Sig.		F		Sig.		F		Sig.			
Cv.		0,00		ns		1,72		ns		1,42		ns			
Tratam.		0,64		ns		0,713		ns		0,18		ns			
Cv*Tratam		0,82		ns		1,24		ns		0,34		ns			

A água é o fator que sustenta a fotossíntese e o crescimento das plantas terrestres. Para tanto, essa água é transportada do solo para as folhas sob alta tensão (Brodribb *et al.*, 2016a). A força motriz do fluxo de água entre o solo e folha (atmosfera) é o déficit de pressão de vapor (DPV), formado pela diferença entre a umidade relativa do ar e a umidade da folha (espaços intercelulares de ar, onde a umidade é mantida em aproximadamente 100 %) (Sadok & Sinclair, 2009). A transpiração é o fator que liga a condutância hidráulica da planta com a fotossíntese, sendo o processo por onde ocorrem as trocas gasosas e a difusão da água (em troca de CO₂ as folhas perdem grandes quantidades de água via transpiração), através do mesmo poro (estômatos).

Com relação ao déficit de pressão de vapor (DPV), principal fator controlador das trocas gasosas, no DIA 08 (Tabela 7) a cultivar EMB48 não irrigada apresentou menor DPV, indo ao contrário do observado nas demais cultivares e nos demais dias. O DPV foi significativamente maior nas plantas não irrigadas que nas irrigadas (Tabela 7).

Os parâmetros medidos relacionados às trocas gasosas e à eficiência do uso da água foram importantes ferramentas, indicando os efeitos do estresse sobre as plantas (Tabelas 6 e 7). As taxas fotossintéticas das plantas foram severamente afetadas pela deficiência hídrica, principalmente devido às restrições na condutância estomática. Salienta-se o comportamento da cultivar considerada tolerante, EMB48, que manteve maiores taxas fotossintéticas e transpiratórias sob tratamento não irrigado no 9º dia de avaliação (Tabela 6).

Sob condições normais ou de seca, a limitação hidráulica é responsável por grande parte da variação observada nas trocas gasosas (Brodribb, 2009). A condutividade hidráulica restringe a transpiração em condições normais, por determinar a condutância estomática, alterando as taxas fotossintéticas. As reduções na fotossíntese e no crescimento (divisão e expansão celular) sob desidratação estão principalmente relacionadas a falhas no sistema de transporte de água (Brodribb, 2009). O desempenho hidráulico das plantas é, portanto, um indicador sensível do desempenho fotossintético da planta, sua ecologia (influenciam a sensibilidade às condições ambientais) e evolução (Brodribb *et al.*, 2016b).

4.3.3 Curvas espectrais de reflectância

Com as médias aritméticas dos dados obtidos nos quatro blocos avaliados com o radiômetro, foram gerados os gráficos das curvas espectrais de reflectância das três cultivares testadas sob os tratamentos irrigado e não irrigado. Visando demonstrar os pontos em que a diferença entre os tratamentos é maior, foram feitos gráficos com os desvios padrões dos quocientes entre plantas não irrigadas e irrigadas. No 2º dia de estresse hídrico (DIA 02) tanto os tratamentos irrigado e não irrigado quanto as cultivares apresentaram comportamento espectral

muito semelhante. A cultivar BR16 foi a única a apresentar precocemente o efeito do estresse, aumentando a reflectância na faixa do infravermelho (Figura 5A). Os comprimentos de onda onde houve maior desvio padrão foram 651 e 1917 nm, relacionados aos pigmentos foliares e ao conteúdo de água nos tecidos (Figura 5B).



FIGURA 5. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentaram maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 2º dia de deficiência hídrica, de três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. n=4.

No 6º dia de deficiência hídrica (DIA 06), as diferenças entre os tratamentos foram evidenciadas (Figura 6A), principalmente nos comprimentos de onda: 563, 703, 1452, 1949 e 2436 nm, em que a diferença, medida pelo desvio padrão dos quocientes entre plantas sob tratamento não irrigado e irrigado, foi maior (Figura 6B). O mesmo padrão se repetiu para o DIA 09 (Figura 7).

Analisando as curvas foi possível perceber diferenças entre plantas não irrigadas e irrigadas, sendo as diferenças entre as cultivares dentro de cada tratamento mais sutis (Figura 6 e Figura 7), ou seja, as diferentes cultivares apresentaram o mesmo comportamento espectral dentro de cada tratamento. Na região visível do espectro, entre 400 e 700 nm, a reflectância da vegetação está associada à absorção da radiação pelos pigmentos foliares, sendo essa radiação utilizada nos processos fisiológicos e de acúmulo de biomassa (Ponzoni *et al.*, 2012). Ou seja, nos comprimentos de onda do visível, são os pigmentos que definem a forma da curva, variando com o aumento ou redução dos teores de clorofila, principalmente. Nessa região, a reflectância máxima ocorre na porção verde do espectro (Baltzer & Thomas, 2005; Gross *et al.*, 2015; Silva Junior, 2016).



FIGURA 6. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentam maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 6º dia de deficiência hídrica, em três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. n=4.

Diferentes bandas de absorção das clorofilas já foram definidas na literatura, geralmente variando entre os comprimentos de onda de 415 e 690 nm. Para Silva Junior (2016), as clorofilas *a* e *b* apresentam picos de absorção no azul (420-435 nm) e no vermelho (649-665 nm). Já Jensen (2009) define duas regiões, de 450 a 520 nm e de 630 a 690 nm. Gross *et al.* (2016) definem os picos de absorção em 430 e 660 nm para a clorofila *a* e 450 e 650 nm para a clorofila *b*. Chappelle *et al.* (1992) definem as bandas de 460 nm e 650 nm como bandas de absorção da clorofila *b*; 580 nm, 630 nm e 670 nm como bandas de absorção da clorofila *a* e; 470 nm e 500 nm correspondem às bandas de absorção do beta-caroteno.

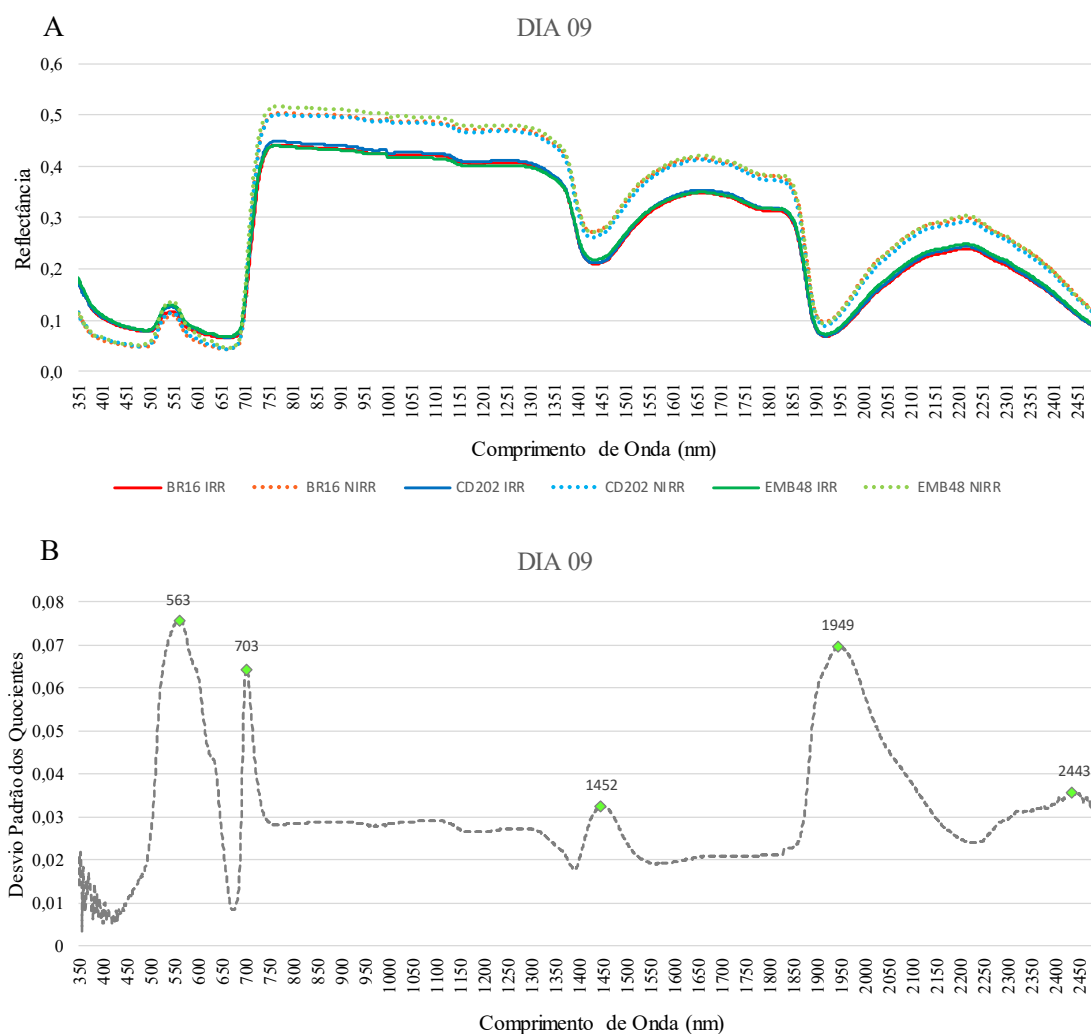


FIGURA 7. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentam maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 9º dia de deficiência hídrica, em três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. n=4.

Corroborando os resultados obtidos por Moreira (2005) e Silva Junior (2016) na resposta espectral de folhas verdes, na região do espectro do visível, a reflectância foi baixa, menos de 20 %, com um leve aumento na região do verde (550 nm), devido à absorção pelos pigmentos

foliares. Na região espectral do azul (445 nm), associada às xantofilas, carotenos e clorofilas. Na região do vermelho o único pigmento atuante é a clorofila, absorvendo energia em 645 nm (Silva Junior, 2016). Tanto na região do azul quanto na do vermelho, plantas não irrigadas absorveram mais radiação que plantas irrigadas nos DIAS 06 e 09 de estresse hídrico (Figura 6A e 7A).

Baixas reflectâncias no comprimento de onda de 535 nm estão associados ao incremento nos teores de zeaxantina, já em 550 nm se associam às antocianinas, importantes moléculas fotoprotetoras (Gamon *et al.*, 1992; Steele *et al.*, 2009). As bandas de 540 nm (verde – sensível à clorofila), 610 e 630 nm (vermelho – sensível à biomassa), 700 nm (limite vermelho – NIR – sensível aos estresses) e 1000 nm (NIR sensível à umidade) (Ray *et al.*, 2006). As maiores reflectâncias ocorreram a partir de 700 nm e se mantiveram na região do infravermelho, sendo a reflectância de plantas não irrigadas superior à das plantas irrigadas (Figuras 6 e 7), padrão divergente do obtido por Almeida (2008), onde a reflectância no infravermelho foi superior nos tratamentos irrigados. As bandas discriminadas nos DIAS 06 e 09 (Figura 6B e 7B) podem ser definidas como adequadas para a discriminação entre os diferentes tratamentos, sendo similares às obtidas em outros trabalhos (Gamon *et al.*, 1992; Ray *et al.*, 2006; Steele *et al.*, 2009; Sahoo *et al.*, 2015; Silva Junior, 2016).

No infravermelho próximo (NIR, entre 720 e 1300 nm), a absorção da vegetação é baixa, visto que essa radiação não é utilizada nos processos de crescimento das plantas, em função das estruturas celulares (Silva Junior, 2016). Conseqüentemente, a reflectância no NIR é elevada. A dissipação da energia nessa região do espectro é utilizada no processo de resfriamento da folha (Silva Junior, 2016). Plantas não irrigadas absorveram menos radiação no NIR que plantas irrigadas nos DIAS 06 e 09 (Figura 6A e 7A).

No infravermelho médio (1300 – 2500 nm), o conteúdo de água, além de outros constituintes foliares, influencia a reflectância da vegetação. As principais bandas de absorção da água são 1450, 1940 e 2700 nm, já para as características secundárias são 960, 1120, 1540 1670 e 2200 nm (Moreira, 2011; Wang *et al.*, 2013; Sahoo *et al.*, 2015; Silva Junior, 2016). Danos causados por deficiência hídrica podem tornar-se graves o suficiente para ofuscar o conteúdo de água foliar (nos comprimentos de onda entre 1390-1520 e 1860-2080 nm) (Žibrat *et al.*, 2019), o que pode ser observado na maior reflectância nesses comprimentos de onda nas duas curvas das plantas sob deficiência hídrica (Figura 6A e 7A). As proteínas, celulose, lignina e amido também influenciam a reflectância foliar no infravermelho médio (Sahoo *et al.*, 2015). O comprimento de onda de 1960 nm está associado a açúcares e amido, já 1980 nm está ligado às proteínas (Pu, 2017).

As curvas dos DIAS 06 e 09, sob estresse, apresentaram como pontos de diferença na região do visível e do infravermelho médio. Os comprimentos de onda 563 e 703 nm provavelmente estão associados aos pigmentos, principalmente às clorofilas. O comprimento de

onda 1452 nm está ligado à água, amido, açúcar e lignina (Pu, 2017). Já 1949 nm e 2443 nm estão associados, provavelmente, à água (Pu, 2017).

Analisando as curvas obtidas no primeiro dia de recuperação das plantas, observou-se que as diferenças entre as reflectâncias de plantas não irrigadas e irrigadas reduziram, aproximando as curvas (Figura 8A). Os comprimentos de onda com maior diferença foram: 473, 668, 1970, 2470 nm (Figura 8B). Ou seja, ainda havia diferenças nos teores de pigmentos foliares (clorofilas e carotenoides), perceptível na faixa do visível, e no conteúdo de água nas plantas indicado no infravermelho médio.

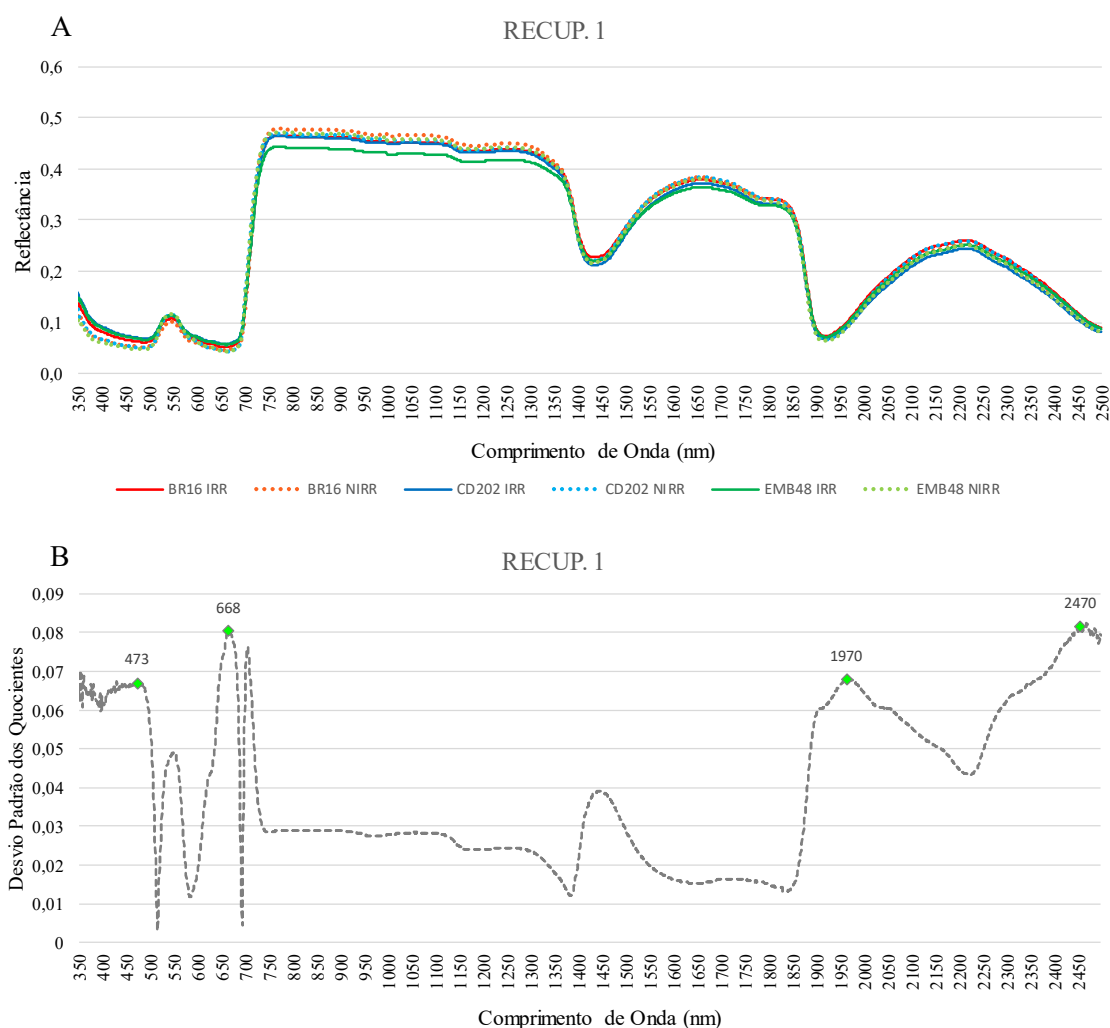


FIGURA 8. Gráficos de reflectância de espectros médios (A) e do desvio padrão do quociente de reflectâncias entre plantas não irrigadas (NIRR) e irrigadas (IRR) (B), apresentando as regiões espectrais em que plantas NIRR apresentam maiores diferenças em relação a plantas IRR, obtidos no 1º dia de recuperação pós reirrigação, de três cultivares de soja (EMB48, BR16 e CD202), em função dos comprimentos de onda. n=4.

Com o conhecimento desses pontos, foram selecionados índices de vegetação que pudessem demonstrar o efeito do estresse sobre os pigmentos foliares e sobre o conteúdo de água nas plantas. Para complementar, também foram calculados dois índices relacionados a estresses.

4.3.4 Índices de Vegetação

Os índices de vegetação (IV) são medidas radiométricas adimensionais que indicam a vegetação verde. Por meio deles é possível estimar área foliar, percentual de cobertura verde, teor relativo de clorofila, biomassa e radiação fotossinteticamente ativa absorvida (Jensen, 2009). IVs são muito utilizados como indicadores das condições do dossel. Esses índices são baseados em combinações de diferentes bandas espectrais, reduzindo os dados espectrais a um único valor, realçando a contribuição espectral da vegetação (Almeida, 2008). Eles se relacionam fortemente com características estruturais e fisiológicas das plantas (Almeida, 2008). Os principais índices de vegetação utilizam a combinação de reflectâncias nos comprimentos de onda do visível e do infravermelho, criando um contraste capaz de ressaltar a vegetação, permitindo sua identificação e o conhecimento de suas propriedades (Almeida, 2008). Os índices ainda podem ser utilizados na detecção de mudanças no dossel ao longo do tempo, criando perfis temporais (Almeida, 2008).

O NDVI é um IV relacionado principalmente à biomassa, sensível à presença de clorofilas e outros pigmentos, sendo utilizado comumente para avaliar produtividade em algumas culturas (Jackson *et al.*, 1986). Esse índice pode assumir valores entre -1 a +1, sendo que os valores positivos se relacionam ao vigor vegetativo da cultura, enquanto que os valores negativos apontam presença de solo sem cobertura ou ausência de vegetação (Liu *et al.*, 2006). O NDVI satura em coberturas vegetais densas, possuindo relação não linear com o índice de área foliar nessas situações (Baret; Guyot, 1991). Esse IV correlaciona-se com o teor de umidade da planta, apresentando alta correlação positiva com o potencial hídrico das plantas – quanto menor o potencial hídrico, menor é o NDVI (Sims & Gamon, 2003; Silveira *et al.*, 2015). Valores mais altos de NDVI correspondem a áreas de vegetação com maior vigor, menores valores representam vegetação menos densa, estressada (Boratto & Gomide, 2013). Menores valores de NDVI também podem estar relacionados a menores teores de clorofila (Fensholt *et al.*, 2006).

Espera-se que os valores de NDVI reduzam-se com a progressão da deficiência hídrica, indicando alteração no padrão espectral de respostas fotossintéticas (Nogueira *et al.*, 2013). Esse efeito, entretanto, não foi observado neste experimento. No DIA 02 a cultivar BR16 apresentou maior NDVI, independentemente do regime hídrico. Nos demais dias de avaliação, plantas não irrigadas tiveram maior NDVI que plantas irrigadas (Tabela 8). Contrariando o esperado na literatura para nível de dossel (Kim *et al.*, 2011), o estresse em plantas alterou o padrão de

reflectância aumentando-a na banda NIR, quando medido em uma área foliar específica. Em nível de área foliar o NDVI não foi eficiente em demonstrar o efeito do estresse por deficiência hídrica.

O índice de refletância da antocianina (ARI) estima a concentração de antocianinas (Gitelson *et al.*, 2003), maiores valores estão relacionados ao aumento dos teores desses pigmentos, como mecanismo de defesa ao estresse oxidativo ocasionado pela deficiência hídrica (Letts *et al.*, 2008). Plantas estressadas tendem a acumular mais antocianinas, portanto, esse índice pode ser utilizado para caracterizar plantas estressadas. A cultivar BR16 apresentou maior ARI sob tratamento não irrigado em todos os dias de avaliação. Como essa cultivar sente mais cedo os efeitos do estresse (Figura 5A), um dos seus mecanismos para reduzir os efeitos deletérios da deficiência hídrica foi acumular antocianinas (Tabela 8). A cultivar CD202 (moderadamente tolerante à seca) acumulou antocianinas mais tardiamente (visível no DIA 06 de estresse hídrico), já a cultivar considerada tolerante (EMB48) teve aumento do ARI somente no DIA 09 de deficiência hídrica (Tabela 8).

TABELA 8. Índices relacionados à biomassa e aos pigmentos foliares: *NDVI* (Normalized Difference Vegetation Index), *ARI* (Anthocyanin Reflectance Index), *CI* (Chlorophyll Index), *CRI₇₀₀* (Carotenoid Reflectance Index), de três cultivares de soja (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado -IRR e não irrigado -NIRR). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste Scott-Knott. ns = não significativo.

Dia	Cv/Tratam	NDVI		ARI		CI		CRI ₇₀₀	
		IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR
DIA 02	BR16	0,81147 Aa	0,80846 Aa	-0,30954 Ab	0,03758 Aa	-0,70619 Ba	-0,70790 Ab	7,34565 Aa	7,93685 Aa
	CD202	0,79860 Ba	0,80236 Ba	-0,21816 Ab	-0,20050 Ab	-0,67635 Aa	-0,69260 Ab	7,34912 Aa	7,73649 Aa
	EMB48	0,79815 Ba	0,79748 Ba	-0,22972 Ab	-0,28051 Ab	-0,67734 Aa	-0,71287 Ab	7,07585 Aa	6,84848 Ba
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	12,31	**	2,72	ns	6,25	**	9,21	**
	Tratam.	0,00	ns	5,17	*	11,69	**	3,22	ns
	Cv*Tratam	0,89	ns	7,12	**	3,53	*	3,11	*
DIA 06	BR16	0,73559 Ab	0,83363 Aa	-0,76251 Aa	-0,38205 Aa	-0,61560 Aa	-0,73011 Ab	3,00601 Ab	8,04586 Aa
	CD202	0,73066 Ab	0,82929 Aa	-0,62364 Ab	-0,43926 Aa	-0,65472 Ba	-0,73752 Ab	3,32712 Aa	7,69285 Ab
	EMB48	0,72155 Bb	0,82730 Ba	-0,59351 Ab	-0,53336 Ab	-0,65169 Ba	-0,82553 Bb	3,50586 Aa	7,53507 Ab
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	8,56	**	1,00	ns	44,10	**	0,01	ns
	Tratam.	2507,71	**	70,71	**	455,29	**	1670,63	**
	Cv*Tratam	1,52	ns	14,16	**	21,18	**	7,35	**
DIA 09	BR16	0,77050 Ab	0,82440 Aa	-0,43455 Ab	-0,39344 Aa	-0,65161 Ba	-0,70448 Ab	5,16311 Ab	7,48253 Aa
	CD202	0,75587 Bb	0,81704 Ba	-0,47545 Ab	-0,23626 Aa	-0,66127 Ba	-0,76094 Cb	4,46573 Ab	7,58417 Aa
	EMB48	0,75920 Bb	0,82503 Ba	-0,66375 Bb	-0,46539 Ba	-0,62694 Aa	-0,73138 Bb	4,53539 Ab	8,16770 Aa
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	4,06	*	11,46	**	15,70	**	1,16	ns
	Tratam.	366,51	**	18,86	**	244,98	**	242,49	**
	Cv*Tratam	1,21	ns	2,70	ns	9,04	**	3,87	ns
RECUP. 1	BR16	0,78380 Aa	0,80999 Ba	-0,33137 Ab	-0,34466 Ba	-0,65579 Ba	-0,66170 Ab	6,03422 Aa	7,36057 Ab
	CD202	0,75661 Ab	0,81758 Aa	-0,46414 Bb	-0,26302 Ba	-0,65978 Ba	-0,69408 Bb	4,37027 Ab	8,09603 Aa
	EMB48	0,76002 Ab	0,82453 Aa	-0,52983 Bb	-0,42844 Aa	-0,62940 Aa	-0,70058 Bb	4,91948 Ab	8,53043 Aa
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	1,86	ns	7,89	**	7,52	**	2,22	ns
	Tratam.	147,82	**	9,73	**	91,14	**	181,41	**
	Cv*Tratam	8,64	**	4,02	*	23,59	**	13,28	**

Com relação aos teores de carotenoides e clorofilas, foram obtidos os índices de reflectância CI e CRI₇₀₀ (*Chlorophyll Index* e *Carotenoid Reflectance Index*, respectivamente). Ambos IVs estão relacionados a assinaturas de absorção de pigmentos relacionados ao estresse. O CI apresenta relação quase linear com os teores de clorofila (Roberts *et al.*, 2011). Corroborando o encontrado na literatura, o CI foi menor em plantas não irrigadas que em plantas irrigadas (Tabela 8). Sob tratamento não irrigado a cultivar BR16 apresentou maior CI em todos os dias avaliados, indicando maior teor de clorofila. O CI foi eficiente em mensurar a clorofila, confirmando o obtido com o uso de ClorofiLOG (Tabela 3), em que a cultivar BR16 apresentou maiores teores relativos de clorofila *a*, *b* e total sob tratamento não irrigado.

CRI₇₀₀ representa a diferença entre comprimentos de onda que afetam a reflectância dos carotenoides e da clorofila. Altos valores de CRI₇₀₀ se relacionam a maiores teores de carotenoides em relação à clorofila, sendo seu valor variável de 1 a 11 para vegetação verde (Roberts *et al.*, 2011). Analisando as diferenças entre os regimes hídricos para cada cultivar, a cultivar BR16 manteve maior CRI₇₀₀ sob tratamento não irrigado nos DIAS 06 e 09 de deficiência hídrica, esse índice só aumentou sob não irrigação nas cultivares CD202 e EMB48 no DIA 09, se mantendo maior no primeiro dia de recuperação (Tabela 8).

O comportamento demonstrado pelos índices de vegetação relacionados aos pigmentos foliares confirma o diferencial de tolerância das cultivares à seca. Desse modo, esses parâmetros se mostraram efetivos no reconhecimento dos efeitos do estresse por deficiência hídrica nas plantas.

Relacionado à identificação de estresses e à determinação do conteúdo de água da vegetação, os IVs DWSI (*Disease Water Stress Index*), RVSI (*Red-Edge Vegetation Stress Index*), NDWI (*Normalized Difference Water Index*) e WBI (*Water Band Index*) foram calculados. DWSI está diretamente associado à ocorrência tanto de estresses bióticos quanto abióticos em plantas, podendo ser utilizado como ferramenta para sua identificação precoce (Galvão *et al.*, 2005). No DIA 09 de estresse e no 1º dia de recuperação (RECUP. 1) o DWSI foi maior em plantas não irrigadas. Apesar da grande variação no índice entre as cultivares nos diferentes dias de avaliação, a cultivar EMB48 apresentou os maiores valores de DWSI sob não irrigação (Tabela 9). Isso contraria os resultados da Tabela 1, visto que a cultivar EMB48 apresentou maior conteúdo relativo de água sob tratamento não irrigado. DWSI é utilizado na detecção de plantas estressadas em nível de dossel, podendo não se adaptar em nível de área foliar.

Outra ferramenta é o RSVI, segundo a literatura valores positivos ou levemente negativos indicam plantas estressadas, valores muito negativos ocorrem em plantas não estressadas (Merton & Huntington, 1999; Roberts *et al.*, 2011). Todos os valores aqui obtidos foram levemente negativos, sendo mais negativos em plantas não irrigadas a partir do DIA 06 de estresse (Tabela 9), comportamento oposto ao esperado.

O NDWI equivale ao WBI normalizado, sendo fortemente correlacionado ao teor de água da planta (Penuelas *et al.*, 1997; Roberts *et al.*, 2011). Seu valor é adimensional e varia entre -1 e 1, em função do conteúdo de água das folhas, e do tipo de vegetação. Valores mais próximos de 1 correspondem a alto teor de água e à alta cobertura do solo pela vegetação. Sob deficiência hídrica espera-se que o valor do NDWI diminua (Gao, 1996). WBI e NDWI tem melhor desempenho que o NDVI, respondendo mais rapidamente às condições de seca (Serrano *et al.*, 2000; Gu *et al.*, 2007). Plantas irrigadas demonstraram NDWI mais negativo no DIA 06 e no DIA 09 de deficiência hídrica (Tabela 9), contrariando o encontrado na literatura. Assim como o NDVI, esse índice pode ser mais apropriado para avaliações em nível de dossel.

O WBI é um IV associado ao conteúdo relativo de água (CRA) das folhas (Penuelas *et al.*, 1997). Valores baixos de WBI são observados em menores potenciais hídricos, sendo considerado eficiente na detecção do status hídrico das plantas em condições de deficiência hídrica (Gutierrez *et al.*, 2010; Silveira *et al.*, 2015). Aumentos no CRA levam a aumentos no WBI (Roberts *et al.*, 2011). Observou-se que no DIA 02 de estresse hídrico, assim como para o NDWI, os valores de WBI não demonstraram resposta ao tratamento (Tabela 9). Já com a intensificação do estresse, as plantas submetidas à deficiência hídrica nos DIAS 06 e 09, apresentaram um menor WBI (Tabela 9), corroborando a literatura citada. Quando se efetuou a reirrigação, plantas previamente não irrigadas apresentaram maior WBI, provavelmente devido à disponibilidade de água (Tabela 9).

Entre os índices de vegetação relacionados ao estresse (DWSI e RSVI), DWSI identificou a deficiência hídrica, porém somente no 9º dia de estresse, quando a seca era mais severa, ou seja quando as plantas não irrigadas apresentavam sintoma visual de murcha, visualizado no menor conteúdo relativo de água (Tabela 1) e na redução severa nas taxas fotossintéticas (Tabela 6). RSVI não demonstrou comportamento como esperado na literatura já que todos os valores foram levemente negativos. Já em relação aos índices relacionados ao teor de água nas folhas (NDWI e WBI), somente WBI se mostrou efetivo no reconhecimento dos efeitos do estresse por deficiência hídrica nas plantas.

TABELA 9. Índices relacionados ao conteúdo de água e ao estresse em plantas: *DWSI* (*Disease Water Stress Index*), *RSVI* (*Red-Edge Vegetation Stress Index*), *NDWI* (*Normalized Difference Water Index*) e *WBI* (*Water Band Index*) de três cultivares (BR16, EMB48 e CD202), sob dois tratamentos (irrigado -IRR e não irrigado -NIRR). Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha, não diferem estatisticamente entre si. Para a ANOVA, valores de F seguidos de (*) diferem entre si a 5% de significância ($p < 0,05$) e (**) a 1% de significância ($p < 0,01$), pelo teste Scott-Knott. ns = não significativo.

Dia	Cv/Tratam	DWSI		RSVI		NDWI		WBI	
		IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR	IRR	NIRR
DIA 02	BR16	1,33322 Aa	1,33788 Aa	-0,06149 Ca	-0,06018 Ca	-0,02899 Ba	-0,02845 Ba	1,01906 Aa	1,01858 Aa
	CD202	1,33232 Aa	1,32639 Aa	-0,05728 Ba	-0,05797 Ba	-0,02811 Ba	-0,02807 Ba	1,01867 Aa	1,01773 Ba
	EMB48	1,31310 Ba	1,33818 Aa	-0,05691 Aa	-0,05656 Aa	-0,02672 Aa	-0,02932 Ba	1,01617 Ba	1,01714 Ba
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	1,63	ns	48,02	**	0,86	ns	19,94	**
	Tratam.	3,08	ns	0,79	ns	1,96	ns	0,26	ns
	Cv*Tratam	4,04	*	2,57	ns	4,12	*	3,95	*
DIA 06	BR16	1,33352 Ba	1,31918 Ca	-0,05231 Aa	-0,06283 Bb	-0,03518 Ab	-0,02938 Aa	1,02046 Aa	1,01637 Ab
	CD202	1,34755 Aa	1,33346 Ba	-0,05261 Aa	-0,06162 Ab	-0,03723 Ab	-0,03011 Aa	1,02056 Aa	1,01678 Ab
	EMB48	1,34663 Aa	1,38070 Aa	-0,05178 Aa	-0,06148 Ab	-0,03796 Bb	-0,03267 Ba	1,01825 Ba	1,01605 Ab
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	54,68	**	5,00	**	8,55	**	29,97	**
	Tratam.	0,41	ns	1590,67	**	102,49	**	381,48	**
	Cv*Tratam	29,94	**	3,18	*	0,83	ns	11,65	**
DIA 09	BR16	1,32376 Ab	1,31661 Bc	-0,05569 Aa	-0,06217 Cb	-0,03121 Ab	-0,03186 Ca	1,01701 Ab	1,01650 Ac
	CD202	1,33371 Ab	1,32518 Bc	-0,05483 Ba	-0,05953 Bb	-0,03278 Bb	-0,02710 Aa	1,01825 Aa	1,01491 Ad
	EMB48	1,33149 Ab	1,36494 Aa	-0,05312 Ca	-0,05911 Ab	-0,03051 Ab	-0,03029 Ba	1,01645 Ab	1,01667 Ac
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	38,43	**	25,89	**	5,57	**	0,45	ns
	Tratam.	4,96	*	314,39	**	18,90	**	43,27	**
	Cv*Tratam	26,78	**	2,69	ns	24,22	**	35,00	**
RECUP. 1	BR16	1,30954 Bb	1,32625 Ca	-0,05649 Ba	-0,05885 Bb	-0,02754 Ab	-0,02925 Aa	1,01721 Bb	1,01791 Aa
	CD202	1,32153 Ab	1,34884 Ba	-0,05526 Aa	-0,05672 Ab	-0,02916 Ac	-0,02863 Aa	1,01891 Aa	1,01786 Aa
	EMB48	1,30453 Ab	1,37700 Aa	-0,05336 Aa	-0,05702 Ab	-0,02632 Aa	-0,03022 Ab	1,01586 Cb	1,01779 Aa
	ANOVA	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.	F	Sig.
	Cv.	19,13	**	13,44	**	1,33	ns	18,03	**
	Tratam.	152,20	**	39,04	**	26,02	**	6,06	*
	Cv*Tratam	29,50	**	2,57	ns	14,84	**	16,47	**

4.4 Considerações Finais

A deficiência hídrica resultou em efeitos sobre os parâmetros avaliados nos diferentes tratamentos hídricos e cultivares, ou seja, as ferramentas utilizadas conseguiram detectar o estresse por deficiência hídrica e sua intensidade. As características relacionadas à determinação do estresse foram eficientes em demonstrar a redução na disponibilidade de água no solo (% CV) e nos tecidos foliares (conteúdo relativo de água). A redução nos teores de água no solo, acompanhados da estratégia das plantas de economizar água (redução transpiração) resultaram em menor condutividade hidráulica sob deficiência hídrica, limitando mais ainda o conteúdo relativo de água foliar. Em resposta, o crescimento das plantas foi reduzido (redução no

desenvolvimento de novas folhas, menor área foliar e massa seca de parte aérea), tendo efeitos no conteúdo de pigmentos foliares e na utilização da energia no processo fotossintético.

Houve diferença entre os genótipos em diversas características, confirmando as diferentes estratégias seguidas. A cultivar EMB48, considerada tolerante à seca, demonstra manutenção do turgor celular via maior conteúdo relativo de água e via otimização da condutividade hidráulica do xilema. Isso permitiu a manutenção da eficiência do Fotossistema II (*Yield* e *ETR*), e consequentemente de taxas fotossintéticas mais elevadas, observando-se também redução nos teores relativos de clorofila (mecanismo de proteção, visando absorver menos energia). Porém, essa maior tolerância não foi suficiente para evitar a redução do seu crescimento e desenvolvimento, fator que pode reduzir a produtividade.

A cultivar BR16, suscetível à deficiência hídrica, mantém altas taxas de crescimento aliadas a uma melhor eficiência do uso da água, porém sofre mais fortemente e mais rapidamente os efeitos da redução do conteúdo de água do solo, sendo que essa estratégia só tem benefícios em estresses extremamente curtos ou de pouca intensidade. A cultivar CD202, considerada na literatura moderadamente tolerante, seguiu uma estratégia similar à da cultivar BR16, demonstrando-se sensível ao estresse hídrico.

A análise hiperespectral mostrou-se uma importante e eficiente ferramenta na detecção das respostas das plantas à seca, sendo capaz de discriminar diferenças entre genótipos sob deficiência hídrica. O método também revela claramente a recuperação das plantas após um período de reirrigação. Para o experimento realizado, os índices de vegetação relacionados aos pigmentos foliares foram capazes de detectar precocemente os efeitos da seca, demonstrando o diferencial de tolerância entre as cultivares. Entre os índices relacionados a estresses e ao conteúdo de água, o WBI foi o mais eficiente. Isso demonstra a utilidade dessa ferramenta em estudos de fenotipagem, tornando a avaliação mais rápida.

4.5 Referências

ABID, G. *et al.* Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in faba bean (*Vicia faba* L.). **Archives of Agronomy and Soil Science**: Abingdon, v.63, n.4, p.536-552, ago. 2016. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/03650340.2016.1224857>. Acesso em: maio. 2019.

ALMEIDA, T.S. de. **Respostas espectrais da soja sob diferentes condições hídricas e de preparo do solo**. 2008. 100f. Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2008.

ASAARI, M.A.M. *et al.* Detection of plant responses to drought using close-range hyperspectral imaging in a high-throughput phenotyping platform. *In: 9th Workshop on Hyperspectral Image and Signal Processing: Evolution in Remote Sensing*, Amsterdam: IEEE, 2018.

(Conference paper). Disponível em: <https://ieeexplore.ieee.org/document/8747228>. Acesso em: jul. 2019.

BALTZER, J. L.; THOMAS, S. C. Respostas ópticas foliares à luz e disponibilidade de nutrientes do solo em árvores decíduas temperadas. **Botanical Society of America**: San Luis, v.92, .2, p.214-223, fev. 2005. Disponível em: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.3732/ajb.92.2.214>. Acesso em: maio. 2019.

BARBOSA, D.A., *et al.* Influência do déficit hídrico sobre parâmetros agrônômicos das cultivares de soja Embrapa 48 e BR 16 em condições de campo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 7., MERCOSOJA, 6., 2015, Florianópolis. Tecnologia e mercado global: perspectivas para soja. **Anais**. Londrina: Embrapa Soja, 2015. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-publicacoes/-/publicacao/1019030/influencia-do-deficit-hidrico-sobre-parametros-agronomicos-das-cultivares-de-soja-embrapa-48-e-br-16-em-condicoes-de-campo>. Acesso em: ago. 2020

BARET, F.; GUYOT, G. Potentials and limits of vegetation indices for LAI and APAR assessment. **Remote Sensing of Environment**: Amsterdam, v.35, n, 2-3. p.161-173, fev. 1991. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/003442579190009U>. Acesso em: maio. 2019.

BATTISTI, R. *et al.* Assessment of soybean yield with altered water-related genetic improvement traits under climate change in Southern Brazil. **European Journal of Agronomy**: Amsterdam, v.83, n.1, p.1-14, fev. 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030116302155>. Acesso em: jul. 2019.

BIANCO, L. *et al.* Algumas características das cultivares de soja Embrapa 48 e BR 16 em diferentes regimes hídricos. In: Jornada Acadêmica da Embrapa Soja, 8., 2013, Londrina. **Resumos**. Londrina: Embrapa Soja. 2013. p. 135-139. (Documentos / Embrapa Soja, ISSN 2176-2937; n.339). Disponível em: <https://www.embrapa.br/documents/1355202/1529289/>. Acesso em: ago. 2020.

BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. **Australian Journal of Agricultural Research**: Camberra, v.56, n. 11, p.1159-1168, 2005. Disponível em: <https://www.publish.csiro.au/cp/ar05069>. Acesso em: set. 2018

BORATTO, I. M. de; GOMIDE, R. L. Aplicação dos índices de vegetação NDVI, SAVI e IAF na caracterização da cobertura vegetativa da região Norte de Minas Gerais. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 16., 2013, Foz do Iguaçu. **Anais**. São José dos Campos: INPE, p. 7345-7352, 2013.

BOYER, J. S. Leaf water potentials measured with a pressure chamber. **Plant Physiology**: Waterbury, v.42, n.7, p.1056-10662, jan. 1967. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/42/1/133>. Acesso em: maio. 2019.

BOYER, S. J. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. **Plant Physiology**: Waterbury, v.46, n.2, p.236-239, ago. 1970. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/46/2/236>. Acesso em: ago. 2018.

BRODRIBB, T.J. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. **Plant Science**: Amsterdam, v.177, n.4, p.245-251, out. 2009. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168945209001599>. Acesso em: maio. 2019.

- BRODRIBB, T.J.; BIENAIMÉB, D.; MARMOTTANT, P. Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. **Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)**: Washington, v.113, n.17, p.4865-4869, abr. 2016a. Disponível em: <https://www.pnas.org/content/113/17/4865.short>. Acesso em: maio. 2019.
- BRODRIBB, T.J. *et al.* Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure. **New Phytologist**: Hoboken, v.209, n.4, p.1403-1409, mar. 2016b. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13846>. Acesso em: maio. 2019.
- BUEZO, J. *et al.* Drought tolerance response of high-yielding soybean varieties to mild drought: physiological and photochemical adjustments. **Physiologia Plantarum**: Hoboken, n.166, v.1, p.88-104, out. 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ppl.12864>. Acesso em: jul. 2020.
- CARVALHO, J.F.C. *et al.* Drought tolerance mechanisms of two brazilian soybean cultivars: BR 16, drought sensitive and Embrapa 48, drought tolerant. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 9., 2013, Durban. **Anais**. Durban: OPDT: OPOT, Abst. 366, 2013.
- CHAPPELLE, E.W.; KIM, M.S.; MCMURTREY III, J.E. Ratio Analysis of Reflectance Spectra (RARS): An Algorithm for the Remote Estimation of the Concentrations of Chlorophyll A, Chlorophyll B, and Carotenoids in Soybean Leaves. **Remote Sensing of Environment**, Amsterdam, v.39, n.3, p.239-247, mar. 1992. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0034425792900893>. Acesso em: maio. 2019.
- CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**: Canberra, v.30, n.3, p.239-264, 2003. Disponível em: <https://www.publish.csiro.au/FP/FP02076>. Acesso em: set. 2018.
- CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanism underlying plant resilience to water deficits: prospects for water saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**: Reini Unido, v.55, n.407, p.2365-2384, 2004. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/55/407/2365/496052>. Acesso em: set. 2018.
- CHRISTMANN, A. *et al.* A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. **The Plant Journal**: London, v.52, n.1, p.167-174, out. 2007. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17711416/>. Acesso em: ago. 2018.
- CLAEYS, H.; INZÉ, D. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. Topical review on drought adjustment. **Plant Physiology**: Waterbury, v.162, v.4, p.1768-1779, ago. 2013. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/162/4/1768>. Acesso em: maio. 2019.
- COUTINHO, F.S. *et al.* Mechanism of the drought tolerance of a transgenic soybean overexpressing the molecular chaperone BiP. **Physiology and Molecular Biology of Plants**: New Delhi, v.25, n.2, p.457-472, mar. 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00643-x>. Acesso em: jul. 2020.
- DARYANTO S.; WANG L.; JACINTE P-A. Global synthesis of drought effects on food legume production. **PLoS ONE**: San Francisco, v.10, n.6, p.1-16, jun. 2015. Disponível em: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0127401>. Acesso em: set. 2018.

DEDIO, W. Water relations in wheat leaves as screening tests for drought resistance. **Canadian Journal of Plant Science**: Ottawa, v.55, n.2, p.369-378, abr. 1975. Disponível em: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.4141/cjps75-059>. Acesso em: maio. 2019.

DUTTA, T. *et al.* Compatible solute engineering of crop plants for improved tolerance toward abiotic stresses. In: Wani, S.H. (Ed.), **Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants**. [S.L.]: Academic Press, 2018, cap.11, p.221–254.

FARIAS, J.R.B.; NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N. Rendimento de genótipos semi-precoces de soja submetidos ou não à irrigação. Reunião de pesquisa de soja da região central do Brasil, 14., 1992, Campo Grande. **Atas**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO / EMPAER-MS, 1993. 123p. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 56).

FAROOQ, M. *et al.* Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**: Berlin, v.29, n.1, p.185-212, 2009. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-90-481-2666-8_12. Acesso em: maio. 2019.

FEHR, W.; CAVINESS, R.H. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. **Plant Science for a Better World**: Madison, v.11, n.6, p.929-931, 1977. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci1971.0011183X001100060051x>. Acesso em: jul. 2020.

FENSHOLT, R.; NIELSEN T. T.; STISEN, S. Evaluation of AVHRR PAL and GIMMS 10-day composite NDVI time series products using SPOT-4 vegetation data for the African continent. **International Journal of Remote Sensing**: London, v. 27, n.13, p. 2719-2733, 2006. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01431160600567761>. Acesso em: maio. 2019.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of Photosynthesis in C3 Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. **Annals of Botany**: Reino Unido, v.89, n.2, p.183-189, fev. 2002. Disponível em: <https://academic.oup.com/aob/article/89/2/183/193337>. Acesso em: maio. 2019.

FREDERICK, J.R.; CAMP, C.R.; BAUER, P.J. Drought stress effects on branch and mainstem seed yield and yield components of determinate soybean. **Crop Science**: Fitchburg, v.41, n.3, p.759-763, mai./jun. 2001. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci2001.413759x>. Acesso em: maio. 2019.

GALVÃO, L.S.; FORMAGGIO, A.R.; TISOT, D.A. Discrimination of sugarcane varieties in southeastern Brazil with EO-1 hyperion data. **Remote Sensing of Environment**: Amsterdam, v.94, n.4, p.523–534, fev. 2005. Disponível em: [sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0034425704003669](https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0034425704003669). Acesso em: jul. 2020.

GAMON, J.; PENUELAS, J.; FIELD, C.A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. **Remote Sensing of Environment**: Amsterdam, v.41, n.1, p.35-4, jul. 1992. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/003442579290059S>. Acesso em: jul. 2020.

GAO, B.C. NDWI - A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. **Remote Sensing of Environment**: Amsterdam, v.58, n.3, p.257-266, jun. 1996. Disponível em: <https://www.spiedigitallibrary.org/conference-proceedings-of->

spie/2480/0000/Normalized-difference-water-index-for-remote-sensing-of-vegetation-liquid/10.1117/12.210877.short?SSO=1. Acesso em: jul. 2020.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, J.M. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**: Amsterdam, v.990, n.1, p.87-92, jan. 1989. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304416589800169>. Acesso em: jul. 2020.

GITELSON, A.A.; MERZLYAK, M.N.; CHIVKUNOVA, O.B. Optical properties and non-destructive estimation of anthocyanin content in plant leaves. **Photochemistry and Photobiology**: Hoboken, v.74, n.1, p.38-45, jul. 2001. Disponível em: [https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1562/0031-8655\(2001\)0740038OPANEO2.0.CO2](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1562/0031-8655(2001)0740038OPANEO2.0.CO2). Acesso em: jul. 2020.

GITELSON, A. A. *et al.* Vegetation and soil lines in visible spectral space: A concept and technique for remote estimation of vegetation fraction. **International Journal of Remote Sensing**: Abingdon, v.23, n.13, p.2537-2562, 2002. Disponível em: https://calmit.unl.edu/people/agitelson2/pdf/07_IJRS-2002_23-2002.pdf. Acesso em: jul. 2020.

GITELSON, A.A.; GRITZ, U.; MERZLYAK, M.N. Relationships between leaf chlorophyll concentration and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. **Journal of Plant Physiology**: Amsterdam, v.160, n.3, p.271-282, 2003. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0176161704704034>. Acesso em: jul. 2020.

GITELSON, A.A. *et al.* Remote estimation of canopy chlorophyll content in crops. **Geophysical Research Letters**: Hoboken, v.32, n.8, p.1-4, 2005. Disponível em: <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1029/2005GL022688>. Acesso em: jul. 2020.

GROSS, J.A. *et al.* Influência de concentrações de clorofila na resposta espectral de cultivares de soja. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO (SBSR), 17. 2015, João Pessoa. **Anais**. São José dos Campos: INPE, p.4099-4106, 2015.

GROSS, J.A. *et al.* Resposta espectral de dosséis de soja em função de concentrações de clorofilas. **Revista Brasileira de Cartografia**: Rio de Janeiro, v.68, n.7, p.1307-1409, 2016. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/335869969>. Acesso em: jul. 2020.

GU, Y. *et al.* A five-year analysis of MODIS NDVI and NDWI for grassland drought assessment over the central Great Plains of the United States. **Geophysical Research Letters**: Hoboken, v.34, n.6, p.1-6, mar. 2007. Disponível em: <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1029/2006GL029127>. Acesso em: jul. 2020.

GUTIERREZ, M.; REYNOLDS, M.P.; KLATT, A.R. Association of water spectral indices with plant and soil water relations in contrasting wheat genotypes, **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v. 61, n.12, p. 3291-3303, jul. 2010. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/61/12/3291/429979>. Acesso em: jul. 2020.

HA, C.V. *et al.* Characterization of the newly developed soybean cultivar DT2008 in relation to the model variety W82 reveals a new genetic resource for comparative and functional genomics for improved drought tolerance. **BioMed Research International**: London, v.2013, n.3 p.1-8, 2013. Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2013/759657/>. Acesso em: set. 2018.

- HA, C.V., *et al.* Comparative analysis of root transcriptomes from two contrasting drought-responsive Williams 82 and DT2008 soybean cultivars under normal and dehydration conditions. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v.6, n.551, p.1-12, 2015. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00551/full>. Acesso em: set. 2018.
- HE, J. *et al.* Conserved water use improves the yield performance of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, n.179, v.1, p.236–245, jan. 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378377416302542>. Acesso em: maio. 2019.
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. **The water-culture method for growing plants without soil**. Berkeley: California Agricultural Experiment Station Publications, University of California, Circ. 347, 1950, 34p.
- HOSSAIN, M.M. *et al.* Differences between soybean genotypes in physiological response to sequential soil drying and rewetting, **The Crop Journal**: Beijing, v.2, n.6, p.1–15, dez. 2014. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214514114000737>. Acesso em: ago. 2018.
- HOSSAIN, M.M.; LAM, H.M.; ZHANG, J. Responses in gas exchange and water status between drought-tolerant and -susceptible soybean genotypes with ABA application. **The Crop Journal**: Beijing, v.3, n.6, p.500-506, 2015. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214514115001038>. Acesso em: set. 2018.
- INAMULLAH, I.; ISODA, A. Adaptive Responses of Soybean and Cotton to Water Stress II. Changes in CO₂ Assimilation Rate, Chlorophyll Fluorescence and Photochemical Reflectance Index in Relation to Leaf Temperature. **Plant Production Science**: Tokyo, v.8, n.2, p.131-138, 2005. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1626/pp.8.131>. Acesso em: maio. 2019.
- IQBAL, N. *et al.* Drought Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) by Improved Photosynthetic Characteristics and an Efficient Antioxidant Enzyme Activities Under a Split-Root System. **Frontiers in Physiology**: Lausanne, v.10, n.786, abr. 2019. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2019.00786/full>. Acesso em: jul. 2020.
- JACKSON, R. D. *et al.* Detection and Evaluation of plant stresses for crop management decisions. **IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing**: Piscataway, v.24, n.1, p.99-10, jan. 1986. Disponível em: <https://ieeexplore.ieee.org/abstract/document/4072424>. Acesso em: maio. 2019.
- JENSEN, J. R. **Sensoriamento remoto do Ambiente: uma perspectiva em recursos terrestres**. São José dos Campos: Parêntese, 2009.
- JUMRANI, K.; BHATIA, V.S. Interactive effect of temperature and water stress on physiological and biochemical processes in soybean. **Physiology and Molecular Biology of Plants**: New Delhi, v.25, n.3, p.667–681, abr. 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s12298-019-00657-5>. Acesso em: nov. 2019.
- KIM, Y. *et al.* Hyperspectral image analysis for water stress detection of apple trees. **Computers and Electronics in Agriculture**: Amsterdam, v.77, n.2, p.155-160, jul. 2011. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168169911000974>. Acesso em: jul. 2020.

- KRAMER, P.J.; BOYER J.S. **Water relations of plants and soils**. Academic Press: Massachusetts, 1995, 495p. Disponível em: <https://ieeexplore.ieee.org/abstract/document/4072424>. Acesso em: maio. 2019.
- LETTS, M. G. *et al.* Seasonal photosynthetic gas exchange and leaf reflectance characteristics of male and female cottonwoods in a riparian woodland. **Tree Physiology**: Reino Unido, v.28, n.7, p.1037-1048, jul. 2008. Disponível em: <https://academic.oup.com/treephys/article/28/7/1037/1674696>. Acesso em: maio. 2019.
- LI, G.L. *et al.* Response of Chlorophyll Fluorescence Parameters to Drought Stress in Sugar Beet Seedlings. **Russian Journal of Plant Physiology**: Moscow, v.60, n.3, p.337-342, 2013. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1134/S1021443713020155>. Acesso em: maio. 2019.
- LIU, Y.; SWINTON, S.M.; MILLER, N.R. Is site-specific yield response consistent over time? Does it pay?. **American Journal of Agricultural Economics**: Milwaukee, v. 88, n.2, p.471-483, mai. 2006. Disponível em: <https://academic.oup.com/ajae/article-abstract/88/2/471/73713?redirectedFrom=fulltext>. Acesso em: maio. 2019.
- MATHOBO, R.; MARAIS, D.; STEYN, J.M. The effect of drought stress on yield, leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Agricultural Water Management**, Amsterdam, n.180, v.1, p.118-125, jan. 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378377416304486>. Acesso em: maio. 2019.
- MENDES, R.M.S. *et al.* Relações fonte-dreno em feijão-de-corda submetido à deficiência hídrica. **Ciência Agrônômica**: Fortaleza, v.38, n.1, p.95-103, 2007. Disponível em: https://www.researchgate.net/publication/237028765_Relacoes_fonte-dreno_em_feijao-de-corda_submetido_a_deficiencia_hidrica. Acesso em: maio. 2019.
- MERTON, R.; HUNTINGTON, J. **Early simulation results of the ARIES-1 satellite sensor for multi-temporal vegetation research derived from AVIRIS**. Available at ftp://popo.jpl.nasa.gov/pub/docs/workshops/99_docs/41.pdf, NASA Jet Propulsion Lab., Pasadena, 1999.
- MESQUITA, R.O. **Caracterização fisiológica e análise proteômica diferencial de genótipos de soja submetidos ao déficit hídrico**. 2010. 84f. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, 2010.
- MESQUITA, R.O. **Determinantes fisiológicos e moleculares da resposta diferencial à seca em soja**. 2013. 143 f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2013.
- MIGUEL, P., *et al.* Comportamento espectral de algumas classes de solos do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 30., 2005 Recife. **Anais**. Recife: SBCS, 2005.
- MOREIRA, M.A. **Fundamentos de sensoriamento remoto e metodologias de aplicação**. 3ed. Viçosa: UFV, 2005. 320p.
- MOREIRA, M.A. **Fundamentos do sensoriamento remoto e metodologias de aplicação**. 4ed. Viçosa: UFV, 2011. 422p.
- MULLER, B. *et al.* Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. **Journal of Experimental**

- Botany**: Reino Unido, v.62, n.6, p.1715-1729, mar. 2011. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21239376/>. Acesso em: maio. 2019.
- NASCIMENTO, S.P. do. *et al.* Tolerância ao déficit hídrico em genótipos de feijão-caupi. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**: Campina Grande, v.15, n.8, p.853-860, 2011. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1415-43662011000800013&script=sci_abstract&tlng=es. Acesso em: maio. 2019.
- NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J.R.B. Respostas fisiológicas de cultivares de soja à disponibilidade hídrica no solo. Reunião de pesquisa de soja da região central do Brasil, 14., 1992, Campo Grande. **Atas [...]**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO / EMPAE1R-MS. 123p., 1993. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 56).
- NEUMAIER, N.; FARIAS, J.R.B.; NEPOMUCENO, A.L. Comportamento do sistema radicular de soja relativo ao fator água no solo. Reunião de pesquisa de soja da região central do Brasil, 14., 1992, Campo Grande. **Atas [...]** Londrina: EMBRAPA-CNPSO / EMPAE1R-MS. 123p., 1993. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 56).
- NIYOGI, K.K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**: Palo Alto, v.50, n.2, p.333-359, jun. 1999. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.arplant.50.1.333>. Acesso em: maio. 2019.
- NOGUEIRA, J. M. P. *et al.* Conectância de redes fisiológicas e índices de reflectância em *Coffea arabica* L. sob estresse hídrico. *In*: Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, 14., 2013, Poços de Caldas. **Resumos**. São Paulo: TecART, p. 257-257. 2013.
- NUNES, C.M. de J. **Caracterização da resposta ao déficit hídrico de linhas transgênicas de *Medicago truncatula* cv. Jemalong**. 2007. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Biotecnologia) - Universidade de Lisboa, Lisboa, 2007.
- OHASHI, Y. *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. **Biologia Plantarum**: Dordrecht, v.50, n.1, p.138-141, 2006. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007%252Fs10535-005-0089-3>. Acesso em: maio. 2019.
- OLIVEIRA, A.D.; FERNANDES, E.J.; RODRIGUES, T.J.D. Condutância estomática como indicador de estresse hídrico em Feijão. **Engenharia Agrícola**: Jaboticabal, v.25, n.1, p.86-95, jan./abr. 2005. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-69162005000100010&script=sci_arttext. Acesso em: maio. 2019.
- OYA, T. *et al.* Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars: evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. **Plant Production Science**: Tokyo, v.7, n.2, p.129-137, 2004. Disponível em: tandfonline.com/doi/abs/10.1626/ppp.7.129. Acesso em: ago. 2018.
- PEDROL, N.; RAMOS, P.; REIGOSA, M.J. Phenotypic plasticity and acclimation to water deficits in velvet-grass: a long-term greenhouse experiment. Changes in leaf morphology, photosynthesis and stress-induced metabolites. **Journal of Plant Physiology**: Amsterdam, v.157, n.3, p.383-393, out. 2000. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/257037046>. Acesso em: ago. 2018.
- PENUELAS, J. *et al.* Estimation of plant water concentration by the reflectance water index WI (R900/R970). **International Journal of Remote Sensing**: Abingdon, v.18, n.13, p. 2869-2875,

1997. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/014311697217396>. Acesso em: maio. 2019.

PHITAN, P.A. **Dados hiperespectrais aplicados na avaliação de videiras da cultivar Cabernet Sauvignon infectadas com alguns patógenos**. 2019. 60f. Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2019.

PINHEIRO, C.; CHAVES, M.M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**: Reino Unido, v.62, n.3, p.869–882, jan. 2011. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21172816/>. Acesso em: maio. 2019.

PITOL, C. Soja mais produtiva e tolerante a seca. *In*: LOURENÇÃO, A.L.F. *et al.* (Ed.) **Tecnologia e produção: Soja 2014/2015**. Curitiba: Midiograf, 2015, cap.2, p.28-36. (Fundação MS)

PONZONI, F.J.; SHIMABUKURO, Y.E.; KUPLICH, T.M. **Sensoriamento Remoto da Vegetação**. São José dos Campos: Oficina de Textos, 2012. 176 p.

PU, R. **Hyperspectral remote sensing: fundamentals and practices**. Florida: CRC Press, 2017. 466p.

RAY, S.S. *et al.* Evaluation of hyperspectral indices for LAI estimation and discrimination of potato crop under different irrigation treatments. **International Journal of Remote Sensing**: Abingdon, v.27, n.24, p.5373-5387, abr. 2006. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/01431160600763006>. Acesso em: ago. 2018.

ROBERTS, D.; ROTH, K.; PERROY, R. Hyperspectral Vegetation Indices. *In*: THENKABAIL, P. (Ed.). **Hyperspectral Remote Sensing of Vegetation**. Boca Raton: CRC Press, p.309-327, 2011.

SADOK, W.; SINCLAIR, T.R. Genetic Variability of Transpiration Response to Vapor Pressure Deficit among Soybean Cultivars. **Crop Science**: Fitchburg, v.49, n. 3, p.955-960, maio 2009. Disponível em: <https://access.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci2008.09.0560>. Acesso em: maio. 2019.

SAGLAM, A. *et al.* The Relations between Antioxidant Enzymes and Chlorophyll Fluorescence Parameters in Common Bean Cultivars Differing in Sensitivity to Drought Stress. **Russian Journal of Plant Physiology**: Moscow, v. 58, n.1, p.60-68, 2011. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1134/S102144371101016X>. Acesso em: maio. 2019.

SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Fisiologia Vegetal**. México: Iberoamerica, 758p., 1994.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D. Sap pressure in vascular plants. **Science**: Washington, v.148, n.3668, p.339-346, abr. 1965. Disponível em: <https://science.sciencemag.org/content/148/3668/339.abstract>. Acesso em: maio. 2019.

SCOFFONI, C. *et al.* Outside-xylem vulnerability, not xylem embolism, controls leaf hydraulic decline during dehydration. **Plant Physiology**: Waterbury, v.173, n.2, p.1197-1210, fev. 2017. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/173/2/1197.short>. Acesso em: maio. 2019.

SERRANO, L. *et al.* Deriving water content of chaparral vegetation from AVIRIS data. **Remote Sensing of Environment**: Amsterdam, v.74, n.3, p.570-581, dez. 2000. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0034425700001474>. Acesso em: maio. 2019.

SILVA JUNIOR, C.A. da. **Caracterização e discriminação de variedades de soja [*Glycine max* L.] por meio de comportamento hiperespectral, multiespectral, índices de vegetação e colorimetria**. 2016. 151f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2016.

SILVA, F. de A.S.E.; AZEVEDO, C.A.V. Principal Components Analysis in the Software Assistat - Statistical Attendance. *In: WORLD CONGRESS ON COMPUTERS IN AGRICULTURE*, 7., 2009, Reno. **Anais**. Reno-NV-USA: American Society of Agricultural and Biological Engineers, 2009.

SILVA, F.G. da. *et al.* Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental: Campina Grande**, v.19, n.10, p.946-952, 2015. Disponível em: https://www.scielo.br/scielo.php?pid=S141543662015001000946&script=sci_abstract&lng=pt. Acesso em: maio. 2019.

SILVEIRA, H.R. de O. *et al.* Relações entre índices de reflectância foliares e potencial hídrico de cafeeiro irrigado e de sequeiro. *In: Simpósio de Pesquisa dos Cafés do Brasil*. 9., 2015. **Anais**. Curitiba: SPCB, 2015.

SIMS, D. A.; GAMON, J. A. Estimation of vegetation water content and photosynthetic tissue area from spectral reflectance: a comparison of indices based on liquid water and chlorophyll absorption features. **Remote Sensing of Environment**: Amsterdam, v.84, n.4, p.526-537, abr. 2003. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0034425702001517>. Acesso em: jul. 2020.

SINCLAIR, T.R.; ZWIENIECKI, M.A.; HOLBROOK, N.M. Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean. **Physiologia Plantarum**: Hoboken, v.132, n.4, p.446-451, abr. 2008. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1399-3054.2007.01028.x>. Acesso em: maio. 2019.

STEELE, M.R. *et al.* Nondestructive estimation of anthocyanin content in grapevine leaves. **American Journal of Enology and Viticulture**: Davis, v.60, n.1, p.87-92, mar. 2009. Disponível em: <https://www.ajevonline.org/content/60/1/87.short>. Acesso em: maio. 2019.

TEDESCO, M.J. *et al.* **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2.ed. Porto Alegre: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995. 174p. (Boletim Técnico de Solos, 5)

TEIXEIRA, L.R. *et al.* Avaliação de cultivares de soja quanto à tolerância ao estresse hídrico em substrato contendo polietileno glicol. **Acta Scientiarum Agronomy**: Maringá, v.30, n.2, p.217-223, abr. 2008a. Disponível em: <http://periodicos.uem.br/ojs/index.php/ActaSciAgron/article/view/1731>. Acesso em: jul. 2020.

TEIXEIRA, L.R. *et al.* Avaliação de cultivares de soja quanto à tolerância ao estresse hídrico. **Revista Ceres**: Viçosa, v.55, n.3, p.194-202, 2008b. Disponível em: <http://www.ceres.ufv.br/ojs/index.php/ceres/article/view/3322>. Acesso em: jul. 2020.

THU, N.B. A. *et al.* Evaluation of Drought Tolerance of the Vietnamese Soybean Cultivars Provides Potential Resources for Soybean Production and Genetic Engineering. **BioMed**

Research International: London, v.2014, n.1, 9p, 2014. Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2014/809736/>. Acesso em: maio. 2019.

WANG, L. *et al.* Remote sensing of fuel moisture content from ratios of narrow-band vegetation water and dry matter indices. **Publications from USDA-ARS / UNL Faculty:** Lincoln, v.123, n.1, fev. 2013. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0034425712004154>. Acesso em: maio. 2019.

WILLADINO, L. *et al.* Estresse salino em duas variedades de cana-de-açúcar: enzimas do sistema antioxidativo e fluorescência da clorofila. **Revista Ciência Agronômica:** Terezinha, v.42, n.2, p.417-422, abr./jun. 2011. Disponível em: <https://www.redalyc.org/pdf/1953/195318915022.pdf>. Acesso em: maio. 2019.

XU, Z.; ZHOU, G.; SHIMIZU, H. Plant responses to drought and rewatering. **Plant Signaling and Behavior:** Austin, v.5, n.6, p.649-654, jun. 2010. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.4161/psb.5.6.11398>. Acesso em: maio. 2019.

ZHANG, J. *et al.* Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. **South African Journal of Botany:** Amsterdam, v.105, n.4, p.279-287, jul. 2016. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S025462991630343X>. Acesso em: maio. 2019.

ZHU, J.K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology:** Palo Alto, v.53, n.1, p.247-273, 2002. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329>. Acesso em: ago. 2018.

ZLATEV, Z.; LIDON, F.C. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. **Emirates Journal of Food and Agriculture:** Bulgaria, v.24, n.1, p.57-72, 2012. Disponível em: <http://www.ejfa.me/index.php/journal/article/view/731>. Acesso em: maio. 2019.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As ferramentas utilizadas para determinar o estresse nas plantas foram eficientes em demonstrar a queda da disponibilidade hídrica nos tecidos, detectando o estresse e sua intensidade. Considerando a ecofisiologia das três cultivares de soja sob deficiência hídrica, diferentes estratégias foram seguidas pelos genótipos testados.

O genótipo tolerante (EMB48) economiza e otimiza o transporte de água, mantendo maior conteúdo de água nas folhas, via manutenção dos mecanismos de condução de água. O maior conteúdo relativo de água e, conseqüentemente, maior turgor celular permitiu a manutenção de maiores taxas fotossintéticas e transpiratórias, ou seja, a redução da perda de água se dá por outros mecanismos que não o fechamento estomático. Além disso, esse genótipo também foi eficiente na manutenção da eficiência do Fotossistema II (*Yield* e ETR), reduzindo os teores relativos de clorofila (mecanismo de proteção, visando absorver menos energia). Essa maior tolerância, entretanto, não evitou penalidades no crescimento das plantas (redução no desenvolvimento de novas folhas, menor área foliar e massa seca de parte aérea).

A cultivar BR16, sensível à deficiência hídrica, opostamente a cultivar tolerante, mantém altas taxas de crescimento, com alta eficiência do uso da água. Essa estratégia, contudo, resulta em sintomas mais rápidos e extremos da redução do conteúdo de água do solo. A cultivar CD202, moderadamente tolerante, segue uma estratégia similar à da cultivar BR16, através da manutenção do crescimento sob estresse. Essas estratégias só são adequadas em condições de estresses de baixa intensidade e muito curtos.

O comportamento hiperespectral das cultivares discriminou as diferenças entre os tratamentos hídricos e entre os genótipos, sendo eficiente indicador de deficiência hídrica. Os comprimentos de onda relacionados aos pigmentos foliares e ao conteúdo de água nos tecidos demonstraram as maiores diferenças entre plantas não irrigadas e irrigadas.

Além das curvas de reflectância, os índices de vegetação são importantes ferramentas, simplificando a interpretação do comportamento hiperespectral das plantas. Os índices relacionados aos pigmentos foliares foram capazes de detectar os efeitos da seca, demonstrando o diferencial de tolerância entre as cultivares. Entre os índices relacionados a estresses e ao conteúdo de água, o WBI foi o mais eficiente. Isso demonstra a utilidade dessa ferramenta em estudos de fenotipagem, tornando a avaliação mais rápida.

Assim, fica evidenciado que os genótipos avaliados utilizam diferentes mecanismos para lidar com eventos de deficiência hídrica. A estratégia seguida pelo genótipo tolerante é biologicamente eficiente em manter a sobrevivência da planta, mas é agronomicamente ineficaz, uma vez que diminuiu o crescimento, o que possivelmente leva a redução de produtividade.