



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA
DOUTORADO EM FITOTECNIA

SILVANA FRAGA DA SILVA

**ECOFISIOLOGIA, CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE GENÓTIPOS DE
SOJA SOB ESTRESSE DE ALAGAMENTO**

MOSSORÓ

2022

SILVANA FRAGA DA SILVA

**ECOFISIOLOGIA, CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE GENÓTIPOS DE
SOJA SOB ESTRESSE DE ALAGAMENTO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Doutora em Fitotecnia.

Linha de Pesquisa: Práticas culturais

Orientador: Prof. D. Sc. Aurélio Paes Barros Júnior.

Coorientador: Prof^a. D. Sc. Marcio de Oliveira Martins.

MOSSORÓ

2022

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

F586e Fraga da Silva, Silvana.
ECOFISIOLOGIA, CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE
GENÓTIPOS DE SOJA SOB ESTRESSE DE ALAGAMENTO /
Silvana Fraga da Silva. - 2022.
55 f. : il.

Orientador: Aurélio Paes Barros Júnior.
Coorientador: Marcio de Oliveira Martins..
Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural
do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Fitotecnia, 2022.

1. Glycine max. 2. Fotossíntese. 3. Deficit de
O2. I. Paes Barros Júnior, Aurélio , orient. II.
de Oliveira Martins., Marcio , co-orient. III.
Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade
com AACR2 e os dados fornecidos pelo) autor(a).

Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva
CRB: 15/120

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

SILVANA FRAGA DA SILVA

**ECOFISIOLOGIA, CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE GENÓTIPOS DE
SOJA SOB ESTRESSE DE ALAGAMENTO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Doutora em Fitotecnia.

Linha de Pesquisa: Práticas culturais

Data da defesa: 13 / 12 / 2022.

BANCA EXAMINADORA

Aurélio Paes Barros Júnior, Prof. D. Sc. (UFERSA)
Presidente (Orientador)

Marcio de Oliveira Martins, D. Sc. (UFAC)
Examinador (Coorientador)

Welder de Araújo Rangel Lopes, D. Sc. (AGRICOLA FAMOSA)
Examinador

Ênio Gomes Flôr Souza, D. Sc. (IFAL)
Examinador

João Everthon da Silva Ribeiro, Prof. D. Sc. (UFERSA)
Examinador

Frederico Henrique da Silva Costa, Prof. D. Sc. (UFAC)
Examinador

*A minha vizinha, Francisca Alves Felipe,
meu exemplo de amor e cuidado, que
certamente estaria orgulhosa de ver onde
sua neta chegou (In Memoriam).*

Até um par de asas pode se tornar
um peso quando falta coragem.

Zm.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Vida, por ter colocado boas pessoas no meu caminho que me ajudaram nesta caminhada, pois sem elas eu jamais teria conseguido chegar onde estou.

Às minhas irmãs, Tatiane Fraga e Taiane Fraga, por ser sempre minha base. Sei que viemos unidas nessa vida por um propósito. E aos meus sobrinhos, Isabella e Arthur, que são o amor da vida de titia.

Ao meu pai, Nazareno Felipe da Silva.

As minhas amigas, Kaline Castro e Bruna Aritana, por todo apoio. Sei que posso contar com vocês, sempre.

À Universidade Federal Rural do Semi-árido (UFERSA) e ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia pela oportunidade de realização do curso de doutorado.

À Universidade Federal do Acre (UFAC) por ceder o espaço para realização do experimento.

A EMBRAPA Acre, na pessoa do pesquisador Dr. Falberni de Souza Costa, pela contribuição no projeto e apoio.

A EMBRAPA Clima Temperados, na pessoa da pesquisadora Dra. Claudia Barneche de Oliveira, pela contribuição no projeto e fornecimento das sementes de genótipos de soja.

Ao Prof. Dr. Aurélio Paes Barros Júnior, pela oportunidade de orientação, pelos ensinamentos, pela confiança, por ter acreditado em mim na condução dessa pesquisa e por todo apoio concedido durante o período que passei na UFERSA. Ao Prof. Dr. Marcio de Oliveira Martins, pelos ensinamentos, pela confiança, por ter acreditado em mim na condução dessa pesquisa e por todo apoio concedido durante o período que passei na UFAC.

Ao Dr. Flávio Silveira e ao Dr. Welder Lopes, por toda ajuda, pelos ensinamentos e por suas valiosas amizades.

Aos integrantes do Grupo de Estudos e Pesquisa em Produção Agrícola e Recursos Genéticos Vegetais (GEPPARG), Gisele Santos, Alex Monteiro, Pedro Ramon, Manoel Galdino, José Artur, Valécia Nogueira, Francisco Adênio, Fernanda Larisse, Flávio e Welder, pelos momentos que passamos juntos, por terem sido minha família em Mossoró-RN, por terem tornado até mesmo os momentos difíceis de trabalho em campo, em momentos prazerosos, pelas horas trabalhadas em laboratório, pela convivência, por todo

companheirismo e amizade. A seu Antônio e Flabenio, pela ajuda e todo conhecimento transmitido a cada experimento trabalhado junto.

Ao Grupo de Estudos e Pesquisa do Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Vegetal em Fisiologia Vegetal (LBFV), Barbara, Nubia, Paulo e Yara.

As amigas que fiz na minha passagem por Mossoró-RN, Rayanna Campos e Michely Santos.

Aos membros da banca pelas contribuições e enriquecimento da tese.

À cada pessoa que contribuiu com esse projeto, que contribuiu com meu crescimento no doutorado e pela companhia partilhada durante essa jornada.

GRATIDÃO!

Resumo de tudo que meu coração pode expressar por essa fase da minha vida.

RESUMO

As respostas fisiológicas das plantas sob estresse hídrico é altamente complexa e envolve mudanças deletérias e/ou adaptativas. O alagamento dos solos é o principal estresse ambiental que causa privação de O_2 nas raízes das plantas. A adaptação ou não das plantas a solos com excesso de água é definida a partir da sua capacidade em desenvolver mecanismos para superar as condições. Quando submetidas ao alagamento, algumas plantas podem produzir alterações morfológicas e fisiológicas para melhor se adaptarem ao ambiente e difundir o oxigênio. Diante disso, o objetivo deste trabalho foi avaliar os aspectos ecofisiológicos de genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo nas fases vegetativa e reprodutiva. O delineamento adotado foi o inteiramente casualizado (DIC) com 5 repetições, em arranjo fatorial 3×3 , sendo três genótipos de soja: tolerante, sensível e cv. comercial; e três condições de tratamento hídrico: alagamento do solo por 10 dias no período vegetativo + 10 dias no reprodutivo; alagamento do solo por 10 dias apenas no período reprodutivo, e o tratamento controle, onde manteve-se o solo com 70% da capacidade de campo durante todo ciclo da planta. Durante o ciclo da planta foram realizadas três avaliações quanto a fluorescência da clorofila *a*, fotossíntese e trocas gasosas: depois da inundação do período vegetativo (V2); depois da inundação do período reprodutivo (R2) e dez dias após a drenagem da água da inundação (recuperação). Ao final do experimento, foram avaliados o conteúdo relativo de água, dano de membrana, teores de clorofilas *a*, *b*, total e carotenoides, acúmulo e alocação de matéria seca nos órgãos da planta. Os genótipos tolerante e sensível sofreram redução da taxa fotossintética e condutância estomática ao serem submetidos ao estresse hídrico na fase reprodutiva. Entretanto, no estresse na fase vegetativa, apenas os mesmos genótipos reduziram a eficiência quântica atual e a taxa de transporte de elétrons e não apresentaram recuperação para estas variáveis. Houve redução do conteúdo relativo de água para os genótipos sensível e tolerante no vegetativo/reprodutivo e no reprodutivo, enquanto para o cv. comercial não teve diferença. As membranas celulares apresentam maiores danos para o genótipo sensível na vegetativa/reprodutiva e para o sensível e local no período reprodutivo. O genótipo tolerante não apresentou redução do teor de clorofilas *a*, *b* e total, enquanto o sensível e comercial foram fortemente afetados. A matéria seca nas folhas e raízes foram menores para o tolerante e sensível ao serem submetidos ao estresse no estágio R2, e para a produção de grão, os três genótipos foram afetados tanto na fase vegetativa/reprodutiva como somente na reprodutiva. Foi observado para o tolerante, sensível e comercial, menor investimento de biomassa para a produção de grãos e maior alocação de massa seca no caule. Para a raiz, que é o órgão da planta em contato direto com a água, somente o genótipo sensível apresentou menor incremento. Entre os três genótipos avaliados, a cv. comercial teve melhor desempenho do que os demais, sob condições de alagamento do solo. Assim, os genótipos, tolerante e sensível são mais susceptíveis ao estresse, enquanto o comercial mostra-se ser mais adaptado e tolerante, visto que apresenta mecanismos para superar o meio.

Palavras-chave: *Glycine max*. Fotossíntese. Deficit de O_2 .

ABSTRACT: The physiology of plant response to water stress is highly complex and involves deleterious and/or adaptive changes. Soil flooding is the main environmental stress that causes O₂ deprivation in plant roots. The adaptation or not of plants to soils with excess water is defined based on their ability to develop mechanisms to overcome the conditions. When subjected to flooding, some plants can produce morphological and physiological changes to better adapt to the environment and diffuse oxygen. Therefore, the objective of this work was to evaluate the morphological and physiological aspects of soybean genotypes subjected to soil flooding in the vegetative and reproductive phases. The design adopted was completely randomized (DIC) with 5 replications, in a 3 x 3 factorial arrangement, with three soybean genotypes: tolerant, sensitive and cv. commercial; and three water treatment conditions: soil flooding for 10 days in the vegetative period + 10 days in the reproductive period; soil flooding for 10 days only in the reproductive period, and the control treatment, where the soil was maintained at 70% of CC throughout the plant cycle. During the plant cycle, three evaluations were carried out regarding chlorophyll a fluorescence, photosynthesis and gas exchange: after the flooding of the vegetative period (V2); after the flood of the reproductive period (R2) and ten days after the drainage of the flood water (recovery). At the end of the experiment, the relative water content, membrane damage, chlorophyll a, b, total and carotenoid contents, accumulation and allocation of dry mass in plant organs were evaluated. The tolerant and sensitive genotypes suffered a reduction in the photosynthetic rate and stomatal conductance when submitted to water stress in the reproductive phase. However, under stress in the vegetative phase, only the same genotypes reduced the current quantum efficiency and the electron transport rate and did not show recovery for these variables. There was a reduction in the relative water content for the sensitive and tolerant genotypes in the vegetative/reproductive and in the reproductive, while for the local there was no difference. Cell membranes show greater damage to sensitive membranes in the vegetative/reproductive period and to sensitive and local membranes in the reproductive period. The tolerant genotype showed no reduction in chlorophyll a, b and total content, while the sensitive and local genotypes were strongly affected. Dry mass in leaves and roots were lower for the tolerant and sensitive to being subjected to stress in the R2 stage of soybean and for grain production, the three genotypes were affected both in the vegetative/reproductive phase and only in the reproductive phase. It was observed for the tolerant, sensitive and local, lower investment of biomass for grain production and greater allocation of dry mass in the stem. For the root, which is the plant organ in direct contact with water, only the sensitive genotype showed a smaller increase. Thus, the tolerant and sensitive genotypes are more susceptible to stress, while the local one is more adapted and tolerant, since it has mechanisms to overcome the environment.

Keywords: *Glycine max.* Photosynthesis. O₂ deficit

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1 - Fotossíntese de três genótipos nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Condutância estomática nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo.....24
- Figura 2 - Transpiração foliar de três genótipos nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e concentração intercelular de CO₂ nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo.....26
- Figura 3 - Eficiência do uso da água (EUA) de três genótipos V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Eficiência de carboxilação nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo.....28
- Figura 4 - Eficiência quântica atual de três genótipos nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Eficiência quântica potencial nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo.....30
- Figura 5 - Quenching não-fotoquímico (NPQ) de três genótipos nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Taxa de transporte de elétrons (ETR) nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo.....32

CAPÍTULO 2

Figura 1	-	Conteúdo relativo de água (A) e dano de membrana (B) em genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo.....	44
Figura 2	-	Clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo.....	46
Figura 3	-	Imagens dos genótipos sensível, tolerante e cv. Comercial (local) ao final do experimento, após serem submetidas a inundação do solo nas fases vegetativa/reprodutiva e reprodutiva.....	48
Figura 4	-	Produção de massa seca na folha (A), raiz (B), caule (C) e grão (D) em genótipos de soja submetidos ao estresse por alagamento do solo.....	49

LISTA DE TABELA

CAPÍTULO 2

Tabela 1	-	Alocação de massa seca na folha, raiz, caule e grão de genótipos de soja, tolerante (A), sensível (B) e local (C), submetidas ao estresse por alagamento do solo.....	50
----------	---	---	----

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 1: ECOFISIOLOGIA DE GENÓTIPOS DE SOJA SUBMETIDAS AO ESTRESSE POR ALAGAMENTO DO SOLO	17
RESUMO	17
ABSTRACT	17
1. INTRODUÇÃO	18
2. MATERIAL E MÉTODOS	19
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
4. CONCLUSÕES	32
REFERÊNCIAS	33
CAPÍTULO 2: MORFOFISIOLOGIA DE GENÓTIPOS DE SOJA EM CONDIÇÕES DE ESTRESSE POR ALAGAMENTO DO SOLO	38
RESUMO	38
ABSTRACT	38
1. INTRODUÇÃO	39
2. MATERIAL E MÉTODOS	41
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	43
4. CONCLUSÕES	52
REFERÊNCIAS	53

INTRODUÇÃO GERAL

O fato da soja [*Glycine max* (L.) Merrill] ser o alimento mais utilizado mundialmente na alimentação humana e animal, tornou-a uma cultura dominante, e, portanto, é cultivada em todos os continentes (USDA, 2019). Sendo uma excelente fonte de proteína e lipídio, além de ser fonte de carboidratos e outros materiais funcionais, como antocianinas, isoflavonas, saponinas e fibras dietéticas (GARCIA et al., 2020).

O avanço do agronegócio na Amazônia Legal, em especial da soja, é resultado de um conjunto de aspectos não somente nacional que alavancaram o agronegócio sojícola. Porém vale destacar também o papel do mercado mundial como a demanda por *commodities* de soja que aqueceu o mercado brasileiro proporcionando a expansão da fronteira agrícola da soja em várias regiões do país. Nas últimas décadas essa expansão tem sido expressamente notória no maior bioma brasileiro, o amazônico (ARAÚJO, 2022).

Na Amazônia brasileira, localizada na região Norte do país, é comum acontecimento de eventos climáticos como chuvas extremas que ocasionam a elevação do lençol freático e consequentemente a inundação do solo, tanto em áreas urbanas como rurais. O alagamento é um estresse ambiental em vários ecossistemas do mundo todo, especialmente em áreas com lençol freático alto ou pobre drenagem. Quando ocorre em campos agrícolas, pode limitar severamente a produção de culturas, causando privação de oxigênio (hipoxia) para as raízes, o que desencadeia mudanças metabólicas na planta inteira, afetando processos essenciais (GARCIA et al., 2020).

O Brasil, situa-se em uma região susceptível devido às mudanças climáticas (IPCC, 2014), entre elas, um aumento considerável no número de inundações registrado nas últimas seis décadas (BAILEY-SERRES et al., 2014). Associado a isso, há no país vários ambientes sujeitos a inundações, como na floresta amazônica, o Pantanal e os chamados solos de várzea, resultantes de um alagamento periódico na época das chuvas ou em cheias de rios. Em nível nacional, aproximadamente 28 milhões de hectares de solos estão sujeitos ao encharcamento (MAGALHÃES et al., 2005).

Quando encharcado, os poros do solo ficam saturados com água e ocorre respiração microbiana, resultando em privação de oxigênio (O_2) para as raízes das plantas (LIMAMI et al., 2014), pois o nível de difusão de O_2 na água é 10.000 vezes menor do que no ar. Essa escassez de O_2 é caracterizada por hipoxia ($0\% < O_2 < 20,9\%$) (BAILEY-SERRES e VOESENEK, 2008), que leva à inibição da fosforilação oxidativa mitocondrial e diminuição da produção de ATP (VAN DONGEN e LICAUSI, 2015).

As culturas apresentam diferentes tolerâncias ao excesso de umidade do solo. Espécies, como o arroz e algumas gramíneas, se desenvolvem normalmente em solos inundados. Por outro lado, outras apresentam um comportamento variável em relação à falta de oxigênio. A tolerância à inundação do solo, pode estar relacionada com a capacidade das plantas em desenvolverem sistemas de raízes adventícias, aerênquimas, espaços intracelulares maiores (WRIGHT et al., 2017).

Diante da escassez de oxigênio no solo, as plantas desenvolveram uma ampla gama de respostas características que parecem reduzir o impacto do estresse. Várias dessas aclimações às vezes podem ser encontradas juntas. Por exemplo, as plantas podem desenvolver características morfológicas e bioquímicas que são constitutivas ou induzidas pelo evento de inundação. Várias respostas anatômicas facilitam o transporte interno de oxigênio por difusão ou, às vezes, por fluxo de massa. Isso permite que os órgãos subterrâneos evitem o desenvolvimento de interiores anaeróbicos (HONÓRIO et al., 2021).

Os efeitos negativos da inundação no desempenho individual da planta resultam principalmente da troca gasosa restrita devido à lenta difusão do gás na água em comparação com o ar, bem como baixas intensidades de luz em águas turvas de inundação (SASIDHARAN e VOESENEK, 2015). Isso leva a uma crise de energia e carboidratos nos tecidos vegetais o que reduz o crescimento da planta, e, em última análise, a sobrevivência (MOMMER et al., 2006).

Diante disso, pode-se diferir as espécies de plantas pela sua capacidade de sobreviver aos efeitos adversos da inundação como resultado de diferenças constitutivas e induzidas nas características das plantas, como altura da planta, produção de aerênquima, raízes adventícias, modificações da anatomia foliar, aumento do alongamento da parte aérea, hiponastia, barreiras contra a perda radial de oxigênio e armazenamento de amido (VOESENEK e BAILEY-SERRES, 2015). Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar os aspectos ecofisiológicos de genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo nas fases vegetativa e reprodutiva.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, R. A. **Amazônia brasileira: um estudo do agronegócio da soja no Pará no período de 2008 a 2018**. revistaea.org/artigo.php?idartigo=4063
- BAILEY-SERRES, J.; COLMER, T.D. Plant tolerance of flooding stress – recent advances. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, p. 2211-2215, 2014.
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 313-339, 2008.
- GARCIA, N.; SILVA, C. J.; COCCO, K. L. T.; POMAGUALLIA, D.; OLIVEIRA, F. K.; SILVA, J. V. L.; OLIVEIRA, A. C. B.; AMARANTE, L. Waterlogging tolerance of five soybean genotypes through different physiological and biochemical mechanisms. **Environmental and Experimental Botany**, 172, 2020.
- HONÓRIO, A. B. M.; DE-LA-CRUZ-CHACON, I.; MARTÍNEZ-VÁZQUEZ, M.; SILVA, M. R.; CAMPOS, F. G.; MARTIN, B. C.; SILVA, G. C.; BOARO, C. S. F.; FERREIRA, G. Impact of Drought and Flooding on Alkaloid Production in *Annona crassiflora* Mart. **Horticulturae**, 2021.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. 2014. Disponível em: http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg2/WGIIAR5-PartA_FINAL.pdf. Acesso em 08 de novembro de 2022.
- LIMAMI, A.; DIAB, H.; LOTHIER, J. Nitrogen metabolism in plants under low oxygen stress. **Planta**, v. 239, p. 531-41, 2014.
- MAGALHÃES, P. C. et al. Avaliação dos ciclos de seleção da variedade BRS 4154 – Saracura para tolerância ao encharcamento do solo. **Embrapa Clima Temperado. Circular Técnica**, 67p. 2005.
- MOMMER, L.; LENSSEN, J. P. M.; HUBER, H.; VISSER, E. J. W. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. **Journal of Ecology** 2009,94: 1117– 1129.
- SASIDHARAN, R.; VOESENEK, L. 2015. Ethylene-mediated acclimations to flooding stress. **Plant Physiology** 169: 3– 12.

United States Department of Agriculture, 2019. **World Agricultural Production**. Retrieved from. <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf>.

VAN DONGEN, J.T.; LICAUSI, F. Oxygen sensing and signalling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 66 (in press), 2015.

VOESENEK, L. A. C. J.; BAILEY-SERRES, J. Flood adaptive traits and processes: an overview. **New Phytologist** 2015, 206: 57– 73.

WRIGHT, A. J.; KROON, H.; VISSER, E. J.; BUCHMANN, T.; EBELING, A. et al. Plants are less negatively affected by flooding when growing in species-rich plant communities. **New Phytologist** (2017) 213:645–656.

CAPÍTULO 1

ECOFISIOLOGIA DE GENÓTIPOS DE SOJA SUBMETIDOS AO ESTRESSE POR ALAGAMENTO DO SOLO

RESUMO: Com chuvas fortes e prolongadas os campos de soja podem experimentar condições de inundação ou saturação, principalmente em região com precipitação intensa, como a região Norte do Brasil. As inundações são o segundo maior estresse abiótico e a soja é uma cultura sensível ao excesso de água no solo. O objetivo desse trabalho foi avaliar as respostas fotossintéticas de dois genótipos e uma cultivar comercial de soja submetidas ao alagamento do solo. Foram avaliados dois genótipos contrastantes, um sensível e outro tolerante a hipoxia, e uma cultivar comercial plantada por produtores locais no Acre, Brasil. O delineamento adotado foi o inteiramente casualizado (DIC) com 5 repetições, em arranjo fatorial 3 x 3, sendo três genótipos de soja: tolerante, sensível e cv. comercial; e três condições de tratamento hídrico: alagamento do solo por 10 dias no período vegetativo + 10 dias no reprodutivo; alagamento do solo por 10 dias apenas no período reprodutivo, e o tratamento controle, onde manteve-se o solo com 70% da capacidade de campo durante todo ciclo da planta. Foram realizadas três avaliações quanto a fluorescência da clorofila *a*, fotossíntese e trocas gasosas: depois da inundação do período vegetativo (V2); depois da inundação do período reprodutivo (R2) e dez dias após a drenagem da água da inundação (recuperação). Os genótipos tolerante e sensível sofreram redução da taxa fotossintética e condutância estomática ao serem submetidos ao estresse hídrico na fase reprodutiva. Entretanto, no estresse na fase vegetativa, apenas os genótipos tolerante e sensível reduziram a eficiência quântica atual e a taxa de transporte de elétrons, e no momento de inundação na reprodutiva todos sofreram alterações e não apresentaram recuperação para estas variáveis. Quanto ao *quenching* não-fotoquímico, somente o sensível aumentou a taxa, nos estresses nos estádios V2/R2 e no R2. Conclui-se que a cv. Comercial, local, é mais adaptada as condições alagamentos do solo, por apresentar melhores respostas fisiológicos de adaptação.

PALAVRAS-CHAVE: *Glycine max*. Estresse hídrico. Trocas gasosas.

ABSTRACT: With heavy and prolonged rains, soybean fields can experience flooding or saturation conditions, especially in regions with intense precipitation, such as the North region of Brazil. Floods are the second major abiotic stress and soybeans are sensitive to excess water in the soil. The objective of this work was to evaluate the photosynthetic responses of two genotypes and a commercial soybean cultivar subjected to soil flooding. Two contrasting genotypes, one sensitive and one tolerant to hypoxia, and a commercial cultivar planted by local growers in Acre, Brazil, were evaluated. The design adopted was completely randomized (DIC) with 5 replications, in a 3 x 3 factorial arrangement, with three soybean genotypes: tolerant, sensitive and cv. commercial; and three water treatment conditions: soil flooding for 10 days in the vegetative period + 10 days in the reproductive period; soil flooding for 10 days only in the reproductive period, and the control treatment, where the soil was maintained at 70% of CC throughout the plant cycle. During the plant cycle, three evaluations were carried out regarding chlorophyll *a* fluorescence, photosynthesis and gas exchange: after the flooding of the vegetative period (V2); after the flood of the reproductive period (R2) and ten days after the drainage of the flood water (recovery). The tolerant and sensitive genotypes suffered a reduction in the

photosynthetic rate and stomatal conductance when submitted to water stress in the reproductive phase. However, under stress in the vegetative phase, only the tolerant and sensitive genotypes reduced the current quantum efficiency and the electron transport rate, and at the moment of flooding in the reproductive phase, all of them suffered alterations and did not show recovery for these variables. As for the non-photochemical quenching, only the sensitive one increased the rate, in the stresses in the V2/R2 and in the R2 stages. It is concluded that the local commercial cultivar is more adapted to soil flooding conditions, as it presents better physiological responses of adaptation to soil flooding conditions.

KEYWORDS: *Glycine max*. Hydrical stress. Gas exchange.

1. INTRODUÇÃO

A Região Amazônica possui o clima distribuído de maneira a caracterizar duas épocas distintas: a seca e a chuvosa, com total de chuvas que variam de 1.400 a 3.500 mm por ano (INPE). Os dois extremos climáticos não são favoráveis para a produção agrícola, a primeira é provavelmente o maior limitador ao desenvolvimento da agricultura e a segunda, também é um fator limitante e preocupante para a produção de alimentos, pois afeta a capacidade das plantas de crescer e se desenvolver, podendo ocasionar à morte, por anoxia (FAO, 2015).

Devido ao crescimento populacional, mudanças climáticas, degradação do solo e poluição, a atual terra arável está diminuindo, em razão da grande pressão sobre a oferta global de alimentos, resultando na entrada de culturas agrícolas em região antes não explorada, como ao norte do Brasil (MOURTZINIS e CONLEY, 2017). A exploração de áreas alagadas com espécies de importância econômica depende da identificação não somente de plantas que possam sobreviver à inundação do solo, mas que também proporcionem rendimentos capazes de trazer retorno econômico e, assim, a cultura da soja aparece excelente alternativa (FANTE et al., 2010).

A soja [*Glycine max* (L.) Merr.] é uma espécie considerada sensível ao excesso de água no solo, em condições de inundação pode resultar desde ao não desenvolvimento da planta, a baixa produtividade e qualidade de grão, até a morte. A produção de soja sob alagamento poderia ser sustentada pelo desenvolvimento de cultivares tolerantes a enchentes por meio de programas de melhoramento (ZHOU et al., 2021). A hipoxia ou a anoxia sofrida pelo sistema radicular altera o metabolismo celular, provocando queda imediata na respiração das raízes das plantas (LIAO e LIN, 2001). Quando o solo se torna hipóxico, devido ao alagamento, as raízes são submetidas a uma condição de estresse e,

desse modo, as plantas respondem com maior ou menor eficiência, permitindo a distinção de espécies e/ou cultivares tolerantes e intolerantes (BATISTA et al., 2008).

O excesso de precipitação pode levar ao encharcamento do solo, que gera diferentes impactos nas plantas, com algumas espécies morrendo rapidamente, enquanto outras são capazes de se aclimatar e sobreviver em tais condições (HONÓRIO et al., 2021). O estresse por inundação reduz o suprimento de oxigênio para os tecidos das plantas submersas, de modo que as plantas têm estratégias para compensar as condições anaeróbicas do solo (WITTMANN et al., 2013).

No geral, as plantas apresentam uma variedade de respostas morfofisiológicas para lidar com períodos prolongados de inundação, como o desenvolvimento de raízes adventícias, aerênquima e lenticelas hipertrofiadas, reduz as trocas gasosas e aumenta as reservas de carboidratos nas raízes (PIMENTEL et al., 2014; ARGUS et al., 2015; MARCÍLIO et al., 2019). Além de reduzir drasticamente o desempenho fisiológico da planta, a produtividade e a qualidade dos frutos. Uma resposta precoce ao encharcamento, especialmente em espécies de culturas sensíveis como a soja, é a redução da absorção de água no sistema radicular, desencadeando diversas alterações na planta. Diante disso, avaliar as respostas fotossintéticas de dois genótipos e uma cultivar comercial de soja submetidas ao alagamento do solo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado na horta experimental da Universidade Federal do Acre (UFAC), localizada na cidade de Rio Branco - Acre, nos meses de novembro de 2020 a fevereiro de 2021.

O delineamento adotado foi o inteiramente casualizado (DIC) com 5 repetições, em arranjo fatorial 3 x 3, sendo três genótipos de soja: tolerante, sensível e cv. comercial; e três condições de tratamento hídrico: alagamento do solo por 10 dias no período vegetativo + 10 dias no reprodutivo; alagamento do solo por 10 dias apenas no período reprodutivo, e o tratamento controle, onde manteve-se o solo com 70% da capacidade de campo durante todo ciclo da planta.

Foram utilizados três genótipos de soja contrastantes em relação à tolerância ao encharcamento do solo, sendo um cultivar comercial (75I77RSF IPRO), plantada por produtores rurais do estado do Acre e duas linhagens provenientes do Programa de Melhoramento Genético de Soja da EMBRAPA Clima Temperado, PELBR15-7016 e PELBR17-46, considerados tolerante e sensível ao alagamento do solo, respectivamente.

A capacidade de campo para os tratamentos hídricos foi estabelecida previamente como o conteúdo de água retido pelo substrato seco após sofrer saturação e posterior drenagem do excesso. A massa de água retida no substrato foi considerada como 100% da capacidade de campo (CAIRO, 1995). A partir desse parâmetro foi estabelecido 70% da CC para a irrigação dos vasos. A manutenção da irrigação foi realizada por meio da pesagem diária dos vasos e com a devida reposição do volume de água transpirada, utilizando-se uma balança digital (ELGIN DP-15 Plus).

A semeadura ocorreu em vasos com capacidade de 8 L, contendo substrato de mistura de terra vegetal e areia lavada, na proporção de 1:1. Com auxílio de uma balança foi pesado 1 kg de brita e colocado no fundo dos vasos e posteriormente foi adicionado mais 8 kg do substrato. Previamente a semeadura, realizou-se a inoculação das sementes com produto comercial Inoculante Turfoso Masterfix Soja na dose 100 g/50 kg de sementes, na concentração de 5×10^9 unidades formadoras de colônias (UFC) de *Bradyrhizobium japonicum* e *B. elkanii* por grama.

Durante o ciclo da planta, até o estágio V2, segundo nó, de acordo com Ritchie et al. (1982), os vasos foram mantidos com 70% da capacidade de campo.

Os tratamentos consistiram em controle (sem aplicação de estresse) e estressado, caracterizado pela saturação do solo, com aplicação e manutenção de lâmina de água, de aproximadamente 3 cm acima da superfície do solo, por um período de dez dias e, posteriormente, drenagem da lâmina de água.

A aplicação da lâmina de água foi realizada em dois momentos da planta. No estágio fenológico V2, repetindo-se nas mesmas parcelas, posteriormente por mais dez dias no estágio R2, conforme descrito por Ritchie et al. (1982). Outras parcelas receberam a inundação do substrato somente no estágio R2, por dez dias. No tratamento controle, as plantas ficaram submetidas às condições de disponibilidade hídrica de 70% da capacidade de campo durante todo o ciclo da planta, com irrigação diária suplementar em caso de déficit hídrico.

Durante o ciclo da planta foram realizadas três avaliações fisiológicas:

Medida 1 – Depois da inundação do período vegetativo (V2);

Medida 2 – Depois da inundação do período reprodutivo (R2);

Medida 3 – Dez dias após a drenagem da água da inundação (recuperação).

A análise de fotossíntese e as trocas gasosas foram realizadas utilizando-se um analisador de gás no infravermelho – IRGA, modelo Li-6400XT (LI-COR Inc., CA, EUA). Em cada medida, foram acessados a fotossíntese líquida (P_N , em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a

condutância estomática (g_s , em $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a transpiração foliar (E , em $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a pressão parcial de CO_2 (C_i , em Pa). Para tanto, foi utilizada a parte mediana do folíolo. Nas referidas medidas, a temperatura da câmara foi mantida em 28°C , a concentração de CO_2 externa (referência) mantida à 400 ppm e a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativa (PPFD) na folha foi mantida em $1200 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A partir dos dados coletados foi obtido a eficiência do uso da água (EUA), calculado a partir da razão de P_N para E (VU & ALLEN Jr., 2009) e a eficiência de carboxilação (EC) como a razão de P_N para C_i (SATO et al., 2010).

Ao mesmo tempo das medidas de trocas gasosas, foram avaliados parâmetros relacionados a fluorescência da clorofila a . Para tanto, utilizou-se um fluorômetro acoplado ao IRGA, modelo Li-6400-40 (Li-Cor Inc., Lincoln, EUA). Dessa forma, os seguintes parâmetros foram acessados:

- (a) Eficiência quântica atual do fotossistema II: $[\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m']$;
- (b) Quenching fotoquímico: $[qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')]$;
- (c) Taxa aparente de transporte de elétrons: $[ETR = ((F_m' - F_s)/F_m') \times \text{PPFD} \times 0.5 \times 0.85]$;
- (d) Eficiência quântica potencial do fotossistema II (após 30 minutos em condições de escuro): $[F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m]$;
- (e) Quenching não-fotoquímico: $[NPQ = (F_m - F_m')/F_m']$;
- (f) A energia relativa em excesso (EXC) foi calculada como $EXC = [(F_v/F_m) - (\Delta F/F_m')]/(F_v/F_m)$.

Para avaliação de ETR, 0,5 usou-se como a fração de energia de excitação distribuída para o fotossistema II em plantas C3 e 0,85 como a fração de luz absorvida pelas folhas e PPFD como a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos. F_m e F_o são, respectivamente, fluorescência máxima e mínima de folhas adaptadas ao escuro; F_m' e F_s são, respectivamente, fluorescência máxima e em equilíbrio dinâmico em folhas adaptadas ao claro e F_o' é a fluorescência mínima após iluminação no vermelho-distante de folhas previamente expostas à luz (GENTY et al., 1989; SCHREIBER et al., 1994; SILVA et al., 2010).

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e, quando houve diferença significativa a 5% de probabilidade, foi realizado um teste de Tukey para comparação das médias, com auxílio do *software* estatístico SISVAR 5.0 (FERREIRA 2014).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A taxa fotossintética foi afetada pelos tratamentos hídricos aplicados. Nas condições de alagamento do solo no período vegetativo da planta, no estágio V2, a fotossíntese líquida (P_N) foi reduzida 37% no genótipo tolerante, enquanto o sensível e o local não sofreram alterações (Fig. 1A). Comportamento semelhante ocorreu com os tratamentos aplicados no período reprodutivo, estágio R2, tanto para as parcelas que receberam estresse no vegetativo/reprodutivo como para as que foram submetidas somente no reprodutivo. O genótipo comercial, não apresentou redução da taxa fotossintética, enquanto, os demais foram fortemente afetados. O tolerante teve redução de 54% ao ser submetido ao alagamento do solo nas fases vegetativa/reprodutiva e 50% na reprodutiva; e o sensível foi o genótipo que apresentou maior redução, de 55% (V2R2) e 70% (R2) em relação as plantas controles (Fig. 1B). Na recuperação, todos os genótipos apresentaram redução da taxa fotossintética, no entanto, a tolerante e sensível foram os que tiveram menores valores (Fig. 1C).

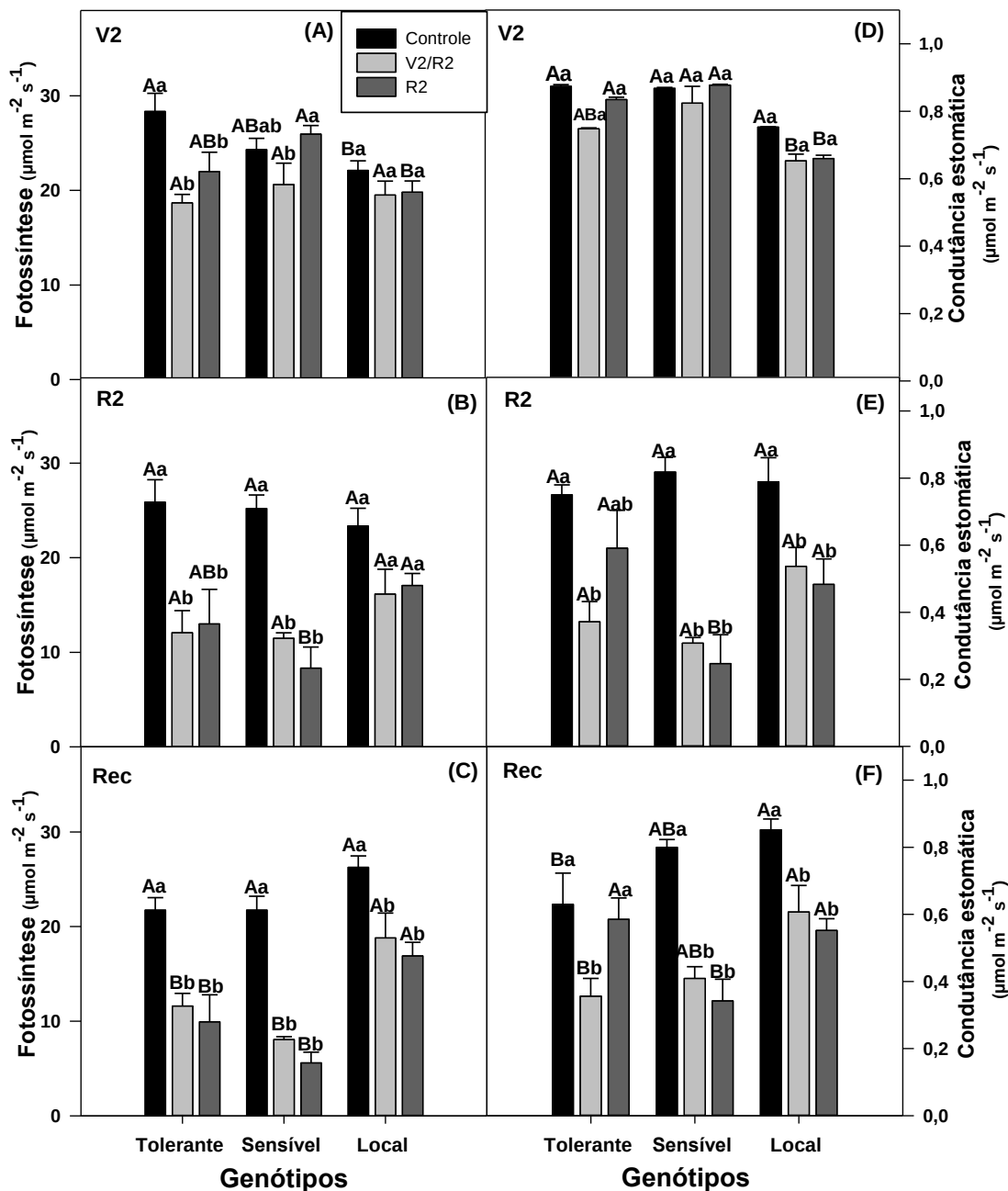


Figura 1 - Fotossíntese de três genótipos de soja nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e condutância estomática nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre genótipos dentro das mesmas condições e diferentes letras minúsculas indicam diferença entre os tratamentos hídricos dentro do mesmo genótipo, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

A condutância estomática apresentou alteração nos genótipos comercial no tratamento hídrico na fase vegetativa (Fig. 1D) e no sensível no período reprodutivo (Fig. 1E). Na primeira fase de tratamento hídrico não houve interferência na atividade dos

estômatos, entretanto, quando o estresse foi aplicado na fase reprodutiva da soja, afetou-os fortemente, com redução de 51% e 21 % na V2R2 e R2, respectivamente, no cultivar genótipo tolerante, de 63% (V2R2) e 71% (R2) no sensível e 32% (V2R2) e 38% (R2) no local (Fig. 1E). Quanto a avaliação de recuperação, as plantas apresentaram comportamento semelhante ao da fase reprodutiva.

Durante o período de estresse hídrico, é comum as plantas adotarem medidas para enfrentar ou tolerar o estresse que lhes é aplicado. O fechamento estomático é um mecanismo bastante utilizado para impedir ou reduzir a condutância estomática nas folhas. Na Figura 1 observa-se que os três genótipos utilizados neste estudo reduziram a abertura estomática ao serem submetidos ao estresse hídrico na fase reprodutiva (R2) da soja e na recuperação, alterando as trocas gasosas e consequentemente a fotossíntese. A alteração da condutância é uma das primeiras respostas ao estresse. Isso ocorre como um mecanismo de defesa para reduzir a perda de água pelas folhas para a atmosfera, pois a absorção de água pelas raízes torna-se mais difícil (SOUSA et al., 2016).

Relacionado a abertura e fechamento dos estômatos, a fotossíntese líquida, foi fortemente afetada pelos estresses hídricos nos genótipos tolerante e sensível nos dois momentos de inundação (vegetativo/reprodutivo e reprodutivo). Apesar do genótipo comercial ter reduzido a condutância estomática sob condições de inundação do solo, não houve redução da taxa fotossintética (Fig. 1E). Resultado semelhante encontrado por Garcia et al. (2020) em que houve redução da taxa fotossintética em genótipos de soja sob o alagamento por dois dias. Alternativamente, a diminuição dos valores de fotossíntese em plantas submetidas ao encharcamento do solo pode estar relacionada à limitação estomática causada pelo fechamento estomático (TIAN et al., 2019).

Os tratamentos hídricos não afetaram a transpiração foliar dos genótipos de soja na fase vegetativa (V2). Quanto aos genótipos, somente o comercial apresentou redução (Fig. 2A). Após o estresse no período reprodutivo, o sensível mostrou menor transpiração em relação aos demais, e ao ser submetido aos tratamentos por inundação do solo, teve redução na transpiração de 40% e 55% em relação ao controle, no vegetativo/reprodutivo e vegetativo respectivamente. Enquanto o tolerante sofreu alteração no estágio V2/R2 (36%) e o comercial manteve-se indiferente aos estresses (Fig. 2B). Na recuperação, permaneceu-se o comportamento da transpiração foliar para os genótipos tolerante e sensível, no entanto, o comercial teve redução de 20% (Fig. 2C).

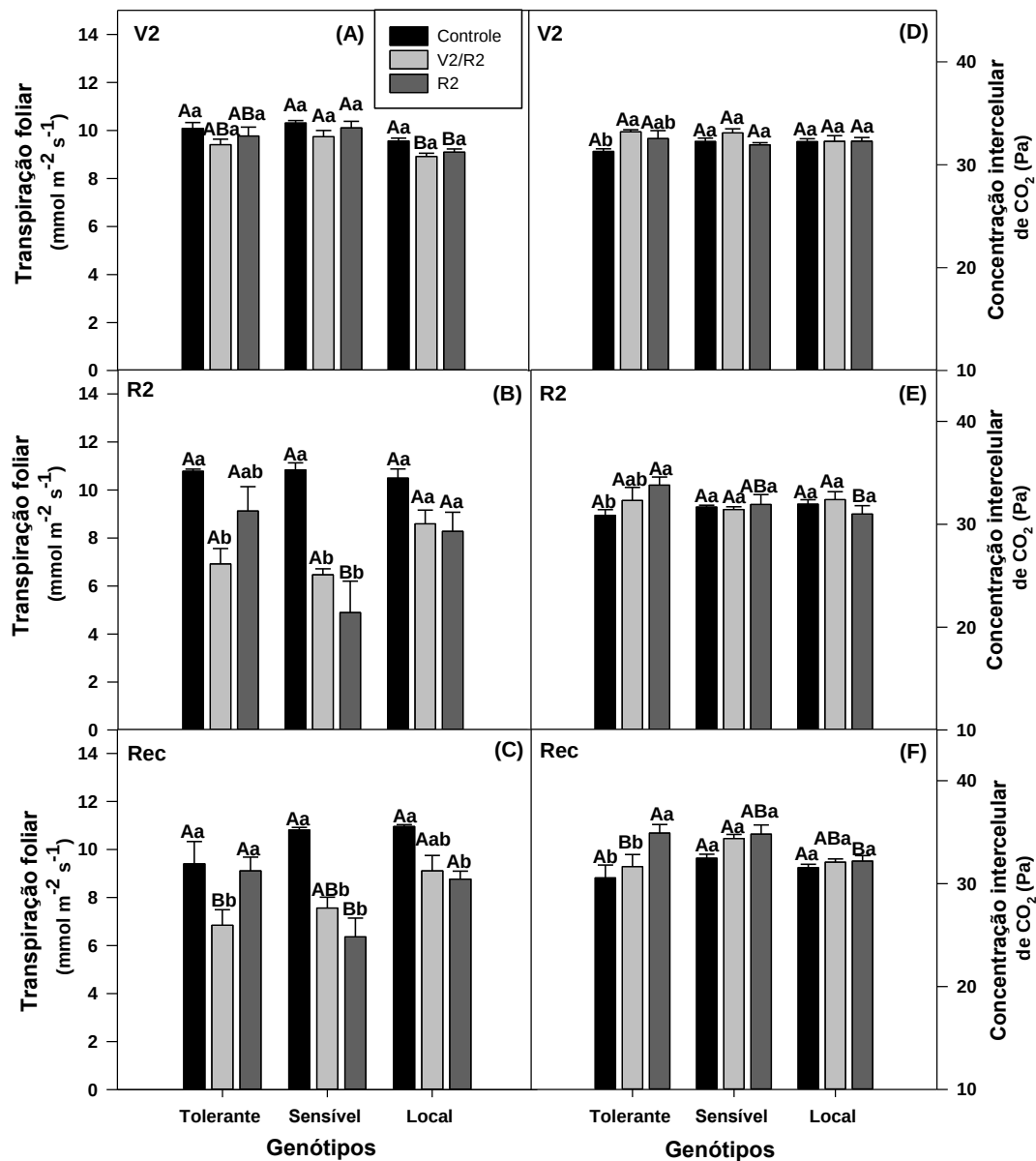


Figura 2 – Transpiração foliar de três genótipos de soja nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e concentração intercelular de CO₂ nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre genótipos dentro das mesmas condições e diferentes letras minúsculas indicam diferença entre os tratamentos hídricos dentro do mesmo genótipo, pelo teste Tukey (P<0,05).

Observa-se aumento na concentração interna de CO₂ no genótipo tolerante nos períodos de estresse hídrico vegetativo (Fig. 2D), reprodutivo (Fig. 2E) e também na recuperação (Fig. 2F), de 10%, 6% e 15% respectivamente. Os genótipos, sensível e comercial não apresentaram diferenças estatísticas para os tratamentos hídricos. No

alagamento somente na fase reprodutiva e na avaliação de recuperação da planta, a comercial foi a variedade que mostrou concentração de CO₂.

Várias respostas adaptativas são iniciadas pelas plantas como um mecanismo para aliviar as consequências da deficiência de oxigênio durante inundações ou alagamentos (BAILEY-SERRES et al., 2012; KREUZWIESER e RENNENBERG, 2014). Em particular, existem muitas alterações metabólicas que podem conferir tolerância de certas espécies às condições hipóxicas. No entanto, as alterações específicas e a extensão em que ocorrem podem diferir entre os genótipos submetidos à hipoxia, como pôde-se observar na Figura 2, o genótipo sensível reduziu a transpiração foliar no tratamento hídrico na fase reprodutiva (Fig. 2B) sem afetar a concentração interna de CO₂ (Fig. 2E), enquanto o tolerante teve menor transpiração foliar e aumentou a concentração de CO₂ e o comercial não houve diferença entre os tratamentos.

Segundo Borella et al. (2017) as plantas realizam diversas alterações morfológicas e fisiológicas, além das bioquímicas, em resposta ao alagamento como mecanismo para reduzir a necessidade metabólica de energia e aumentar a disponibilidade de oxigênio para os tecidos submersos. Todos estes ajustamentos estão subjacentes a uma importante estratégia de sobrevivência à hipóxia (ANTÔNIO et al., 2016). O mecanismo realizado pelo genótipo tolerante de aumentar a concentração interna de CO₂ sob condições de estresse por excesso hídrico no solo, reafirma sua adaptação a esses ambientes. Pois, uma alta demanda de carbono é necessária para manter o metabolismo operando durante condições hipóxicas (BARICKMAN et al., 2019). Aparentemente, o aumento do fluxo de carbono surge para manter a glicólise enquanto a síntese de produtos de armazenamentos é negativamente afetada (BORELLA et al., 2014).

Não houve diferença estatística no uso eficiente da água e na eficiência de carboxilação para o genótipo comercial nos dois períodos de inundação do solo, V2/R2 e R2. O tratamento hídrico reduziu 39% do uso eficiente da água no genótipo tolerante na fase vegetativa (Fig. 3A) e 43% na reprodutiva (Fig. 3B) da soja. Os genótipos provenientes do programa de melhoramento genético mostraram-se ineficientes na recuperação do uso da água, o sensível manteve redução de 47% no estresse nos estádios V2/R2 e 55% no R2; e o tolerante apresentou recuperação somente na fase vegetativa/reprodutiva (Fig. 3C). Esses mesmos genótipos nas condições de alagamento do solo foram fortemente afetados na eficiência de carboxilação (Fig. 3E), e permanecendo nessas mesmas condições na avaliação de recuperação (Fig. 3F).

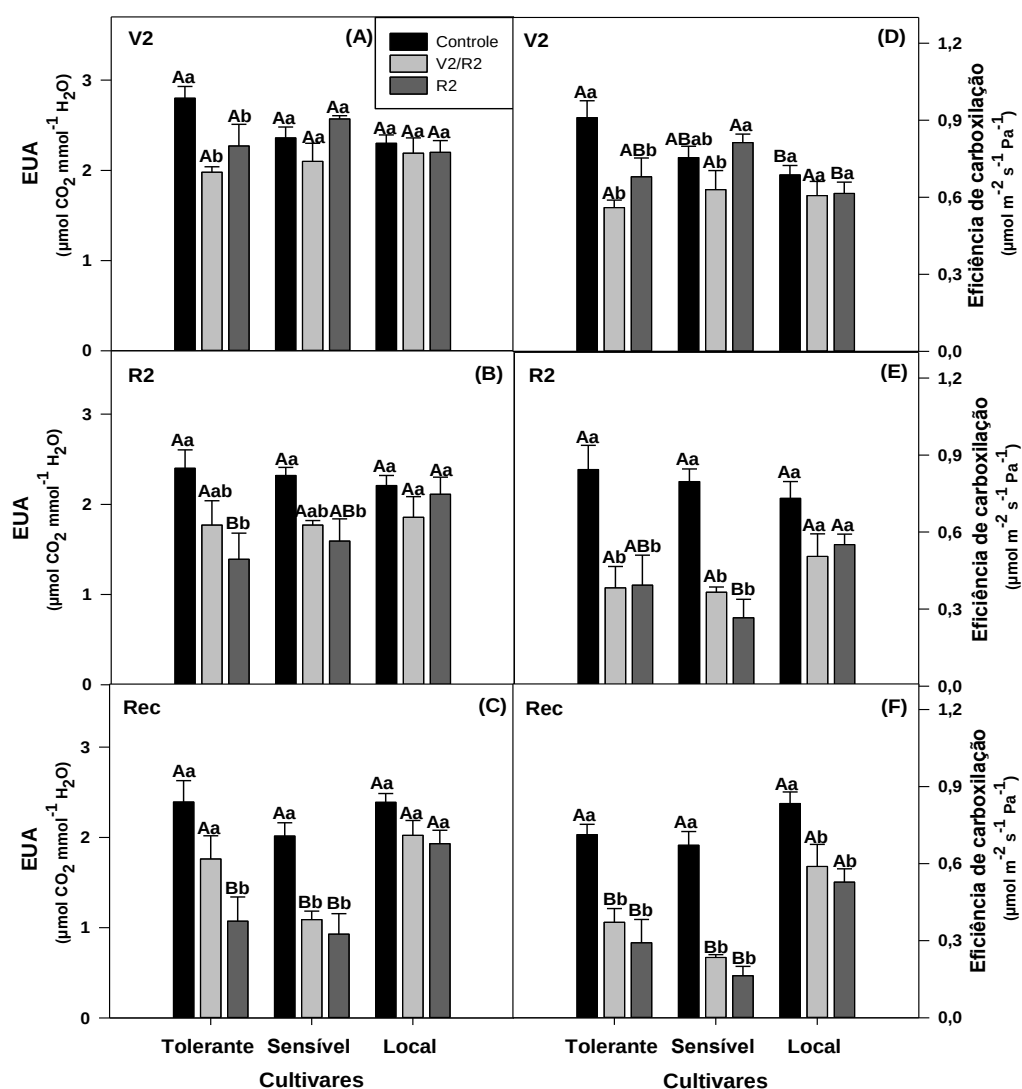


Figura 3 – Eficiência do uso da água (EUA) de três genótipos de soja nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Eficiência de carboxilação nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre genótipos dentro das mesmas condições e diferentes letras minúsculas indicam diferença entre os tratamentos hídricos dentro do mesmo genótipo, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

Como resultado do estresse hídrico aplicado, os genótipos, tolerante e sensível tiveram a eficiência do uso da água reduzido nas duas fases avaliadas. O genótipo comercial mais uma vez mostrou-se não sofrer com as condições hipóxicas. Pesquisas anteriores também indicaram uma diminuição da EUA em pepineiros submetidos ao estresse de encharcamento (BARICKMAN et al., 2019), segundo os autores essa redução pode ser explicada pelo fechamento estomático e redução da condutividade hidráulica das

raízes ou devido à regulação negativa do processo fotossintético e produção de carboidratos, enquanto aumenta a perda de água através da abertura estomática e transpiração. Assim como a regulação da condutância estomática é de suma importância no controle da transpiração e também a entrada de CO₂ no interior das folhas, a eficiência do uso da água também pode afetar a disponibilização de CO₂ aos centros de carboxilação regulando através disso a concentração de CO₂ no interior do mesófilo, afetando a concentração interna de CO₂ e do seu acesso aos sítios de carboxilação (TOMÁS et al., 2014). O que justifica que as alterações da eficiência do uso da água reduziram a eficiência de carboxilação nos tratamentos hídricos nas fases vegetativa e reprodutiva, sem recuperação.

A maior eficiência de carboxilação observada no genótipo comercial indica adaptação para sobrevivência em ambientes com períodos de baixa disponibilidade de oxigênio, o que se justifica pelo fato do genótipo ser plantado por produtores do estado, diferentemente dos resultados obtidos por Honório et al. (2021) com araticum (*Annona crassiflora*), planta conhecida como a graviola da montanha, mostrando uma diminuição na eficiência da carboxilação em condições de excesso hídrico no solo. Ainda segundo os autores, sob alagamento, danos evidenciados pelos baixos valores de fluorescência da clorofila *a* pode resultar em menor eficiência de carboxilação, como observado nos genótipos tolerante e sensível.

A determinação dos sinais de fluorescência da clorofila *a* é uma ferramenta importante para avaliar a integridade do aparato fotossintético e a possível influência de fatores não estomáticos na eficiência de carboxilação. Em relação a fluorescência da clorofila *a*, os resultados revelaram uma influência significativa do alagamento do solo sobre os genótipos, sensível e tolerante, no estágio V2 (Fig. 4A) e em todos os genótipos no V2/R2 (Fig. 4B). Não sendo observado recuperação dos genótipos, dez dias após a drenagem da água (Fig. 4C), no entanto, a variedade plantada por produtores rurais do estado mostrou-se superior as demais, nos dois períodos de inundação (Fig. 4C). A imposição da hipoxia na fase vegetativa da planta ocasionou redução na eficiência quântica atual apenas nos genótipos tolerante e sensível, de 37% e 20% respectivamente (Fig. 4A). Já na fase reprodutiva todas os genótipos do presente estudo sofreram com as condições de estresses e não apresentaram recuperação. Quanto a eficiência quântica potencial do PSII, na primeira fase de inundação, vegetativa, não teve efeito sobre os genótipos (Fig. 4D), porém, na segunda fase, reprodutiva, o tolerante apresentou diferença somente no estágio V2/R2, enquanto o sensível no vegetativo/reprodutivo e no

reprodutivo (Fig. 4E). Além disso, os efeitos do estresse hipóxico mostrou-se mais tardiamente, pois todos os genótipos não conseguiram recuperar-se dos tratamentos hídricos (Fig. 4F).

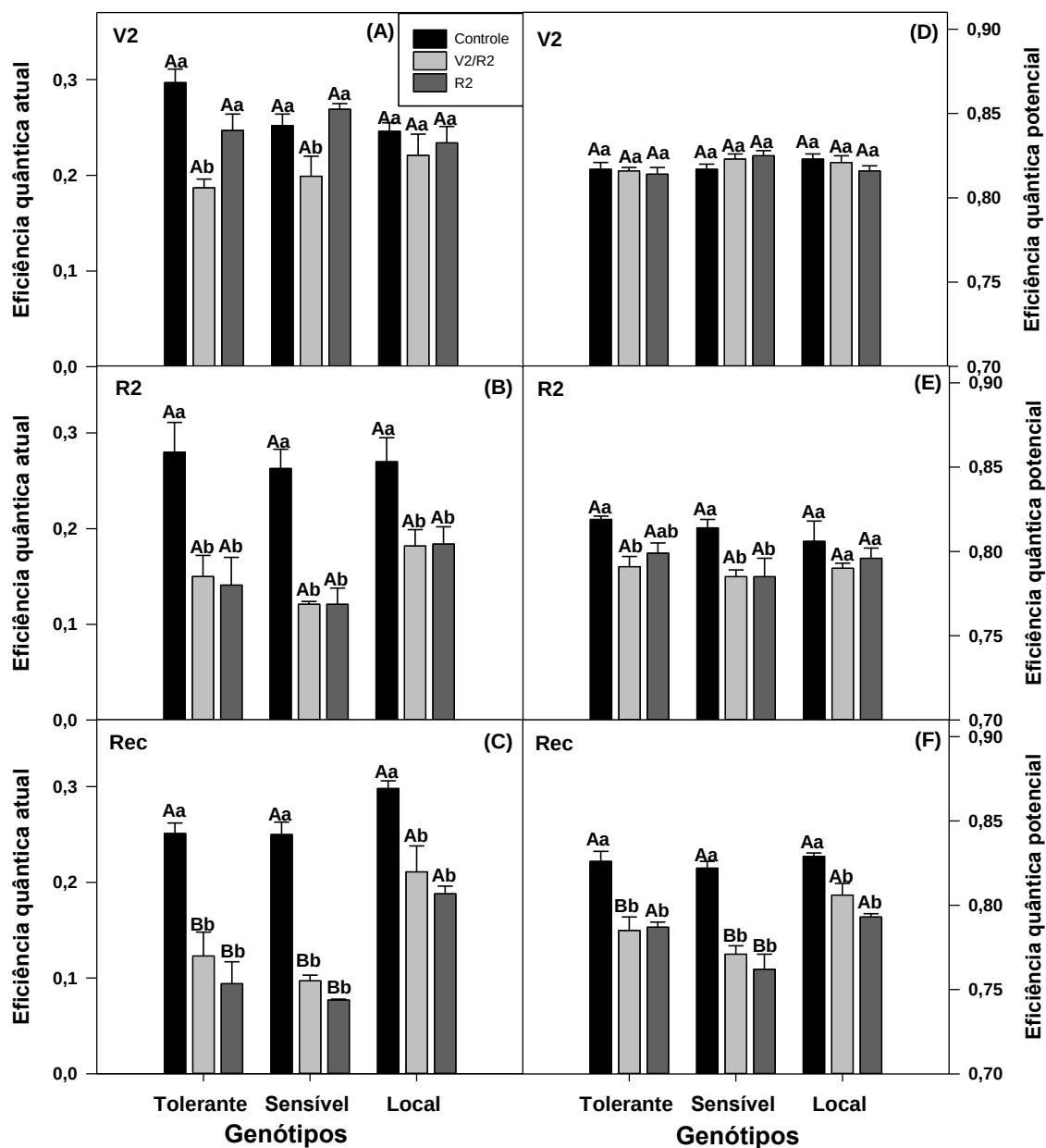


Figura 4 – Eficiência quântica atual de três genótipos de soja nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Eficiência quântica potencial nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre genótipos dentro das mesmas condições e diferentes letras minúsculas indicam diferença entre os tratamentos hídricos dentro do mesmo genótipo, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

A redução da eficiência quântica atual, que mede a passagem de elétrons para a fotossíntese, e a potencial, no qual mostra a integridade das membranas dos tilacóides e das proteínas que formam os fotossistemas, pode ter sido resultado da limitação da taxa fotossintética pelas condições hipóxicas as quais os genótipos de soja foram submetidos. Mas essa modificação não foi suficiente para causar grandes problemas nos fotossistemas, como mostrado pela pequena redução no valor da eficiência quântica potencial do fotossistema II (Figuras 4D; 4E e 4F). Segundo Selmar e Kleinwächter (2013) a ação de reduzir a eficiência quântica atual e a eficiência quântica potencial, sob condições de inundação, é um mecanismo de fotoproteção para minimizar os danos ao fotossistema.

Os valores encontrados para a eficiência quântica potencial no presente trabalho estão dentro do esperado, pois nenhum tratamento apresentou médias abaixo do intervalo proposto. De acordo com Silva et al. (2015), valores de eficiência quântica potencial variando de 0,75 a 0,85 indicam que o aparato fotossintético está intacto. Portanto, pode-se inferir que os estresses hídricos testados não foram capazes de danificar o fotossistema II.

Não houve diferença estatística entre os tratamentos hídricos para o *quenching* não-fotoquímico na fase reprodutiva, por outro lado, os genótipos tolerante e sensível apresentaram valores inferiores ao comercial (Fig. 5A). Quando o alagamento no solo foi na fase reprodutiva, o sensível elevou o *quenching* não-fotoquímico em 57% no V2/R2 e 133% na R2 em comparação com ao tolerante. Além disso, também aumentou 118% e 147%, respectivamente, em relação ao controle (Fig. 5B). No momento de recuperação, os tratamentos não apresentaram diferenças (Fig. 5C). O estresse hídrico na fase vegetativa afetou, com uma pequena perda, na taxa de transferência de elétrons no tolerante e sensível (Fig. 5D). Na fase reprodutiva, a perda foi maior e em todos os genótipos estudados, com redução média de 48% para o tolerante, 55% para o sensível e 32% para o comercial (Fig. 5E), não havendo recuperação das condições nas plantas (Fig. 5F).

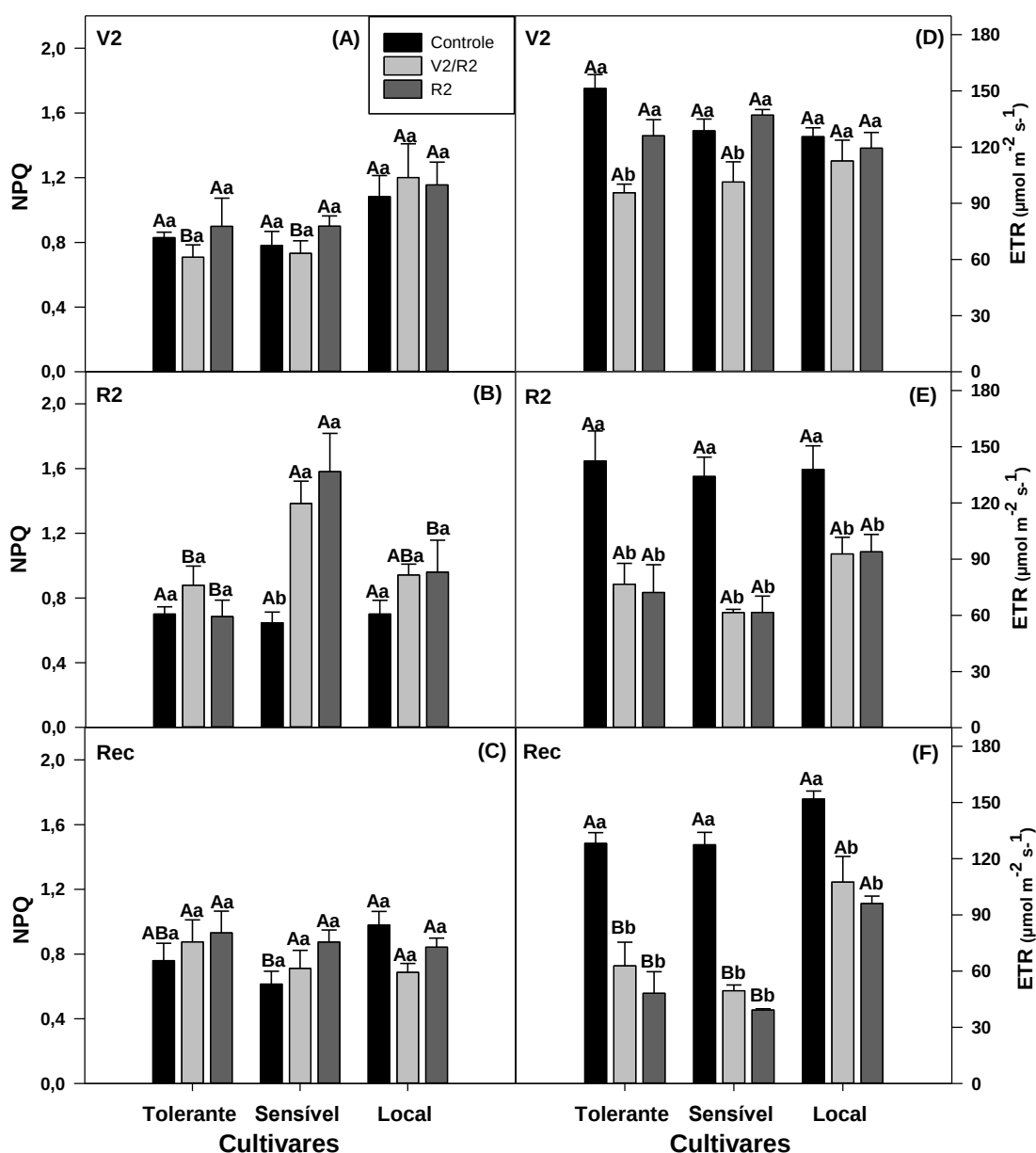


Figura 5 – Quenching não-fotoquímico (NPQ) de três genótipos de soja nos estádios V2 (A), R2 (B) e recuperação (C) e Taxa de transporte de elétrons (ETR) nos estádios V2 (D), R2 (E) e recuperação (F) sob condições irrigadas, inundadas por dias no período vegetativo e reprodutivo ou inundadas no período reprodutivo. Diferentes letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre genótipos dentro das mesmas condições e diferentes letras minúsculas indicam diferença entre os tratamentos hídricos dentro do mesmo genótipo, pelo teste Tukey ($P < 0,05$).

O quenching não-fotoquímico teve aumento expressivo no genótipo sensível sob condição de alagamento nos estádios V2/R2 e R2 (Fig. 5B). Essa elevação é um mecanismo da planta dissipar energia, quando se tem energia em excesso que não está sendo aproveitada fotoquimicamente e é um recurso muito utilizado em plantas sob

estresse. Na avaliação de recuperação, o NPQ retornou a valores padrões. Entretanto, todos os genótipos mostraram inibição da taxa de transferência de elétrons na inundação na fase reprodutiva e na recuperação, porém, sendo mais evidenciado nos genótipos tolerante e sensível. Carloto et al. (2020) estudando o desenvolvimento de *Eragrostis plana* e *Eragrostis pilosa* sob condição de alagamento do solo, verificaram que o estresse também resultou na redução da taxa de transporte de elétrons, ainda segundo os autores essa redução interfere nos pigmentos de clorofila, na taxa fotossintética, no menor crescimento e desenvolvimento das plantas.

As lavouras de soja são geralmente intolerantes ao estresse por encharcamento (SATHI et al., 2022). Ainda segundo os autores, em condição de estresse por inundação, as plantas podem apresentar clorose, necrose, desfolhamento, redução do crescimento, redução da fixação de nitrogênio (N), perda de rendimento e morte da planta em ambos os estágios vegetativo e reprodutivo. Sendo assim, a elucidação de alterações fisiológicas e bioquímicas decorrentes da exposição ao estresse por alagamento do solo, em genótipos de soja, durante diferentes fases de desenvolvimento da cultura, é uma importante estratégia de contornar os efeitos negativos do ambiente sobre o crescimento e produtividade da cultura em áreas de que ocorra eventos climáticos de inundação do solo, comum no estado do Acre. O desenvolvimento de estratégias e metodologias de avaliação da resposta genotípica ao estresse hipóxico mostra-se como uma alternativa com grandes potencialidades para auxiliar na caracterização e seleção de genótipos com maior tolerância ao alagamento e consequente aumento de produção e produtividade da cultura nesta condição (COCCO, 2017).

4. CONCLUSÕES

A cv. comercial plantada pelos produtores rurais locais, denominada local neste trabalho, mostra ser mais adaptada às condições que foi exposta nas duas fases do ciclo de vida da planta, vegetativa e reprodutiva, por manter inalterada a fotossíntese, condutância estomática, transpiração foliar, eficiência do uso da água, eficiência quântica potencial e o *quenching* não-fotoquímico. Inclusive, a cv. comercial superou o tolerante, que na maioria das variáveis analisadas tem comportamento similar ao sensível.

REFERÊNCIAS

- ANTÓNIO,C.; PÄPKE,C.; ROCHA,M.; DIAB,H.;LIMAMI, A.M.;OBATA, T.;ERNIE, A.R. F.; VAN DONGEN, J.T. . Regulation of primary metabolism in response to low oxygen availability as revealed by carbon and nitrogen isotope redistribution. **Plant Physiol.**, 170 (2016), pp. 43-56.
- ARGUS, R. E.; COLMER, T. D.; GRIERSON, P. F. Early physiological flood tolerance is followed by slow post-flooding root recovery in the dryland riparian tree *Eucalyptus camaldulensis* subsp. *refulgens*. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 6, p. 1189-1199, 2015.
- BAILEY-SERRES, J.; FUKAO, T.; D.J. GIBBS, D. J.; HOLDSWORTH, M. J. Making sense of low oxygen sensing. **Trends Plant Sci.**, 17 (2012), pp. 129-138.
- BARICKMAN, T. C.; SIMPSON, C. R.; SAMS, C. E. Waterlogging Causes Early Modification in the Physiological Performance, Carotenoids, Chlorophylls, Proline, and Soluble Sugars of Cucumber Plants. **Plants**. 2019, 8(6), 160.
- BATISTA, C.U.N.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J.A. Tolerância à inunda  o de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiol  gicos e morfoanat  micos. **Acta Bot  nica Brasileira**, v.22, p.91-98, 2008.
- BORELLA, J.; OLIVEIRA, H. C.; OLIVEIRA, D. S. C.; BRAGA, E. J. B.; OLIVEIRA, A. C. B.; SODEK, L.; AMARANTE, L. Hypoxia-driven changes in glycolytic and tricarboxylic acid cycle metabolites of two nodulated soybean genotypes. **Environmental and Experimental Botany**. Volume 133, January 2017, Pages 118-127.
- BORELLA, J.; AMARANTE, L.; Oliveira, D.S.C.; OLIVEIRA, A.C.B.; Braga, E.J.B. Waterlogging-induced changes in fermentative metabolism in roots and nodules of soybean genotypes. **Scientia Agri.**, 71 (2014), pp. 499-508.
- CARLOTO, B. W.; ESCOBAR, O. S.; TRIVISOL, V. S.; PERIPOLLI, M.; PIVETTA, M.; et al. Resposta de *Eragrostis plana* e *Eragrostis pilosa* (L.) P. Beauv. apresentado em solo inundado. **Acta Scientiarum**. Ci  ncias Biol  gicas, vol. 42, 2020.

COCCO, K. L. T. Genótipos de soja sob condições de hipóxia: desempenho germinativo e alterações fisiológicas e bioquímicas. **Tese de doutorado**, Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pelotas. 127p. 2017.

FANTE, C. A.; ALVES, J. D.; GOULART, P. F. P.; DEUNER, S.; SILVEIRA, N. M. Physiological responses in soybean cultivars submitted to flooding at different stages. **Bragantia**, 2010.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia** (UFLA), v. 35, p. 1039-1042, 2011.

GARCIA, N.; SILVA, C. J.; COCCO, K. L. T.; POMAGUALLIA, D.; OLIVEIRA, F. K.; SILVA, J. V. L.; OLIVEIRA, A. C. B.; AMARANTE, L. Waterlogging tolerance of five soybean genotypes through different physiological and biochemical mechanisms. **Environmental and Experimental Botany**, 172, 2020.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.990, p.87-92, 1989.

HONÓRIO, A. B. M.; DE-LA-CRUZ-CHACON, I.; MARTÍNEZ-VÁZQUEZ, M.; SILVA, M. R.; CAMPOS, F. G.; MARTIN, B. C.; SILVA, G. C.; BOARO, C. S. F.; FERREIRA, G. Impact of Drought and Flooding on Alkaloid Production in *Annona crassiflora* Mart. **Horticulturae**, 2021.

KLEINWÄCHTER, M.; SELMAR, D. New insights explain that drought stress enhances the quality of spice and medicinal plants: Potential applications. **Agron. Sustain. Dev.** 2015, 35, 121–131.

KREUZWIESER, J.; RENNENBERG, H. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. **Plant Cell Environ.**, 37 (2014), pp. 2245-2259.

LIAO, C.T.; LIN, C.H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings National Science Council**, v.25, p.148-157, 2001.

MARCÍLIO, T.; BARBEIRO, C.; FIRMINO, T. P.; ROMAGNOLO, M. B.; SOUZA, L. A.; PASTORINI, L. H. Flooding and submersion-induced morphological and physiological adaptive strategies in *Lonchocarpus cultratus*. **Aquatic Botany**, v. 159, p. 103146, 2019.

MOURTZINIS, S.; CONLEY, S. P. "Delineando Grupos de Maturidade da Soja nos Estados Unidos", **Agronomy Journal** , vol. 109, nº. 4, pp. 1397-1403, 2017.

PIMENTEL, P.; ALMADA, R. D.; SALVATIERRA, A.; TORO, G.; ARISMENDI, M. J.; PINO, M. T.; SAGREDO, B.; PINTO, M. Physiological and morphological responses of Prunus species with different degree of tolerance to long-term root hypoxia. *Scientia horticulturae*, v. 180, p. 14-23, 2014.

RITCHIE, S.; HANWAY, J. J.; THOMPSON, H. E. How a soybean plant develops. Ames, Yowa: Yowa State University of Science and Technology, Cooperative Extension, 1982. 20 p. (**Special Report**, n. 53).

SATHI, K. S.; MASUD, A. A. C.; FALGUNI, M. R.; AHMED, N.; RAHMAN, K. Screening of Soybean Genotypes for Waterlogging Stress Tolerance and Understanding the Physiological Mechanisms. **Advances in Agriculture**, Volume 2022, Article ID 5544665.

SATO, A. M.; CATUCHI, T. A.; RIBEIRO, R. V.; SOUZA, G. M. The use of network analysis to uncover homeostatic responses of a drought-tolerant sugarcane cultivar under severe water deficit and phosphorus supply. **Acta Physiologia Plantarum**, 2010.

SCHREIBER, U., BILGER, W., NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (Ed.). **Ecophysiology of photosynthesis**. Springer, Berlin pp. 49-70. 1994.

SELMAR, D.; KLEINWÄCHTER, M. Influencing the product quality by deliberately applying drought stress during the cultivation of medicinal plants. **Ind. Crops Prod.** 2013, 42, 558–566.

SILVA, E.N.; FERREIRA-SILVA, S.L.; FONTENELE, A.V.; RIBEIRO, R.V.; VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A.G. Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, p.1157-1164, 2010.

SILVA, F. G. et al. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lamina de irrigação, *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* , v. 19, n. 10, p. 946-952, 2015.

SOUSA, JRM et al. Impacto das condições salinas e da adubação nitrogenada na produção de citros e nas trocas gasosas, *Revista Caatinga*, v. 29, n. 2, pág. 415-424, 2016.

TIAN, L. et al. Effects of waterlogging stress at different growth stages on the photosynthetic characteristics and grain yield of spring maize (*Zea mays* L.) Under field conditions. ***Agricultural Water Management***, v. 218, p. 250-258, 2019.

TOMÁS, M.; MEDRANO, H.; ESCALONA, J. M.; MARTORELL, S.; POU, A.; RIBASCARBÓ, M.; FLEXAS, J. Variability of water use efficiency in grapevines ***Environmental and Experimental Botany***, v. 103, p. 148-157, 2014

WITTMANN, F.; HOUSEHOLDER, E.; PIEDADE, M. T.; ASSIS, R. L.; SCHÖNGART, J.; PAROLIN, P.; JUNK, W. J. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. ***Ecography***, v. 36, n. 6, p. 690-707, 2013.

VIDAL, D. B.; ANDRADE, I. L. M. M.; DALMOLIN, A.; MIELKE, M. Photosynthesis and Growth of Copaiba Seedlings Subjected to Soil Flooding. ***Floresta e Ambiente***, 2019.

VU, J. C. V.; ALLEN Jr., L. H. Growth at elevated CO₂ delays the adverse effects of drought stress on leaf photosynthesis of the C₄ sugarcane. ***Journal of Plant Physiology***, v. 166, p. 107-116, 2009.

ZHOU, J.; MOU, H.; ZHOU, J.; ALI, M. L.; YE, H.; CHEN, P.; NGUYEN, H. T. Qualification of Soybean Responses to Flooding Stress Using UAV-Based Imagery and Deep Learning. ***Plant Phenomics***, 2021.

CAPÍTULO 2

MORFOFISIOLOGIA DE GENÓTIPOS DE SOJA EM CONDIÇÕES DE ESTRESSE POR ALAGAMENTO DO SOLO

RESUMO: Os campos da região norte do Brasil, nova fronteira agrícola, tem se desenvolvido com a chegada da principal *commodity* do país, a soja. Condições de hipoxia por encharcamento do solo são comuns em alguns meses do ano na Amazônia e em terras agrícolas podem causar danos econômicos. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar as alterações morfofisiológicas de três genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo nas fases vegetativa e/ou reprodutiva. O delineamento adotado foi o inteiramente casualizado (DIC) com 5 repetições, em arranjo fatorial 3 x 3, sendo três genótipos de soja: tolerante, sensível e cv. comercial; e três condições de tratamento hídrico: alagamento do solo por 10 dias no período vegetativo + 10 dias no reprodutivo; alagamento do solo por 10 dias apenas no período reprodutivo, e o tratamento controle, onde manteve-se o solo com 70% da capacidade de campo durante todo ciclo da planta. Ao final do experimento, foram avaliados o conteúdo relativo de água, dano de membrana, teores de clorofilas *a*, *b*, total e carotenoides, acúmulo e alocação de matéria seca nos órgãos da planta. Houve redução do conteúdo relativo de água para os genótipos sensível e tolerante no vegetativo/reprodutivo e no reprodutivo, enquanto para a comercial não teve diferença. As membranas celulares apresentam maiores danos para a sensível na vegetativa/reprodutiva e para a sensível e local no período reprodutivo. O genótipo tolerante não apresentou redução do teor de clorofilas *a*, *b* e total, enquanto a sensível e comercial foram fortemente afetadas. A matéria seca nas folhas e raízes foram menores para a tolerante e sensível ao serem submetidas ao estresse no estágio R2 da soja e para a produção de grão, os três genótipos foram afetados tanto na fase vegetativa/reprodutiva como somente na reprodutiva. Foi observado para a tolerante, sensível e comercial, menor investimento de biomassa para a produção de grãos e maior alocação de matéria seca no caule. Para a raiz, que é o órgão da planta em contato direto com a água, somente o genótipo sensível apresentou menor incremento. Assim, os genótipos, tolerante e sensível são mais susceptíveis ao estresse, enquanto o comercial mostra-se ser mais adaptado, visto que apresenta mecanismos para superar o estresse por encharcamento.

PALAVRAS-CHAVE: *Glycine max*. Hipoxia. Adaptação morfofisiológica.

ABSTRACT: The fields of the northern region of Brazil, the new agricultural frontier, have been developed with the arrival of the main commodity in the country, soy. Conditions of hypoxia due to waterlogging of the soil are common in some months of the year in the Amazon and in agricultural lands can cause economic damage. The objective of this work was to evaluate the morphophysiological alterations of three soybean genotypes subjected to soil flooding in the vegetative and/or reproductive phases. The design adopted was completely randomized (DIC) with 5 replications, in a 3 x 3 factorial arrangement, with three soybean genotypes: tolerant, sensitive and cv. commercial; and three water treatment conditions: soil flooding for 10 days in the vegetative period + 10 days in the reproductive period; soil flooding for 10 days only in the reproductive period, and the control treatment, where the soil was maintained at 70% of CC throughout the

plant cycle. At the end of the experiment, the relative water content, membrane damage, chlorophyll a, b, total and carotenoid contents, accumulation and allocation of dry mass in plant organs were evaluated. There was a reduction in the relative water content for the sensitive and tolerant genotypes in the vegetative/reproductive and in the reproductive, while for the local there was no difference. Cell membranes show greater damage to sensitive membranes in the vegetative/reproductive period and to sensitive and local membranes in the reproductive period. The tolerant genotype showed no reduction in chlorophyll a, b and total content, while the sensitive and local genotypes were strongly affected. Dry mass in leaves and roots were lower for the tolerant and sensitive to being subjected to stress in the R2 stage of soybean and for grain production, the three genotypes were affected both in the vegetative/reproductive phase and only in the reproductive phase. It was observed for the tolerant, sensitive and local, lower investment of biomass for grain production and greater allocation of dry mass in the stem. For the root, which is the plant organ in direct contact with water, only the sensitive genotype showed a smaller increase. Thus, the tolerant and sensitive genotypes are more susceptible to stress, while the local one is more adapted and tolerant, since it has mechanisms to overcome the environment..

KEYWORDS: *Glycine max*. Hypoxia. Morphophysiological adaptation.

1. INTRODUÇÃO

As plantas de soja compreendem uma importante fonte de proteína e óleo para humanos, animais e vários produtos industriais, com uma produção total de grãos de aproximadamente 341 milhões de toneladas em todo o mundo (USDA, 2019). O Brasil ocupa a primeira posição no ranking mundial de produção desta oleaginosa, com produção de cerca de 124 milhões de toneladas, em área de 40,95 milhões de hectares (CONAB, 2022). Parte dessa contribuição vem da nova fronteira agrícola, a região Norte, que impulsionou a produção do grão na Amazônia brasileira, se estabelecendo nos estados do Tocantins, Pará, Roraima, Rondônia e Acre (VIEIRA FILHO, 2016).

O cultivo de soja no Norte é recente e em pequena escala. O aumento da produção agrícola brasileira está intimamente ligado à expansão da área cultivada. Alguns resultados mostram que em regiões não tradicionais ao cultivo da soja, a produtividade dessa leguminosa tem alcançado valores considerados favoráveis em relação à média nacional. No Acre, o cultivo de soja começou a ser introduzido e incentivado em 2017. Somente nesse período, a produção do grão deu um salto de 7.000% e a produtividade foi de 60 sacas por hectare, um pouco acima da média nacional que é de 57 sacas (EMBRAPA, 2022).

A agricultura em todo o mundo é constantemente desafiada pela crescente incidência de eventos climáticos adversos como consequência do aquecimento global.

Eventos extremos que alteram a disponibilidade de água, como secas e inundações, constituem grandes ameaças à segurança alimentar (FAO, 2017). Assim, condições temporárias ou permanentes de alagamento (formação de lâmina de água) ou encharcamento (saturação com água) do solo são problemas globais que podem trazer sérios prejuízos para o desenvolvimento agropecuário (DIAS-FILHO; LOPES, 2012).

O alagamento é um fenômeno generalizado que reduz drasticamente o crescimento e produção de soja em muitas regiões do mundo (VAN NGUYEN et al., 2017), principalmente devido à ocorrência de topografia plana (COLLAKU e HARRISON, 2002), lençóis freáticos altos e má drenagem de solos (JITSUYAMA, 2017), realidade encontrada em grande parte do estado do Acre e na região amazônica. Segundo Garcia (2020), no Brasil 28 milhões de hectares são passíveis de inundações (solos aluviais e hidromórficos).

Os impactos negativos do alagamento nas plantações são principalmente uma consequência das lentas taxas de difusão dos gases e da relativamente baixa solubilidade do O₂ em água (BAILEY-SERRES e COLMER, 2014; LIMAMI et al., 2014). Um dos problemas mais graves enfrentados pelas plantas sujeitas ao encharcamento do solo é o déficit de energia como resultado da inibição da respiração radicular causada pela falta de O₂, nessa situação, o desenvolvimento das plantas é prejudicado. Como consequência da falta de oxigênio ocorre uma série de distúrbios no metabolismo das plantas que se manifestam por meio de alterações no crescimento e no desenvolvimento. Essas alterações parecem estar relacionadas aos mecanismos de tolerância, levando a um ajustamento metabólico, anatômico e ou morfológico, que permitem às plantas sobreviverem por períodos mais prolongados nessas condições (VAN DONGEN e LICAUSI, 2015; XINYI et al., 2021).

Estudos anteriores usando cevada (*Hordeum vulgare* L.) (SAN CELEDONIO et al., 2014), colza (*Brassica napus* L.) (WOLLMER et al., 2017) e soja (GARCIA et al. 2020) observaram que as plantas expostas ao alagamento na fase vegetativa apresentaram crescimento reduzido, menor acúmulo de biomassa e alteração fisiológica, comprovando a sensibilidade para as variedades pesquisadas. Andrade *et al.* (2018) afirma que existem poucos estudos que abordam os efeitos do alagamento em plantas de soja em fase vegetativa e reprodutiva. Diante disso, o objetivo deste trabalho foi avaliar as alterações morfofisiológicas de três genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo nas fases vegetativa e/ou reprodutiva

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado na horta experimental da Universidade Federal do Acre (UFAC), localizada na cidade de Rio Branco – Acre, nos meses de novembro de 2020 a fevereiro de 2021.

O delineamento adotado foi o inteiramente casualizado (DIC) com 5 repetições, em arranjo fatorial 3 x 3, sendo três genótipos de soja: tolerante, sensível e cv. comercial; e três condições de tratamento hídrico: alagamento do solo por 10 dias no período vegetativo + 10 dias no reprodutivo; alagamento do solo por 10 dias apenas no período reprodutivo, e o tratamento controle, onde manteve-se o solo com 70% da capacidade de campo durante todo ciclo da planta.

Foram utilizados três genótipos de soja contrastantes em relação à tolerância ao encharcamento do solo, sendo um cultivar comercial (75I77RSF IPRO), plantada por produtores rurais do estado do Acre e duas linhagens provenientes do Programa de Melhoramento Genético de Soja da EMBRAPA Clima Temperado, PELBR15-7016 e PELBR17-46, considerados tolerante e sensível ao alagamento do solo, respectivamente.

A capacidade de campo para os tratamentos hídricos foi estabelecida previamente como o conteúdo de água retido pelo substrato seco após sofrer saturação e posterior drenagem do excesso. A massa de água retida no substrato foi considerada como 100% da capacidade de campo (CAIRO, 1995). A partir desse parâmetro foi estabelecido 70% da CC para a irrigação dos vasos. A manutenção da irrigação foi realizada por meio da pesagem diária dos vasos e com a devida reposição do volume de água transpirada, utilizando-se uma balança digital (ELGIN DP-15 Plus).

A semeadura ocorreu em vasos com capacidade de 8 L, contendo substrato de mistura de terra vegetal e areia lavada, na proporção de 1:1. Com auxílio de uma balança foi pesado 1 kg de brita e colocado no fundo dos vasos e posteriormente foi adicionado mais 8 kg do substrato. Previamente a semeadura, realizou-se a inoculação das sementes com produto comercial Inoculante Turfoso Masterfix Soja na dose 100 g/50 kg de sementes, na concentração de 5×10^9 unidades formadoras de colônias (UFC) de *Bradyrhizobium japonicum* e *B. elkanii* por grama.

Durante o ciclo da planta, até o estágio V2, segundo nó, de acordo com Ritchie et al. (1982), os vasos foram mantidos com 70% da capacidade de campo.

Os tratamentos consistiram em controle (sem aplicação de estresse) e estressado, caracterizado pela saturação do solo, com aplicação e manutenção de lâmina de água, de

aproximadamente 3 cm acima da superfície do solo, por um período de dez dias e, posteriormente, drenagem da lâmina de água.

A aplicação da lâmina de água foi realizada em dois momentos da planta. No estágio fenológico V2, repetindo-se nas mesmas parcelas, posteriormente por mais dez dias no estágio R2, conforme descrito por (RITCHIE et al., 1982). Outras parcelas receberam a inundação do substrato somente no estágio R2, por dez dias. No tratamento controle, as plantas ficaram submetidas às condições de disponibilidade hídrica de 70% da capacidade de campo durante todo o ciclo da planta, com irrigação diária suplementar em caso de déficit hídrico.

Ao final do experimento, foram avaliados o conteúdo relativo de água, dano de membrana, teores de clorofilas *a*, *b*, total e carotenoides, e a produção de matéria seca.

Para a determinação do conteúdo relativo de água (CRA), foram retirados 10 discos, da folha mais jovem totalmente desenvolvida, e imediatamente pesados em balança de precisão (MF), em seguida colocados para saturar imersos em água deionizada por 48h a 4°C e no escuro. Após este período os discos foram novamente pesados para a obtenção da massa da matéria túrgida (MT). Posteriormente, estes discos foram levados a estufa de circulação forçada de ar à 65°C até atingir massa constante, e, após o referido período, foram pesados para determinação da massa da matéria seca (MS).

O CRA foi obtido a partir da fórmula:

$$CRA = [(MF-MS) / (MT-MS)] \times 100$$

O resultado foi expresso em percentual e a metodologia descrita está de acordo com Cairo (1995).

O dano de membrana (DM) foi estimado a partir do vazamento de eletrólitos utilizando dez discos foliares obtidos da mesma folha utilizada para o CRA. Esses discos foram imersos em 18 mL de água deionizada por 24h. Posteriormente, a condutividade elétrica dessa suspensão foi mensurada utilizando-se um condutivímetro de bancada modelo (mCA-150), onde se obteve a primeira condutividade (C1). Logo após, o material foi levado a banho-maria a 100°C durante 1h e, após resfriamento, foi feita nova medição da condutividade elétrica, obtendo-se a segunda condutividade (C2). Para obtenção do DM, as medidas foram inseridas na fórmula (MARTINS, 2012):

$$DM = (C1/C2) \times 100$$

Para determinação dos teores de clorofilas e carotenoides, foi seguida a metodologia descrita por Lichtenthaler e Wellburn (1983), onde os discos das mesmas folhas utilizadas para o CRA e DM, foram retirados e cortados em pequenos pedaços. Em

seguida, foram colocados em tubos de ensaio protegidos da luz (envolvidos com papel alumínio) contendo 7 mL de acetona 80%. Os tubos foram colocados em geladeira a 4°C por 48h para extração dos pigmentos. Posteriormente, a acetona com os pigmentos extraídos foi levada a espectrofotômetro (JENWAY 6705 UV/Vis) para leitura da absorbância nos comprimentos de onda 663, 647 e 470 nm.

A partir dos valores das leituras observadas nos respectivos comprimentos de ondas, determinou-se, utilizando as equações de acordo com Lichtenthaler e Wellburn (1983):

- (a) Clorofila *a* = $(12,21 \times A_{663} - 2,81 \times A_{647})$;
- (b) Clorofila *b* = $(20,13 \times A_{647} - 5,03 \times A_{663})$;
- (c) Clorofila total = $(17,3 \times A_{647} + 7,18 \times A_{663})$;
- (d) Carotenoides = $(1000 \times A_{470} - 3,27 \times [\text{clorofila } a] - 104 \times [\text{clorofila } b]) / 229$.

Os resultados obtidos foram expressos em mg/L e posteriormente transformados para mg/g de massa da matéria fresca.

Para a determinação da matéria seca, ao final do ciclo, as plantas foram cortadas e separadas em: folha, raiz, caule, vagem/grão. Em seguida, os órgãos foram acondicionados separadamente em sacos de papel e levados a estufa de circulação de ar a 65 °C até atingirem peso constante (NOGUEIRA e CONCEIÇÃO, 2000). Posteriormente, todo o material foi pesado em balança analítica e obteve-se a massa da matéria seca. De posse desses dados, foi possível calcular a partição de biomassa para cada órgão.

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e, quando houve diferença significativa a 5% de probabilidade, foi realizado um teste de Tukey para comparação das médias, com auxílio do *software* estatístico SISVAR 5.0 (FERREIRA 2014).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O genótipo comercial não apresentou redução do conteúdo relativo de água (CRA) ao ser submetido aos tratamentos hídricos, enquanto o tolerante sofreu redução de 25% e 35% quando submetido a inundação nos estádios vegetativo/reprodutivo, e reprodutivo, respectivamente. O genótipo considerado sensível ao encharcamento do solo apresentou maior redução do CRA nos mesmos estádios, de 33% e 37% (Fig. 1A). Nas condições de estresse, o dano de membrana foi 84% mais elevado no genótipo sensível nas duas fases

da planta, enquanto o tolerante e o comercial aumentaram em 27% e 19% no alagamento nos estádios vegetativo/reprodutivo, respectivamente. No período reprodutivo, os genótipos, sensível e comercial apresentaram maiores extravasamento dos eletrólitos, enquanto o tolerante se mostrou mais resiliente ao estresse (Fig. 1B).

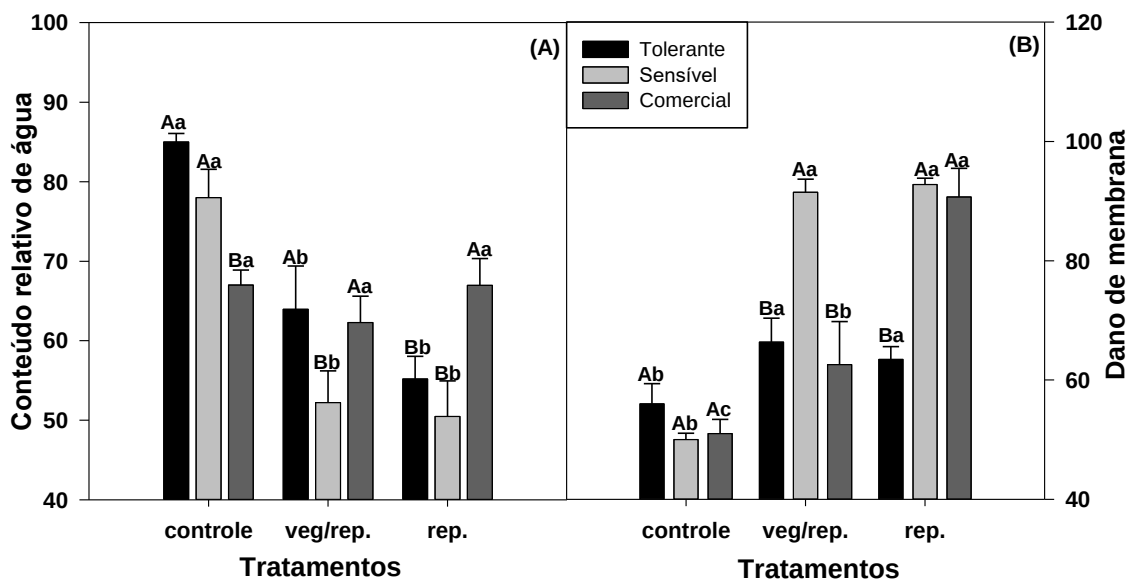


Figura 1 – Conteúdo relativo de água (A) e dano de membrana (B) em genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos e letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Como resultado do estresse aplicado, os genótipos sensível e tolerante tiveram o conteúdo relativo de água reduzido nos dois momentos de inundação do solo, vegetativo/reprodutivo e reprodutivo. Entretanto, o genótipo comercial, não sofreu alteração (Fig. 1A). As membranas das células das folhas foram fortemente afetadas pelos períodos de estresse para todos os genótipos, com menor dano para o tolerante (Fig. 1B). Por meio de alterações do conteúdo relativo de água é possível obter informação relativas às condições hídricas das células, visto que em condição de estresse a planta tende a diminuir a absorção de água e consequentemente a turgescência celular. Assim, estresses abióticos, como alagamento, também afetam a condutância hidráulica dos tecidos, alterando sua resistência ao fluxo de água. Como resultado, plantas em solos inundados possuem maior dificuldade para absorção de água, pois este fator aumenta a resistência à absorção, ocorrendo deficiência hídrica e redução na turgescência celular da planta,

limitando o crescimento dos tecidos (expansão foliar), além de causar uma deficiência na translocação de nutrientes do solo para o sistema radicular (MARTÍNEZ-BALLESTA et al., 2003; GARCIA et al. 2020). Assim, mesmo as plantas estando em solo alagado, ocorre dificuldade na absorção de água, gerando uma condição de seca fisiológica (BARICKMAN et al., 2019). Quanto ao aumento do extravasamento dos eletrólitos observado, provavelmente é devido desestruturação da membrana em decorrência de injúrias causadas pelo estresse do alagamento (DONG et al., 2019).

O genótipo tolerante não teve diferença estatística entre os tratamentos controle e estresses, nas clorofilas *a*, *b* e total. No entanto, a sensível e comercial foram fortemente afetadas pelos tratamentos hídricos aplicados, com redução de 69% e 40,3% na fase vegetativa/reprodutiva; e 64% e 47,6% na reprodutiva, respectivamente (Fig. 2A). O genótipo sensível apresentou menos clorofila *a* em relação ao comercial no alagamento nas fases vegetativa/reprodutiva, enquanto no reprodutivo todos os genótipos foram iguais estatisticamente. Os comportamentos das clorofilas *b* (Fig. 2B) e total (Fig. 2C) foram semelhantes ao da clorofila *a*, com exceção do tratamento na fase vegetativa/reprodutiva em que o genótipo sensível foi divergente dos demais.

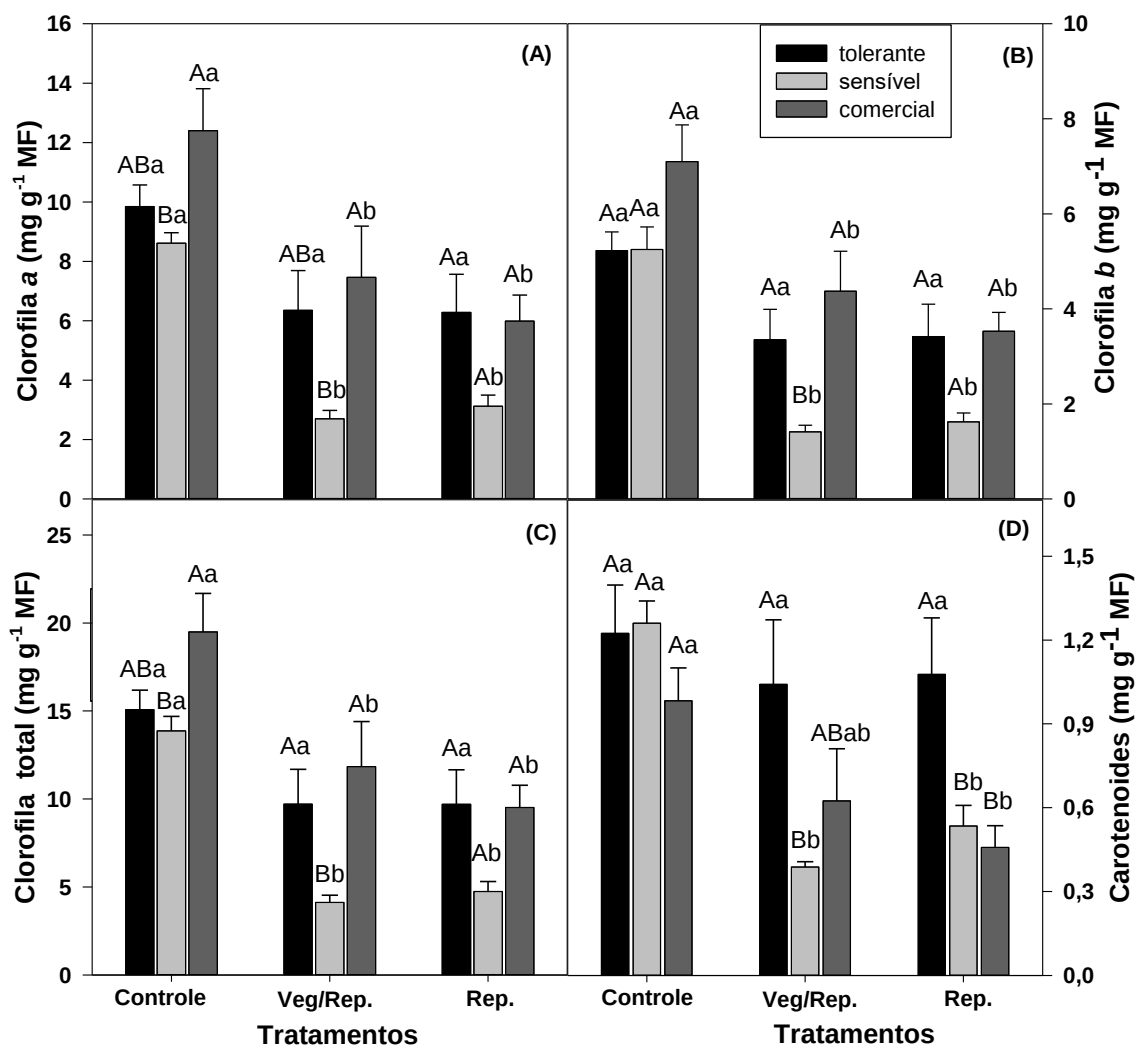


Figura 2 – Clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em genótipos de soja submetidos ao alagamento do solo. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos e letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Os carotenoides apresentaram redução, nos genótipos sensível e comercial, de 70% e 58% no tratamento do vegetativo/reprodutivo, respectivamente; e 37% e 54% no estresse aplicado somente na fase reprodutiva da soja, enquanto o tolerante não sofreu alteração, em nenhum dos momentos de tratamento hídrico (Fig. 3D).

O genótipo de caráter tolerante não sofreu alteração nos pigmentos fotossintéticos, clorofila *a*, *b*, total e carotenoides, sob o encharcamento do solo. Contudo, o sensível e o comercial mostraram-se mais susceptíveis as condições de estresses nas fases vegetativa/reprodutiva e reprodutiva. Segundo Wang et al. (2021) a redução do valor de clorofila da folha (Fig. 3) e crescimento da planta (Fig. 4) e o aumento do vazamento de

eletrólitos (Fig. 2) é um índice de sensibilidade dos genótipos ao alagamento do solo, resultados observados neste experimento. Provavelmente, a redução nos teores de clorofilas nas plantas sob alagamento, de certa forma, deva estar relacionada com a diminuição na quantidade de O_2 disponível para as plantas em ambientes alagados, ocasionando restrições no metabolismo. De acordo com Dong et al. (2019) um dos fatores ligados à eficiência fotossintética de plantas e, conseqüentemente, ao crescimento e adaptabilidade a diversos ambientes é a clorofila. Assim, o teor de clorofila pode ser utilizado como ferramenta para avaliar o nível de adaptação das plantas em ambiente adverso. Cocco (2017) estudando o efeito do alagamento do solo em genótipos de soja, observou que os teores de clorofila apresentaram redução crescente aos dias de inundação, resultado semelhante ao presente trabalho.

A clorofila pode ser o principal pigmento responsável pela captação da energia luminosa utilizada no processo de fotossíntese, constitui um dos fatores relacionados à eficiência fotossintética de plantas e também no crescimento e adaptabilidade a diferentes ambientes. Contudo, o teor foliar de clorofila está associado ao conteúdo de N, que pode ser influenciado por condições ambientais que restringem a fixação de N_2 , como a hipoxia (LADYGIN, 2004). Assim, a deficiência de oxigênio no sistema radicular da planta de soja, além de inibir a fixação simbiótica, também prejudica a absorção de nitrogênio e outros minerais, afetando negativamente o crescimento das raízes e a nodulação (AMARENTE et al., 2007). Conseqüentemente, o transporte de N e/ou minerais para a parte aérea pode ser inadequado, resultando em plantas raquíticas e cloróticas.

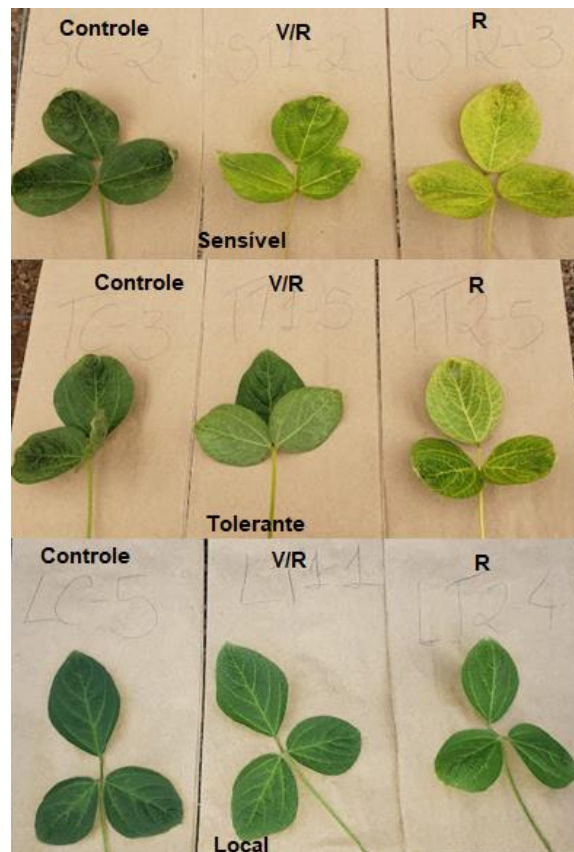


Figura 3. Imagens dos genótipos sensível, tolerante e cv. Comercial ao final do experimento, após serem submetidas a inundação do solo nas fases vegetativa/reprodutiva e reprodutiva.

Para matéria seca, observa-se que nas folhas não houve diferença estatística entre os genótipos em relação aos tratamentos hídricos aplicados em nenhum dos períodos das plantas. O genótipo tolerante apresentou menos 26% acúmulo de matéria seca nas folhas na fase vegetativa/reprodutiva e 49% na reprodutiva; a sensível foi afetada somente na fase reprodutiva com aproximadamente 48%, enquanto a comercial manteve-se estável durante os estresses por hipoxia (Fig. 4A). Na raiz, os genótipos, tolerante e sensível apresentaram menores massas, 52% e 71% respectivamente, na fase reprodutiva. O comercial, foi o genótipo que inicialmente apresentou maior biomassa na raiz, e mesmo sob alagamento do solo, em condição hipóxica, manteve elevadas massas de matéria seca (Fig. 4B). Quanto ao caule, é observado diferença no acúmulo entre os genótipos no controle, que se repetiu no vegetativo/reprodutivo, em que o sensível possui maior aporte, seguido do tolerante e local. Apesar de não apresentar diferença entre genótipos, o grão foi fortemente afetado pelos tratamentos hídricos aplicados nas duas fases da soja, com

produção média 49%, 36% e 34 % menor para a tolerante, sensível e local, respectivamente (Fig. 4D).

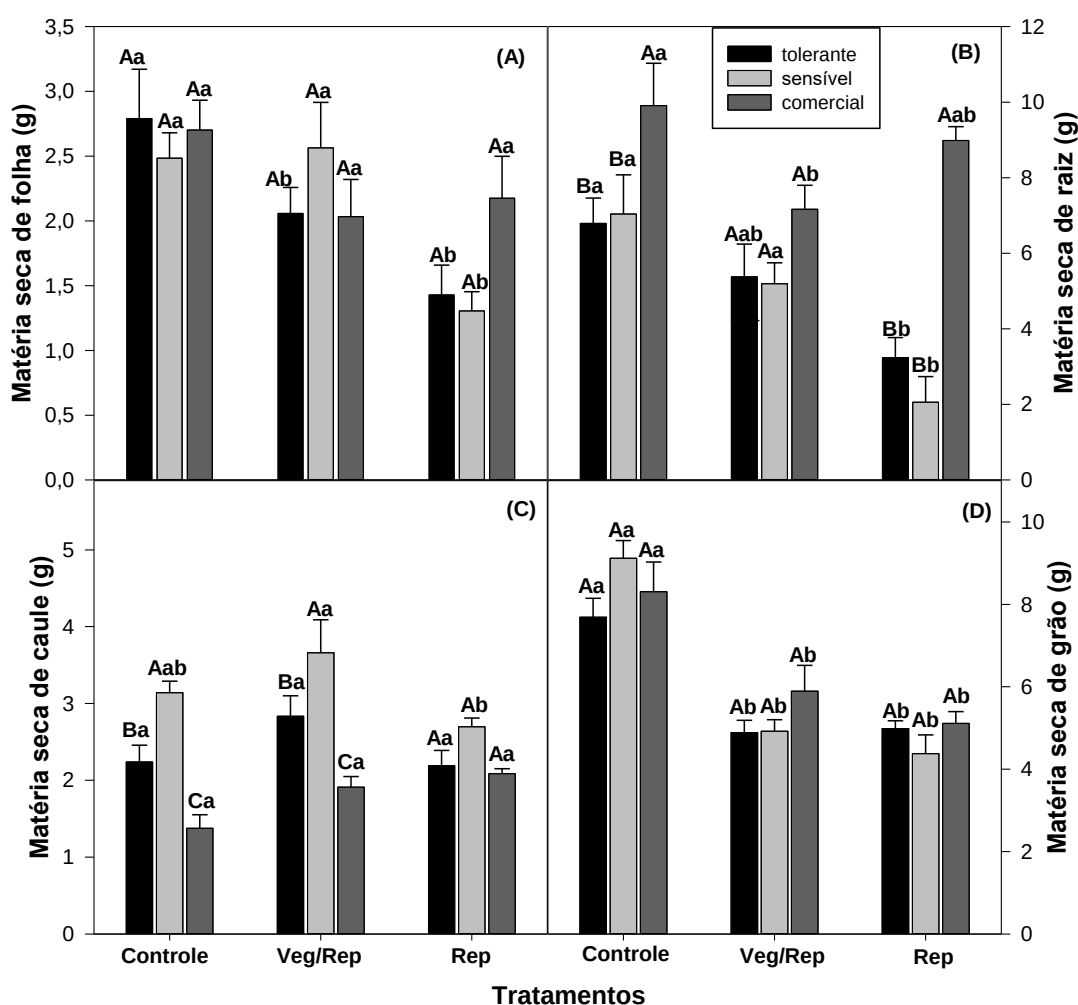


Figura 4 – Produção de matéria seca na folha (A), raiz (B), caule (C) e grão (D) em genótipos de soja submetidos ao estresse por alagamento do solo. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos e letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Apesar dos genótipos tolerante e sensível sofrerem maior redução de matéria seca na folha (somente na fase reprodutiva) e raiz sob condição de inundação do solo na fase vegetativa/reprodutiva e na reprodutiva, não resultou em mortalidade das plantas e nenhuma limitação severa no acúmulo de biomassa vegetal. O que permite inferir que a resposta para estas variáveis foi diferencial para a maior tolerância ou sensibilidade dos três genótipos, visto que o comercial foi o menos afetado pelo alagamento do solo. Resultados semelhantes foram encontrados por Garcia et al. (2020), em que genótipos de soja submetidos ao alagamento por sete dias apresentaram redução da matéria seca dos

órgãos, porém sem danos drásticos, e foram capazes de superar o estresse de encharcamento. De modo geral, pode-se afirmar que os genótipos exibiram tolerância moderada ao alagamento através de mecanismos distintos para superar a hipoxia.

Segundo Rymaszewski et al. (2017) quando as plantas são submetidas ao estresse hídrico, seja de falta ou excesso de água no solo, podem ocorrer diversas alterações a nível morfofisiológico, resultado das mudanças fenotípicas, que permitem as plantas amenizem os efeitos do estresse. As primeiras características afetadas pelo estresse, normalmente, ocorrem nos órgãos da parte aérea e raiz, como observado para os genótipos tolerante e sensível (Fig.4A e Fig.4B). Para Barickman et al. (2019) a limitação no crescimento das plantas pode ser influenciada pela menor absorção de água pelas raízes, resultado encontrado na Fig 1., no qual o conteúdo relativo de água, para os mesmos genótipos, foi menor durante o estresse. O que pode explicar, segundo Ren et al. (2016), que o alagamento pode resultar proporcionalmente em menor acúmulo de biomassa.

Com relação à distribuição de matéria seca total entre os diversos órgãos da planta, exceto folha, observou-se diferença estatística entre os genótipos e entre os tratamentos hídricos (Tabela 1). A alocação nas folhas não sofreu alteração em nenhum momento dos tratamentos. Considerando a alocação de biomassa de caule e grão, pôde-se observar um comportamento padrão para os genótipos tolerante e sensível, com menores valores de biomassa de grão na fase vegetativa/reprodutiva e maiores acúmulos no caule nas duas fases de alagamentos. No caule, os maiores incrementos foram encontrados para o tolerante, 71% no vegetativo/reprodutivo e 64% no reprodutivo e para a sensível 53% e 86 % respectivamente. O cv. comercial alocou maior fração de biomassa no caule, 84% nas duas fases de encharcamento do solo; e menor acúmulo no grão (25%), quando o estresse foi somente na fase reprodutiva da planta. Destaca-se ainda, o genótipo sensível foi o único que realocou massa seca da raiz, redistribuindo 43% da sua biomassa com a imposição do tratamento hídrico na fase reprodutiva.

Tabela 1 - Alocação de matéria seca na folha, raiz, caule e grão de genótipos de soja, tolerante (A), sensível (B) e comercial (C), submetidas ao estresse por alagamento do solo.

	Grão	Folha	Caule	Raiz
Controle	39,75 Aa	14,31 Aa	11,39 Ab	34,54 ABa

Tolerante	V/R	31,36 Ab	13,88 Aa	19,52 Aa	35,22 ABa
	R	42,75 Aa	11,73 Aa	18,66 Ba	26,86 Ba
	Controle	42,32 Aa	11,36 Aa	14,54 Ab	31,78 Ba
Sensível	V/R	30,64 Ab	15,45 Aa	22,19 Aa	31,72 Ba
	R	42,22 Aa	12,88 Aa	26,87 Aa	18,02 Bb
	Controle	37,45 Aa	12,28 Aa	6,18 Bb	44,08 Aa
Comercial	V/R	34,56 Aab	11,74 Aa	11,37 Ba	42,32 Aa
	R	27,89 Bb	11,63 Aa	11,41 Ca	49,06 Aa

Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos e letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos hídricos, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

Os períodos de alagamentos do solo, nas fases vegetativa/reprodutiva e reprodutiva da soja, ocasionaram a redistribuição de matéria seca entre os órgãos da planta, preferencialmente para o caule. O investimento da biomassa em determinadas partes pode ser uma estratégia para superar o estresse por excesso de água do solo, por condição hipóxica ou anóxica. Esse mecanismo é determinante para tolerância ou não de um genótipo. Segundo Ayi et al. (2016) após submersão ou alagamento, plantas tolerantes tendem a responder rapidamente à limitação de oxigênio, investindo no enraizamento adventício e nos nós do caule, resultado semelhante a este trabalho, enquanto em plantas sensíveis, a hipoxia causa a interrupção do crescimento radicular (FUKAO, et al., 2019). Avelino et al. (2021) afirmam que plantas em condições de alagamentos parecem ocorrer uma forte competição entre a biomassa alocada para folhas em relação à biomassa alocada para caules e raízes, sendo assim, desenvolvida uma estratégia de grande importância para a adaptação e aclimação das espécies vegetais aos diferentes ambientes de crescimento.

A fisiologia da resposta das plantas ao estresse hídrico é altamente complexa e envolve mudanças deletérias e/ou adaptativas (LISAR et al., 2012). As espécies vegetais se adaptam às condições de alagamento através de várias mudanças fisiológicas, bioquímicas, anatômicas e morfológicas (BORELLA, 2017). Pois, de modo geral, o alagamento produz respostas características como redução da taxa de crescimento, intumescimento da base do caule epinastia, senescência e abscisão precoce das folhas, formação de raízes adventícias, desenvolvimento de aerênquima, redução da transpiração diminuindo o fluxo de nutrientes para as folhas e baixa produção de biomassa (COCCO et al., 2017). Com base no exposto, fica evidente a necessidade de estudos que busquem

compreender as respostas fisiológicas de genótipos de soja em função da variação de disponibilidade hídrica no solo, principalmente no que diz respeito ao cultivo em condições de solos de inundação. Mommer et al. (2005) atribuem diferenças entre os genótipos à diversidade genética das mesmas, o que pode resultar em respostas diferentes das plantas a condições de hipoxia, possibilitando que os genótipos apresentem uma maior tolerância ou suscetibilidade ao alagamento do solo.

4. CONCLUSÕES

O encharcamento do solo afetou a integridade celular e o conteúdo relativo de água dos genótipos tolerante e sensível e a produção de todos os genótipos de soja quando comparados com suas respectivas plantas controle.

O genótipo comercial obteve desempenho superior aos demais, sob condições de alagamento do solo.

REFERÊNCIAS

- AMARANTE, L.; COLARES, D. S.; OLIVEIRA, M. L.; ZENZEN, I. L.; BADINELLI, P. G.; BERNARDI, E. Teores de Clorofilas em Soja Associada Simbioticamente com Diferentes Estirpes de *Bradyrhizobium* sob Alagamento. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 906-908, jul. 2007.
- AVELINO, N. R.; SCHILLING, A. S.; DALMOLIN, A. C.; SANTOS, M. S.; MIELKE, M. S. Biomass allocation and growth indicators for quality evaluation of seedlings of native forest species. **Ci. Fl., Santa Maria**, v. 31, n. 4, p. 1733-1750, out./dez. 2021.
- AYI, Q., ZENG, B., LIU, J., Li, S., VAN BODEGOM, P. M., and Cornelissen, J. H. C. (2016). Oxygen absorption by adventitious roots promotes the survival of completely submerged terrestrial plants. **Ann. Bot.** 118, 675–683.
- BAILEY-SERRES, J.; COLMER, T.D. Plant tolerance of flooding stress – recent advances. **Plant, Cell and Environment**, v. 37, p. 2211-2215, 2014.
- BARICKMAN, T.C.; SIMPSON, C.R.; SAMS, C.E. Waterlogging causes early modification in the physiological performance, carotenoids, chlorophylls, proline, and soluble sugars of cucumber plants. **Plants**, 8 (2019), p. 160.
- BORELLA, J. et al. Hypoxia-driven changes in glycolytic and tricarboxylic acid cycle metabolites of two nodulated soybean genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, v.133, p.118–127. 2017.
- CAIRO, P. A. R. Curso básico de relações hídricas de plantas. Vitória da Conquista. UESB, 32p, 1995.
- COCCO, K. L. T. Genótipos de soja sob condições de hipóxia: desempenho germinativo e alterações fisiológicas e bioquímicas. **Tese de doutorado**, Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Universidade Federal de Pelotas. 127p. 2017.
- COLLAKE, A.; HARRISON, S.A. Losses in wheat due to waterlogging. **Crop Sci.** 42, 444–450, 2022.
- CONAB (Companhia Nacional de Abastecimento). **Acompanhamento safra brasileira de grãos**, v. 2 - Safra 2021/22. Acesso: <https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/progresso-de-safra>

DIAS-FILHO, M. B.; LOPES, M. J. S. **Triagem de forrageiras para tolerância ao excesso de água no solo**. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2012. 2012, 31p.

EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). Acesso: [https://www.embrapa.br/busca-de-noticias/-/noticia/69449215/evento-discute-producao-de-milho-e-soja-no-acre#:~:text=\)%20cresceu%2036%25.-,Em%202021%2C%20a%20produ%C3%A7%C3%A3o%20de%20milho%20ficou%20em%20cerca%20de,que%20%C3%A9%20de%2057%20sacas](https://www.embrapa.br/busca-de-noticias/-/noticia/69449215/evento-discute-producao-de-milho-e-soja-no-acre#:~:text=)%20cresceu%2036%25.-,Em%202021%2C%20a%20produ%C3%A7%C3%A3o%20de%20milho%20ficou%20em%20cerca%20de,que%20%C3%A9%20de%2057%20sacas)

DONG, S.; JIANG, Y.; DONG, Y.; WANG, L.; WANG, W.; MA, Z.; YAN, C.; MA, C.; LIU L. A study on soybean responses to drought stress and rehydration. **Saudi J Biol Sci**. 2019 Dec; 26(8): 2006–2017.

FAO – Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Global agriculture towards 2050**. Disponível em: http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/Issues_papers/HLEF2050_Investment.pdf. Acesso em agosto de 2017.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia** (UFLA), v. 35, p. 1039-1042, 2011.

FUKAO, T.; BARRERA-FIGUEROA, B. E.; JUNTAWONG, P.; PENA-CASTRO, J. M. Submergence and Waterlogging Stress in Plants: A Review Highlighting Research Opportunities and Understudied Aspects. **Front. Plant Sci.**, 22 March 2019 Sec. Plant Abiotic Stress.

GARCIA, N.; SILVA, C. J.; COCCO, K. L. T.; POMAGUALLIA, D.; OLIVEIRA, F. K.; SILVA, J. V. L.; OLIVEIRA, A. C. B.; AMARANTE, L. Waterlogging tolerance of five soybean genotypes through different physiological and biochemical mechanisms. **Environmental and Experimental Botany**, 172, 2020.

JITSUYAMA, Y. Hypoxia-responsive root hydraulic conductivity influences soybean cultivar-specific waterlogging tolerance. **Am. J. Plant Sci.** 8, 770–790, 2017.

LADYGIN, V. G. The effect of root hypoxia and iron deficiency on the photosynthesis, biochemical composition, and structure of pea chloroplasts. **Russian Journal of Plant Physiology**, v.51, n. 1, p. 28-40, 2004.

- LICHTENTHALER, H. K.; WELLBURN, A. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, v. 11, p. 591–592, 1983.
- LIMAMI, A.; DIAB, H.; LOTHIER, J. Nitrogen metabolism in plants under low oxygen stress. **Planta**, v. 239, p. 531-41, 2014.
- LISAR, S. Y. S. et al. Water stress in plants: causes, effects and responses. In: RAHMAN, I. M. M, Water Stress, Rijeka: INTECH, p. 1-14. 2012.
- MARTÍNEZ-BALLESTA, M. C. et al. Aquaporin functionality in relation to H⁺-ATPase activity in root cells of *Capsicum annuum*, L. grown under salinity. **Physiologia Plantarum**, v.117, p.413–420. 2003.
- MARTINS, M. O. Regulação da fotossíntese por deficiência hídrica, nitrogênio e co2 elevado em cana-de-açúcar. **Tese de doutorado**, Programa de Pós-Graduação em Bioquímica, Universidade Federal do Ceará. 97p. 2012.
- MOMMER, L. et al. A functional comparison of acclimation to shade and submergence in two terrestrial plant species. *New Phytologist*, v. 167, p.197-206, 2005.
- NOGUEIRA, O. L.; CONCEICAO, H. E. OLIVEIRA DA. Análise de crescimento de açaizeiros em áreas de várzea do estuário amazônico. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília , v. 35, n. 11, p. 2167-2173, Nov. 2000 .
- REN, B.; ZHANG, J.; DONG, S.; LIU, P.; B ZHAO. Effects of waterlogging on leaf mesophyll cell ultrastructure summer maize. **PLoS One**, 11, 2016.
- RITCHIE, S.; HANWAY, J. J.; THOMPSON, H. E. How a soybean plant develops. Ames, Yowa: Yowa State University of Science and Technology, **Cooperative Extension**, 1982. 20 p. (Special Report, n. 53).
- United States Department of Agriculture, 2019. **World Agricultural Production**. Retrieved from. <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf>.
- VAN DONGEN, J.T.; LICAUSI, F. Oxygen sensing and signalling. *Annu. Rev. Plant Biol*, 2015. 66, 345–367.

VAN NGUYEN, L.; TAKAHASHI, R.; GITHIRI, S.M.; RODRIGUEZ, T.O.; TSUTSUMI, N.; KAJIHARA, S.; MOCHIZUKI, T. Mapping quantitative trait loci for root development under hypoxia conditions in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Theor. Appl. Genet.* 130, 743–755, 2017.

VIEIRA FILHO, J. E. R. Expansão da fronteira agrícola no brasil: desafios e perspectivas. Instituto de Pesquisa Econômica Aplicada – IPEA 2016.

WANG, H.Y.; SUI, X.L.; GUO, J.J.; WANG, Z.Y.; CHENG, J.T.; MA, S. Antisense suppression of cucumber (*Cucumis sativus* L.) sucrose synthase 3 (CsSUS3) reduces hypoxic stress tolerance *Plant Cell Environ.*, 37 (2014), pp. 795-810.

RYMASZEWSKI, W.; VILE, D.; BEDIEE, A.; DAUZAT, M.; LUCHAIRE, N.; KAMROWSKA, D.; GRANIER, C.; HENNIG, J. Stress-Related Gene Expression Reflects Morphophysiological Responses to Water Deficit. ***Plant Physiol.*** 2017 Jul; 174(3): 1913–1930.

XU, M.; MA, H.; ZENG, L.; CHENG, Y.; LU, G.; XU, J.; ZOU, X. The effect of waterlogging on yield and seed quality at the early flowering stage in *Brassica napus* L. ***Field Crops Res.*** 180, 238–245, 2015.

YANG, X.; LU, M.; WANG, Y.; WANG, Y.; LIU, Z.; CHEN, S. Response Mechanism of Plants to Drought Stress. ***Horticulturae***, 2021, 7(3), 50.