



**UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DO  
MARANHÃO**



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO – UEMA  
CENTRO DE ESTUDOS SUPERIORES DE BALSAS - CESBA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E AMBIENTE - PPGAA**

**FILIPE IGOR LEAL DE SOUZA**

**CRESCIMENTO E DESEMPENHO FISIOLÓGICO DE GENÓTIPOS DE SOJA COM  
POTENCIAL PARA O CULTIVO SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE HÍDRICO E  
SALINO**

Balsas - MA

2019

**FILIPPE IGOR LEAL DE SOUZA**

**CRESCIMENTO E DESEMPENHO FISIOLÓGICO DE GENÓTIPOS DE SOJA COM  
POTENCIAL PARA O CULTIVO SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE HÍDRICO E  
SALINO**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente – PPGAA/CESBA/UEMA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agricultura e Ambiente.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Anatórcia Ferreira Alves.

Balsas - MA

2019

Souza, Filipe Igor Leal de.

Crescimento e desempenho fisiológico de genótipos de soja com potencial para o cultivo sob condições de estresse hídrico e salino / Filipe Igor Leal de Souza. – São Luís, 2019.

75 f

Dissertação (Mestrado) – Curso de Agricultura e Ambiente, Universidade Estadual do Maranhão, 2019.

Orientador: Profa. Dra. Anatórcia Ferreira Alves.

1.*Glycine max*. 2.Salinidade. 3.Seca. 4.Fluorescência da clorofila. 5.Trocas gasosas. I.Título

CDU: 633.34-153

**FILIPE IGOR LEAL DE SOUZA**

**CRESCIMENTO E DESEMPENHO FISIOLÓGICO DE GENÓTIPOS DE SOJA COM  
POTENCIAL PARA O CULTIVO SOB CONDIÇÕES DE ESTRESSE HÍDRICO E  
SALINO**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente – PPGAA/CESBA/UEMA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agricultura e Ambiente.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Anatórcia Ferreira Alves.

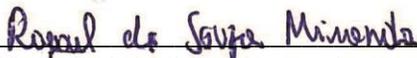
Aprovada em: 18/03/19

**BANCA EXAMINADORA**



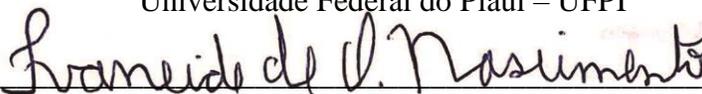
Prof.a. Dra. Anatórcia Ferreira Alves (Orientadora)

Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL



Prof. Dr. Rafael de Souza Miranda (Membro)

Universidade Federal do Piauí – UFPI



Prof.a. Dra. Ivaneide de Oliveira Nascimento (Membro)

Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL

*Ao meu pai, Bernardo, à  
minha mãe, Lindalva, ao meu  
irmão, Leonardo e à minha  
esposa, Ana Karoline.*

*Dedico*

## AGRADECIMENTOS

À toda a minha família pelo o suporte oferecido a mim desde as as etapas anteriores a essa e todo o apoio dado, principalmente nas horas difíceis, que foram fundamentais para a conquista desse sonho.

Ao Juscimar da Silva Araújo pela sua amizade, pelo acolhimento na sua residência e auxílio durante toda a construção desse trabalho, além de todos os momentos de descontração proporcionados.

Ao amigo e professor *Rafael de Souza Miranda* pela parceria firmada durante o experimento, esforço nas adversidades, e em especial, pela generosidade, humildade e confiança creditada em toda a orientação. Agradeço imensamente por todos os laços estabelecidos durante a execução desse projeto de vida.

À minha orientadora *Anatércia Ferreira Alves* por toda a confiança depositada, pela paciência e por seus ensinamentos inestimáveis. Agradeço ainda, pela oportunidade e pelo vínculo de amizade construídos durante esse processo.

À professora *Rosilene Oliveira Mesquita* da UFC pelo seu empenho em viabilizar a realização de algumas análises e por todos os ensinamentos transmitidos.

Aos amigos e colegas da UEMASUL *José Alves de Santana Filho, Kamilla Lopes de Melo, Lucas Duarte Rios, Maiamy Santos Lima, Maria Ivanessa Duarte Ribeiro, Romulo da Mota Santos, Sérgio da Conceição Bandeira*, por todos os momentos de convívio, auxílio e descontração.

À todos os meus colegas da Pós-Graduação em Agricultura e ambiente, pelo convívio e os momentos de descontração, em especial, a *Maria de Fátima de Castro Oliveira, Diego Pereira Santos e Niedja Bezerra Costa* pela amizade e companheirismo.

À Universidade Estadual da Região Tocantina do Maranhão – UEMASUL, por toda a estrutura cedida para a condução desse trabalho, e à todos os funcionários dessa instituição que contribuíram de forma direta ou indireta.

À Universidade Estadual do Maranhão pela oportunidade concedida para a realização desse trabalho e à FAPEMA por todo o suporte oferecido para a execução da pesquisa.

Às todas pessoas que contribuíram de alguma forma durante a condução desse trabalho, a minha mais profunda estima e agradecimento sincero.

## RESUMO

A soja dispõe de grande valor para o setor agrícola brasileiro que, por sua vez, ocupa posição de destaque no cenário global. Contudo, efeitos abióticos de seca ou salinidade podem gerar implicações negativas no desenvolvimento da planta e na sua produtividade. Portanto, com o objetivo de selecionar genótipos de soja com maior tolerância aos estresses hídrico e salino, realizaram-se dois experimentos, sendo estresse hídrico e estresse salino em genótipos de soja, seguindo um delineamento experimental inteiramente casualizado, com arranjo fatorial 8×3, com 5 repetições. Para o estresse hídrico, utilizaram-se oito genótipos de soja e 3 tratamentos de estresse (controle, seca moderada e seca severa). Para o estresse salino foram utilizados os mesmos genótipos do estresse hídrico e três níveis de condutividade na água de irrigação 0,8 dS m<sup>-1</sup> (controle), 4,0 dS m<sup>-1</sup> (salinidade moderada) e 8,0 dS m<sup>-1</sup> (salinidade severa). Foram avaliados os parâmetros de crescimento, as trocas gasosas, a eficiência fotoquímica do fotossistema II e os pigmentos fotossintéticos. Os estresses reduziram significativamente os processos fisiológicos da fotossíntese e a produtividade de biomassa das plantas devido aos fatores de fechamento estomático. As plantas M8349, BMX Bônus e RK8317 obtiveram melhor desempenho em condições de seca moderada enquanto plantas M8808 podem ser cultivadas sob estresse hídrico severo. Para a salinidade, BMX Bônus e RK8115 apresentam elevada tolerância à irrigação com água de salinidade moderada e o genótipo M8349 se desenvolveu melhor em salinidade severa. Os genótipos de soja estudados apresentam maior média de tolerância ao estresse salino moderado que à seca moderada. Os genótipos M8349, BMX Bônus e RK8317 podem ser cultivados em solos com disponibilidade hídrica moderada, e o genótipo M8808 pode ser cultivado sob estresse hídrico severo. Os genótipos BMX Bônus e RK8115 apresentam elevada tolerância à irrigação com água com condutividade elétrica ≤ 4,0 dS m<sup>-1</sup>, e o genótipo M8349 se desenvolve melhor quando irrigado com água com condutividade elétrica em torno de 8,0 dS m<sup>-1</sup>. Os genótipos tolerantes ao estresse hídrico e salino podem ser amplamente utilizados em programas de melhoramento genético e cruzados a fim de desenvolver novos cultivares com maior produtividade nos ambientes com condições adversas.

**Palavras-chave:** *Glycine max*, Salinidade, Seca, Fluorescência da clorofila, Trocas gasosas.

## ABSTRACT

Soy has great value for the Brazilian agricultural sector, which, in turn, occupies a prominent position in the global scenario. However, abiotic effects of drought or salinity can have negative effects on plant development and productivity. Therefore, with the objective of selecting soybean genotypes with greater tolerance to water and saline stresses, two experiments were carried out, being water stress and saline stress in soybean genotypes, following a completely randomized experimental design, with a factorial arrangement of  $8 \times 3$ , with 5 replicates. For water stress, eight soybean genotypes and three stress treatments (control, moderate dry and severe dry) were used. For saline stress, the same water stress genotypes and three conductivity levels were used in the irrigation water,  $0.8 \text{ dS m}^{-1}$  (control),  $4.0 \text{ dS m}^{-1}$  (moderate salinity) and  $8.0 \text{ dS m}^{-1}$  (severe salinity). The parameters of growth, gas exchange, photochemical efficiency of photosystem II and photosynthetic pigments were evaluated. Stresses significantly reduced the physiological processes of photosynthesis and plant biomass productivity due to stomatal closure factors. Plants M8349, BMX Bonus and RK8317 obtained better performance in moderate drought conditions while M8808 plants can be grown under severe water stress. For salinity, BMX Bonus and RK8115 present high tolerance to irrigation with moderate salinity water and genotype M8349 developed better in severe salinity. The soybean genotypes studied presented a higher average tolerance to moderate salt stress than moderate drought. The genotypes M8349, BMX Bonus and RK8317 can be grown on soils with moderate water availability, and genotype M8808 can be grown under severe water stress. The BMX Bonus and RK8115 genotypes present high tolerance to irrigation with water with electrical conductivity  $\leq 4.0 \text{ dS m}^{-1}$ , and genotype M8349 is best developed when irrigated with water with electrical conductivity around  $8.0 \text{ dS m}^{-1}$ . Genotypes tolerant to water and saline stress can be widely used in breeding and breeding programs to develop new cultivars with higher yields in environments with adverse conditions.

**Key words:** *Glycine max*, Glycine max, Salinity, Drought, Chlorophyll fluorescence, Gas exchange.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Massa fresca de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo; e estresse salino: controle, moderado e severo.....38
- Figura 2** - Massa seca de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo.....40
- Figura 3** - Massa seca total e tolerância relativa ao estresse de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo .....43
- Figura 4** – Parâmetros de trocas gasosas de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo .....45
- Figura 5** – Eficiência de carboxilação da Rubisco de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo..47
- Figura 6** - Eficiência do uso da água de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo.....48
- Figura 7** – Eficiência quântica potencial e efetiva do fotossistema II de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo .....51
- Figura 8** – Coeficiente de extinção fotoquímica, não fotoquímica e taxa aparente de transporte de elétrons de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo.....52
- Figura 9** – Teor de clorofila a e b de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo .....55
- Figura 10** – Teor de clorofilas totais e carotenoides de plantas de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico irrigado, moderado e severo, e estresse salino: controle, moderado e severo..56

## LISTA DE ABREVIATURAS

**ABA** - ácido abscísico  
**AP** - altura da planta  
**ATP** - adenosina trifosfato  
**Clf a** - clorofila a  
**Clf b** - clorofila b  
**Clf total** – clorofila total  
**CR** - comprimento das raízes  
**DC** - diâmetro do caule  
**ERO's** - espécies reativas de oxigênio  
**ETR** - taxa de transporte de elétrons  
**Fv/Fm** - eficiência máxima do fotossistema II  
**Irr** - irrigado  
**MF** - massa fresca  
**MFC** - massa fresca do caule  
**MFF** - massa fresca das folhas  
**MFR** - massa fresca da raiz  
**MS** - massa seca  
**MSC** - massa seca do caule  
**MSF** - massa seca das folhas  
**MSR** - massa seca da raiz  
**NF** - número de folhas  
**NFL** - número de folíolos  
**NPQ** - coeficiente de extinção não-fotoquímica  
**PSII** - fotossistema II  
**qP** - coeficiente de extinção fotoquímica  
**Rubisco** – ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase  
**NS** - Controle salino  
**SaM** - salinidade moderada

**SaS** - salinidade severa

**Irr** – Controle hídrico

**SeM** - seca moderada

**SeS** - seca Severa

**$\Phi$ PSII** - eficiência quântica efetiva do PSII

## SUMÁRIO

RESUMO

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE ABREVIATURAS

INTRODUÇÃO.....	13
1. OBJETIVOS.....	15
1.1. Geral:.....	15
1.2. Específicos:.....	15
1.2.1 Estresse hídrico.....	15
1.2.2 Estresse salino.....	15
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	17
2.1 A cultura da soja.....	17
2.1.1 Características da planta.....	18
2.1.2 Exigências edafoclimáticas.....	20
2.2 Estresses abióticos no crescimento e desenvolvimento de plantas.....	21
2.2.1 Efeitos do déficit hídrico em plantas.....	21
2.2.2 Efeitos da salinidade em plantas.....	23
2.4 Mecanismos de tolerância aos estresses hídrico e salino.....	24
2.5 Melhoramento genético de plantas para tolerância aos estresses abióticos.....	26
3. METODOLOGIA.....	28
3.1 Caracterização da área experimental e material vegetal.....	28
3.2 Condições de cultivo e tratamentos.....	28
3.3 Amostragem e parâmetros avaliados.....	29
3.3.1 Coleta do material vegetal e parâmetros de crescimento.....	29
3.1.2 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila.....	30
3.1.3 Determinação dos pigmentos fotossintéticos.....	31
3.1.4 Análise estatística dos dados.....	31
4. RESULTADOS.....	32
4.1 Parâmetros biométricos.....	32
4.1.1 Estresse hídrico.....	32
4.1.2 Estresse salino.....	34
4.2 Parâmetros de biomassa.....	36
4.2.1 Estresse hídrico.....	37
4.2.2 Estresse salino.....	41

4.3 Trocas gasosas.....	44
4.4 Fluorescência da Clorofila .....	49
4.5 Pigmentos fotossintéticos.....	53
5. DISCUSSÃO .....	57
5.1 O estresse hídrico afeta severamente o crescimento de plantas de soja.....	57
5.2 A aclimação dos genótipos de soja ao déficit hídrico envolve a regulação da maquinaria fotossintética e de processos fisiológicos.....	59
5.3 A tolerância de plantas de soja ao estresse salino é influenciada pela intensidade do estresse. ....	61
5.4 As respostas das plantas de soja à salinidade são decorrentes das alterações específicas nos processos fisiológicos.....	63
CONCLUSÕES .....	66
REFERÊNCIAS .....	67

## INTRODUÇÃO

Com o aumento populacional, a necessidade de produzir alimento em escala mundial exige o incremento de novas tecnologias e pesquisas na área agrícola para a expansão da produtividade e do mercado. Em regiões tropicais, como o Brasil, as condições climáticas são mais variáveis e evidentes (CIRILO et al., 2010). Essas situações geram limitações provenientes de estresses abióticos como o excesso de salinidade, temperaturas elevadas e secas prolongadas que se opõem às metas de desenvolvimento do setor agrícola (HIRT e SHINOZAKI, 2003; FERRARI, 2011; ASHRAF et al., 2012).

A soja coloca-se em notoriedade quanto ao consumo mundial devido sua alta capacidade nutritiva como fonte proteica (TEIXEIRA et al, 2008). Com base nisso, o Brasil ocupa a segunda posição na produção de soja, com cerca de 113,5 milhões de toneladas produzidas na safra 2018/19 (CONAB, 2019). Porém, devido às condições climáticas desfavoráveis, a área colhida na safra 2016/17 correspondeu a 34 milhões de hectares representando produção 4,9% superior em relação ao ano anterior (USDA, 2017; CONAB, 2019).

Contudo, a região do MATOPIBA, composta pelos Estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia, sofre por problemas no cultivo de soja relacionados à baixa ou média restrição de chuvas, o que gera estresse hídrico e consequente perda na produtividade. Na safra 2015/2016, houve migração para outras culturas afim de evitar os prejuízos gerando retração das áreas de cultivo da soja e como resultado o incremento na produtividade foi abaixo do estimado para 2016 (CONAB, 2016a).

De acordo com Hirt e Shinozak (2003), dependendo do estágio de desenvolvimento da soja, da severidade e duração do estresse, a deficiência hídrica pode gerar alterações aclimatativas mais severas no metabolismo da planta como tentativa de adequação à condição ambiental estabelecida. Kron et al. (2008) demonstraram em seus estudos efeitos negativos referentes à diminuição na condutância estomática, alterações hormonais, redução do processo fotossintético e até mesmo limitações na produção da matéria seca.

Outro fator abiótico limitante para o desenvolvimento nas plantas consideradas glicófitas, no caso da soja, corresponde à condição de salinidade do solo. Culturas mais sensíveis a esse tipo de estresse sofrem alterações no metabolismo relacionadas ao desequilíbrio nutricional e hídrico,

além do acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), que somados ocasionam o desequilíbrio fisiológico da planta gerando graves prejuízos na produtividade (PRISCO et al., 2016).

Nas regiões de clima árido e semiárido, por todo o cenário global, estima-se que 412 milhões de hectares são formados por solos afetados por salinidade e 618 milhões por sodicidade. Destes, 74 milhões de hectares são induzidos por ações antrópicas, principalmente através da irrigação salina (FAO, 2015). A região nordeste do Brasil, por exemplo, passa por processos de mudança na sua fitofisionomia em algumas regiões que sofrem com condições intensas de desertificação e erosão provenientes da degradação. Esses fatores favorecem o aumento das taxas de evapotranspiração e em consequência a salinização do solo e das águas superficiais. Essas alterações fornecem indícios de excesso de sais no solo em cerca de 180 mil hectares de cultura irrigada na região (CIRILO et al., 2010).

Embora as pesquisas voltadas à minimização de tais problemas estejam progredindo, atualmente os estudos ainda se concentram na ampliação da produtividade evidenciando que ainda há necessidade de ampliação dos estudos nesse tema (SILVEIRA et al., 2016). Teixeira et al. (2008) apontam para a baixa produção de genótipos de soja que têm como característica a efetiva tolerância a estresses abióticos. Rangel et al. (2007) abordam a preferência no desenvolvimento de sementes com melhoramento genético para o aumento da produtividade e a resistência a patologias. Assim, há carência na produção de variedades que detenham todas as características importantes para o cultivo e que possam lidar efetivamente com a influência climática negativa decorrente dos períodos de seca e as condições de salinidade no ambiente.

Considerando a importância sócio-econômica da soja em escala mundial, torna-se imprescindível a realização de estudos voltados para a investigação do desempenho de cultivares existentes, bem como o desenvolvimento de novos genótipos/cultivares capazes de se adaptar às condições ambientais adversas e reduzir as perdas de produtividade.

## 1. OBJETIVOS

### 1.1. Geral:

Selecionar genótipos de soja com adaptabilidade à estresses abióticos, bem como identificar mecanismos fisiológicos e bioquímicos durante a aclimação das plantas aos estresses hídrico e salino.

### 1.2. Específicos:

#### *1.2.1 Estresse hídrico*

- ✓ Determinar os parâmetros de crescimento (comprimento das raízes, altura e diâmetro do caule, número de folhas, massa fresca e massa seca da parte aérea e das raízes) de plantas de soja sob condições de déficit hídrico;
- ✓ Mensurar as trocas gasosas (taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>, condutância estomática e transpiração) de plantas de soja submetidas ao estresse hídrico leve, moderado e severo;
- ✓ Estudar as alterações nos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de plantas de soja sob condições de déficit hídrico;
- ✓ Quantificar os teores de clorofila e carotenoides em plantas de soja sob diferentes regimes de restrição hídrica.

#### *1.2.2 Estresse salino*

- ✓ Determinar os parâmetros de crescimento (comprimento das raízes, altura e diâmetro do caule, número de folhas, massa fresca e massa seca da parte aérea e das raízes) de plantas de soja sob condições de salinidade;
- ✓ Mensurar as trocas gasosas (taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>, condutância estomática e transpiração) de plantas de soja submetidas à irrigação com diferentes níveis de salinidade;

- ✓ Estudar as alterações nos parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de plantas de soja sob os tratamentos;
- ✓ Determinar os teores de clorofila e carotenoides em plantas de soja sob diferentes regimes de tratamento salino.

## 2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1 A cultura da soja

No cenário brasileiro, a agricultura oferece uma cadeia de benefícios para o desenvolvimento da população e da economia do país. No ano de 2015, segundo o CEPEA (2017b), o ramo do agronegócio representou 21,35% do Produto Interno Bruto (PIB) do Brasil, fator importante com a geração de emprego e renda em contribuição direta para o desenvolvimento do país.

Segundo Hirakuri e Lazzarotto (2014), no Brasil, as regiões Sul e Centro-Oeste tornaram-se detentoras da maior área de produção da soja (81,04%) estimuladas na década de 70 pela adequação comercial favorável, o desenvolvimento das tecnologias de produção agrícola e o incentivo político às agroindústrias da região. Contudo, baseando-se no valor da cultura na economia do Brasil, esta vem se expandindo pelas áreas tropicais.

No Nordeste, a região denominada MATOPIBA, que compreende os Estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia, apresenta alta produtividade agrícola. No estado do Maranhão, a soja se insere como a principal cultura, abrangendo 815 mil ha (cerca de 55,8%) em área plantada, com produtividade de 2,489 milhões de toneladas e rendimento médio de 3.045 Kg/ha no ano de 2017, superando recordes em produtividade de anos anteriores (MARANHÃO, 2016; IMESC, 2017).

De acordo com os últimos dados oficiais publicados, o Maranhão contribuiu com 2,0% da produtividade nacional de soja em grãos em 2017, resultado bastante favorável e suficiente para superar o valor obtido em 2016 (1,3%) e enquadrar o estado como o 11º produtor brasileiro dessa oleaginosa (IBGE, 2017). Neste Estado, a cultura da soja está em constante expansão, entretanto, a região sul ainda detém a maior produtividade, com destaque para os municípios de Balsas, Tasso Fragoso, Sambaíba, Riachão e Alto Parnaíba (MARANHÃO, 2016).

Na safra mundial 2016/17, a produção de soja atingiu 351,3 milhões de toneladas, sendo os EUA o maior produtor mundial com 117,2 milhões de toneladas, seguido pelo Brasil (114 milhões de toneladas), Argentina (57,8 milhões de toneladas), China (12,9 milhões de toneladas), Índia (11,5 milhões de toneladas), Paraguai (10,3 milhões de toneladas) e Canadá (6,5 milhões de toneladas). Desses, os três primeiros países abrangem juntos cerca de 82,27% da produção mundial e 87,61% de toda a exportação da soja. Dentre os principais mercados, a China se

destaca com 8 milhões de toneladas seguida da União Europeia com 14,6 milhões de toneladas importadas de outros países (USDA, 2017).

Em 2015, a soja e seus produtos derivados contribuíram com 14,63% da exportação do país, fator decisivo para torná-la o produto capital (CONAB, 2016b). Com a crescente evolução do potencial produtivo da soja no Brasil, no ano 2016, a cultura proporcionou uma renda total de R\$ 103,4 bilhões, mesmo com os problemas climáticos ocorridos, isso significou um aumento de 2,17% para o ano (CEPEA, 2017a).

A cultura da soja oferece benefícios valorosos como produto, pois a composição das suas sementes compreende altos teores de proteínas e lipídios, com grande quantidade de ácidos insaturados, por essa razão há grande utilização desse vegetal na nutrição humana e animal (CHUFFA et al., 2014). Como fonte de energia renovável, por exemplo, a soja pode ser usada como matéria-prima para a síntese de biodiesel, embora existam divergências sobre a sua efetividade devido ao baixo rendimento de óleo, conseqüente aumento do custo de produção e a alta emissão de gases do efeito estufa durante as fases da cadeia produtiva (PIMENTEL e PATZEK, 2005; WESSELER, 2007; CERRI et al., 2017).

### ***2.1.1 Características da planta***

A soja (*Glycine max*), é uma planta autógama, dicotiledônea pertencente à família Fabaceae que abrange as demais leguminosas do gênero *Glycine*, compreendendo a espécie cultivada *G. max* e a ancestral silvestre *G. soja*. Suas células dispõem de um conjunto diplóide contendo 40 cromossomos e 35% do genoma constituído por heterocromatina (BARBIERI e STUMPF, 2008; SILVA, 2017).

A planta é uma herbácea anual com ciclo de vida entre 70 e 140 dias dependendo da cultivar, tem crescimento vertical que pode atingir alturas variáveis de 60 a 90 cm. Tem como características morfológicas o caule aéreo, piloso e ramificado com folhas de base obtusa ou redonda, trifolioladas, unifolioladas, compostas, estipuladas, pecioladas, pilosa e com coloração esverdeada. A flor dispõe de 5 pétalas desiguais, papilionadas, gerando vagem, também pilosas, com capacidade entre 3 a 5 sementes (CASTRO e KLUGE, 1999; WANI et al., 2012).

Durante o desenvolvimento vegetativo, a planta apresenta nós acima dos cotilédones compostos por folhas com apenas um folíolo. A germinação é epígea na qual o hipocótilo emerge,

retira os cotilédones do tegumento da semente e os projeta para fora do solo no início do desenvolvimento representando o estágio de emergência dos cotilédones (VE). Após isso, os cotilédones se mostram em estágio máximo de desenvolvimento e surge um par de folhas unifoliolada que se expandem para dar origem ao estágio de cotilédone (VC). O estágio V1 se caracteriza pela total expansão do par de folhas seguido da abertura da primeira folha trifoliolada. O estágio V2 ocorre analogamente ao anterior, com a abertura de nova folha trifoliolada acompanhado do surgimento de nódulos que auxiliam na fixação de nitrogênio. Os demais estádios (Vn) se sucedem de forma semelhante, enquanto surgirem folhas trifolioladas (NEPOMUCENO et al., 2007; CIAMPITTI, 2016).

O estágio reprodutivo abrange todo processo, desde o florescimento até a maturação integral. O estágio R1 corresponde ao começo do florescimento, quando uma flor está disposta em qualquer nó do caule. No R2, florescimento estabelecido, a flor surge em qualquer nó entre os dois últimos (superiores). Os estádios R3 e R4 representam o desenvolvimento da vagem inicial (vagem de 5 mm em qualquer um dos 4 nós superiores) e final (vagem de 2 mm em qualquer um dos 4 nós superiores), respectivamente. O desenvolvimento dos grãos ocorre no R5 (grãos de 3 mm em qualquer um dos 4 nós superiores) e o R6 (grãos verdes em qualquer um dos 4 nós superiores). O estágio R7 institui a fase inicial de maturação quando uma vagem no caule aparenta coloração madura. Por fim, o estágio R8 compreende a maturação final representada por 95% das vagens com coloração madura (NEPOMUCENO et al., 2007; CIAMPITTI, 2016).

A necessidade de água na soja varia de acordo com o estágio de desenvolvimento da cultura. Sionit e Kramer (1977) detalharam estudos nos diferentes estádios da soja e concluíram que as fases de formação e enchimento das vagens são mais sensíveis ao estresse. Ainda, Pejić et al. (2011), utilizando o fator de resposta da cultura, apontaram que a soja apresenta suscetibilidade ao estresse hídrico, com maior prejuízo efetivo no desenvolvimento da planta em estágio de formação e maturação de vagens e grãos, seguido do estágio de florescimento e com menores danos no estágio vegetativo.

Os solos salinos também afetam o crescimento de plantas das mais variadas culturas agrícolas. Em diferentes níveis de salinidade do solo, a fase reprodutiva da soja sofre prejuízos na formação de seus órgãos e a produtividade sofre redução mesmo em níveis intermediários de estresse (BUSTINGORRI e LAVADO, 2011). Khan et al. (2016) observaram reduções no crescimento, enchimento das vagens e produtividade em plantas submetidas à irrigação salina.

### ***2.1.2 Exigências edafoclimáticas***

A cultura da soja depende de condições edafoclimáticas favoráveis para o desenvolvimento no campo. Tais condições abrangem as exigências hídricas, fotoperíodo e temperatura.

A atuação direta da água no metabolismo da planta é fundamental para manutenção das funções vitais de transporte de substâncias, controle estomático, termorregulação, dentre outras. Logo na fase de germinação da soja é necessário que o nível de água no solo se mantenha entre 50% e 85%, valores inferiores ou superiores a essa margem afetam o desenvolvimento da planta (WANI et al., 2012).

No período de floração e enchimento de grãos, o consumo de água aumenta atingindo valores de 7-9 mm/dia; o consumo total varia, em geral, de 300 mm/ciclo a 800 mm/ciclo para bons rendimentos produtivos, dependendo da região, tipo de solo e cultivares (NEPOMUCENO et al., 2007; WANI et al., 2012). Nos casos de déficit hídrico durante a floração, o valor de perda estimado para a produtividade pode atingir até 52%. Quando o período de desenvolvimento atingido pela seca abrange o enchimento dos grãos, os efeitos se tornam mais severos (DOMUTA et al., 2018).

O cultivo da soja demonstra maior desenvolvimento e produtividade em regiões com temperaturas entre 20 °C e 30 °C, com melhores valores obtidos a 30 °C. Para o solo, a temperatura ideal pode variar, também, entre 20 °C e 30 °C, com melhor desempenho a 25 °C. Temperaturas baixas (10 °C) reduzem o crescimento e, em alguns casos, altas temperaturas (por exemplo, 40 °C) estimulam o crescimento. Em todos os casos, a floração e a produção das vagens são comprometidos (WANI et al., 2012; EMBRAPA, 2013).

A soja é uma planta de dia curto no qual o seu fotoperíodo estabelece relação direta com o florescimento. À medida que a latitude se altera o comprimento do dia também é alterado gerando problemas de adaptação do cultivar e conseqüente atraso do florescimento. Cultivares com período juvenil longo têm mais facilidade para se adaptar, por dispor de permanência maior no estágio vegetativo que as cultivares convencionais (NEPOMUCENO et al., 2007).

## **2.2 Estresses abióticos no crescimento e desenvolvimento de plantas**

A disponibilidade equilibrada de nutrientes no solo, água, luminosidade, temperatura e CO<sub>2</sub> promovem ótimo desempenho nas culturas (CRAMER et al., 2011; ASENSI-FABADO et al., 2017). Em geral, os fatores abióticos são variáveis, geram estresses temporários ou permanentes, e selecionam plantas com mecanismos de resposta para aclimação a esses ambientes (ASENSI-FABADO et al., 2017). Os estresses relacionados ao déficit hídrico e às altas concentrações de sais no solo compreendem o principal fator limitante na produtividade das culturas globais, ameaçando a segurança alimentar no mundo (FAO, 2015; ZHU, 2016).

### ***2.2.1 Efeitos do déficit hídrico em plantas***

A água estabelece essencialidade no desenvolvimento e metabolismo das plantas. Em geral, estas percebem a situação de estresse e utilizam mecanismos biológicos para se aclimatar à condição (ZHU, 2016). Imediatamente após a percepção do estresse pela planta, é desencadeado um mecanismo de resposta aguda que promove, dentre outros fatores, a redução imediata do alongamento foliar e supressão temporária das taxas de divisão celular, ocasionando déficit no crescimento das folhas (SKIRYCH e INZÉ, 2010). Com a persistência do estresse constante e estável, a planta exerce resposta aclimatativa com a finalidade de se resguardar para condições mais extremas (SKIRYCH e INZÉ, 2010).

A ecofisiologia da planta em relação ao déficit hídrico envolve respostas interligadas em cadeia. O estresse oxidativo gerado por essa condição, diminui a quantidade de clorofilas a e b presentes nas folhas e afeta a captação de luz para o processo fotossintético (ANJUM et al., 2011). A condutância estomática, por exemplo, pode ser reduzida pela ação do ácido abscísico (ABA) para o controle da transpiração foliar em condições de estresse hídrico. Esse efeito promove a diminuição das trocas gasosas foliares independente do estágio de desenvolvimento e diminui a concentração de CO<sub>2</sub> nos tecidos (LIU et al., 2005; XOCONOSTLE-CÁZARES et al., 2010). Nessa situação a produção de Adenosina trifosfato (ATP) nas mitocôndrias é afetada, gerando desbalanço energético e produção de EROs. A temperatura foliar se eleva pela deficiência da evapotranspiração e a necessidade de água na folha aumenta. (XOCONOSTLE-CÁZARES et al., 2010).

Em seguida, a fotossíntese é inibida pela ineficiência da atividade ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) que aumenta a fotorrespiração (KRON et al., 2008; MARTINS, 2008). A continuação da captação de luz pela planta com indisponibilidade de CO<sub>2</sub> aumenta a concentração de oxigênio molecular por meio da fotorrespiração, proporcionando a formação de EROs que ocasionam danos diretos ao aparato fotossintético com o comprometimento metabólico (BASU et al., 2016).

Taiz et al. (2017) afirmam que os processos fisiológicos possuem diferenças na suscetibilidade à deficiência hídrica. Alguns processos sofrem reduções como é o caso do crescimento celular (maior sensibilidade) nas partes aéreas, mas com expansão nas raízes a fim de aumentar a superfície de contato em busca da pouca água disponível. A redução da síntese de proteínas, condutância estomática, taxa fotossintética vem em sequência na medida em que o potencial hídrico diminui. Em contrapartida, o acúmulo de solutos e ABA aumentam na tentativa de manter os processos fisiológicos funcionando mesmo nessas condições do estresse.

Com a soja não é diferente, a indisponibilidade hídrica atua como o principal fator limitante para a produção na cultura. Teixeira et al. (2008) demonstraram reduções nos parâmetros morfológicos observados na germinação, biomassa, comprimento da raiz e comprimento da plântula nos vários genótipos estudados. Reduções nos parâmetros de comprimento da folha, raiz e parte aérea foram encontrados por Sionit e Kramer (1977). Mutava et al. (2015) observaram reduções de até 13% no conteúdo de clorofila da soja submetida ao estresse, além do decréscimo na fotossíntese líquida e condutância estomática. A taxa fotossintética pode ser reduzida como consequência da regulação e limitação estomática (CEREZINI et al., 2017; WANG et al., 2018).

Quando o estresse é relacionado aos estádios de desenvolvimento da soja, em fase reprodutiva, a cultura tende a sofrer mais danos irreversíveis referentes ao estresse quando comparados ao estágio vegetativo (KRON et al., 2008). Nas fases iniciais de formação da vagem, no início e fim da formação das sementes o estresse age de forma mais agressiva dentro do estágio reprodutivo (DOGAN et al., 2007; DOMUTA et al., 2018).

Na soja fatores de transcrição e ligação do DNA tem intensa atividade em sinalização ao estresse. Assim, ocorrem flutuações e mudanças no padrão da expressão de alguns genes em diferentes períodos do dia como forma de aclimação da planta às condições abióticas do meio (RODRIGUES et al., 2015). Esses genes agem em níveis específicos em relação ao estresse, alguns

atuam na sinalização e controle da transcrição, outros podem conservar as membranas e proteínas da célula e, finalmente, há os que controlam a dinâmica de água e íons (WANG, et al., 2003).

### ***2.2.2 Efeitos da salinidade em plantas***

Os solos são tidos como salinos quando há uma concentração excessiva de sais solúveis (Na, Mg e Ca), alterando a condutividade elétrica e a porcentagem de Na<sup>+</sup> trocável, atingindo valor igual ou superior a 4 dS m<sup>-1</sup> e menor que 15%, respectivamente (FAO, 2015; RIBEIRO et al., 2016).

A salinidade do solo pode ocorrer de forma natural (primária) ou através da ação do homem (secundária) (PARIHAR et al., 2015). Os processos naturais de acúmulo de sais ocorrem em regiões com baixa permeabilidade, em que os sais se depositam próximo à costa, são elevados por capilaridade das camadas inferiores do solo e podem se acumular em regiões em desnível por escoamento, além de advir de regiões áridas e semiáridas (PARIHAR et al., 2015; RIBEIRO et al., 2016; FERREIRA et al., 2016). Das ações antrópicas, a irrigação é apontada como o principal meio de salinização do solo, seja pelo uso de água com altos níveis de sais diluídos, seja pela ascensão de lençóis freáticos induzidos pela irrigação excessiva (PARIHAR et al., 2015; RIBEIRO et al., 2016).

Os efeitos salinos na planta são variáveis e dependentes de diferentes aspectos. O tempo de exposição da planta ao estresse salino, a quantidade de sais presentes no ambiente, influência de outros fatores bióticos e abióticos simultâneos ao estresse salino, os órgãos da plantas submetidos a essa condição adversa. Esses fatores podem amplificar os danos bioquímicos e fisiológicos levando a uma situação extrema de incompatibilidade com a sobrevivência da planta (PRISCO et al., 2016).

Nas plantas, as altas concentrações de sais no solo comprometem a absorção de água devido ao desbalanço osmótico entre as raízes e o solo com a redução do potencial hídrico. Como consequência direta os íons acumulados nos tecidos geram toxicidade e estresse oxidativo para a planta, reduzem os níveis de clorofila e a taxa fotossintética, ocasionam desequilíbrio nutricional e produtivo (PARIHAR et al., 2015).

As condições de salinidade excessiva afetam a homeostase da planta decorrendo em alterações dos fatores osmóticos e iônicos. No primeiro, o acúmulo de Na<sup>+</sup> no solo diminui o

potencial hídrico do sistema solo-planta e compromete a absorção da água disponível, estimula a sua absorção pelas raízes através da diferença de concentração, como consequência aumenta a competição desse íon com o  $K^+$  baseando-se na semelhança entre eles (HORIE et al., 2012, PRISCO et al., 2016). Posteriormente, ocorre a alteração do potencial eletroquímico por despolarização da membrana plasmática, o efluxo de íons  $K^+$  e o acúmulo dos íons  $Na^+$  no vacúolo celular como tentativa de aclimação (MIRANDA, 2015; TAIZ et al., 2017; RAHNESHAN et al., 2018).

Como resposta ao estresse a planta sofre mudanças fisiológicas sequenciais iniciadas com o desequilíbrio na absorção de água e nutrientes, seguido pela alteração do metabolismo no que diz respeito aos hormônios relacionados à produção de EROs e às trocas gasosas (MIRANDA, 2015). No prosseguimento do estresse, a fisiologia do crescimento e desenvolvimento da planta é afetada pela redução nas taxas de expansão e divisão celular. Nos casos extremos de exposição à salinidade, essas alterações induzem a senescência e morte da planta (PRISCO et al., 2016).

Nestas condições de estresse permanente, a planta apresenta sintomas degradativos que afetam vias metabólicas essenciais para a manutenção da vida (MIRANDA, 2015). Fatores de estresse iônico desencadeiam processos como a senescência das folhas e a redução da taxa fotossintética, da síntese de proteínas e do desenvolvimento foliar. Por outro lado, os fatores de estresse osmótico levam ao alongamento celular, dificuldades na absorção de água e no desenvolvimento foliar. Como consequência ocorre morte celular da parte aérea e raízes, necrose e clorose celular (HORIE et al., 2012; PRISCO et al., 2016).

Em cultivares de soja, a salinidade compromete o crescimento da planta e suas atividades fisiológicas. Diminuições significativas no conteúdo e na atividade da Rubisco correlacionam-se à redução da taxa fotossintética, condutância estomática e disponibilidade de  $CO_2$  (HE et al., 2014). Essas alterações fisiológicas alteram parâmetros de biomassa e crescimento das raízes, parte aérea, além do balanço nutricional e produtividade (BUSTINGORRI e LAVADO, 2011; LI et al., 2017).

#### **2.4 Mecanismos de tolerância aos estresses hídrico e salino**

Os efeitos associados à indisponibilidade hídrica podem ser variáveis de acordo com as condições nas quais a planta encontra-se submetida. A aclimação ao estresse depende do tempo de duração dessa condição, do estágio de crescimento e de características morfológicas e

fisiológicas, que por sua vez variam de acordo com a espécie (BARTELS e SOUER, 2003). Plantas consideradas tolerantes à seca são dotadas de características adaptativas que abrangem o aumento da resistência do protoplasma, adequação da capacidade elástica da célula e a conservação do turgor (BASU et al., 2016).

O acúmulo de ROS, em desequilíbrio pela ação do estresse, gera efeitos danosos ao metabolismo e à estrutura de macromoléculas funcionais da célula. Como estratégia, as plantas tolerantes dispõem de mecanismos de defesa antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos que por meio de substâncias, reduzem os efeitos diferenciais do desbalanço entre a produção e eliminação das EROs (FANG e XIONG, 2015)

A diminuição na densidade estomática em caso de estresse hídrico severo, assim como o aumento no estresse moderado atuam como mecanismos de tolerância ao promoverem o melhor rendimento fotossintético durante a seca e a melhor eficiência do uso da água (WUE) (BASU et al., 2016). O aumento nos níveis de ABA para reduzir condutância estomática a fim de evitar a perda de água pela transpiração, promove o acúmulo de açúcares como substrato para produção de energia, produção de metabólitos secundários e lignina (MUTAVA et al., 2015; TAIZ et al., 2017). Essas alterações metabólicas são essenciais para a manutenção da vida da planta por lhe conferir maior resistência aos danos gerados pelos estresses abióticos através do ajustamento osmótico, assim como ocorre no estresse salino.

O mecanismo de tolerância à salinidade atua em fases sequenciais a partir a prevenção ou redução do prejuízo ocasionado, reestabelecimento homeostático e, por fim, o crescimento da planta é retomado, mesmo que em escala diminuída (HE et al., 2015). Essas fases atuam de diferentes formas na planta. Como a salinidade proporciona o desequilíbrio iônico, proteínas de transporte transmembrana como a  $H^+$ -ATPase,  $H^+$ -PPase,  $Ca^{2+}$ -ATPase, além dos carreadores de transporte ativo secundário conduzem fluxos de íons através da membrana a fim de promover a tolerância (HASEGAWA et al., 2000; TAIZ et al., 2017). A biossíntese de osmólitos produz metabólitos osmoprotetores que se acumulam no meio intracelular em proporção do aumento do gradiente osmótico externo, ou seja, álcoois de açúcar, açúcares complexos e outros metabólitos podem promover o equilíbrio osmótico em condições de salinidade (HASEGAWA et al., 2000).

A produção de alguns aminoácidos pela planta proporciona maior tolerância à salinidade. Esse mecanismo aumenta o metabolismo da glicina, fenilalanina, aspartato, prolina, glutamato, isoleucina e alanina, que reequilibram o conteúdo de sódio e potássio, aumentam a glicólise e a

resistência da membrana plasmática, além de exercer ação antioxidante contra o estresse (LI et al., 2017).

## **2.5 Melhoramento genético de plantas para tolerância aos estresses abióticos**

Borém et al. (2017) definem o melhoramento de plantas, em geral, como a aplicação de técnicas com base genética nas plantas de forma a ampliar a sua utilidade para o ser humano. O melhoramento genético permite a maior eficiência dos sistemas produtivos mesmo em ambientes em que as condições bióticas e abióticas não são favoráveis. Sua aplicação permite que a produção de alimento acompanhe o crescimento populacional continuado com a expansão mínima das áreas agrícolas, ou seja, o melhoramento induz a alta produtividade sem a necessidade de ampliar a área de cultivo.

No caso da soja, seu alto valor agregado em todo o mundo sempre induziu contínuas pesquisas voltadas ao melhoramento genético com o intuito de atingir altos índices de produtividade e adaptação. Hamawaki et al. (2005) apontam para a importância do desenvolvimento constante de novas cultivares mais resistentes às doenças, às condições abióticas e com alta produtividade. Tais pesquisadores ainda apresentaram uma nova cultivar desenvolvida por meio da hibridação.

Os estudos de melhoramento genético da soja são desenvolvidos com a finalidade de ampliar o potencial produtivo, a resistência às doenças, o incremento na aclimatação aos estresses abióticos e o aumento da composição química nutricional dos grãos. O melhoramento convencional ainda é amplamente difundido na cultura, mas dispõe de entraves como a impossibilidade de transmitir apenas os genes desejáveis através das gerações, variabilidade genética reduzida em alguns casos e auto-incompatibilidade sexual na transmissão de genes nos cruzamentos (LU et al, 2008). Com isso, a tecnologia transgênica atua como alternativa favorável para sanar os impasses naturais do melhoramento convencional, mas ainda caminha a passos lentos para solucionar os problemas de ordem ambiental.

O início dos programas de melhoramento da soja no Brasil tem registro no Rio Grande do Sul em 1930, que deu origem ao cultivar “Pioneira”, em 1960. Foi também nesse estado que, de forma ilegal, iniciou-se o cultivo de soja transgênica em 1998, que por lei só seria liberada em

2005. Posteriormente, os programas de melhoramento se expandiram pelos demais estados ampliando as fronteiras para o cultivo da soja (SILVA et al., 2017).

Hu e Xiong (2014) apontam os desafios ainda presentes para o melhoramento de plantas resistentes a estresses e assinalam quatro pontos necessários para a investigação: i) estudos voltados à arquitetura e plasticidade da raiz, que são essenciais, mas escassos; ii) estudos interligados entre genética, biologia e ambiente, além da observação dos efeitos de diferentes estresses atuando em conjunto; iii) elucidação das vias de sinalização ainda desconhecidas; iv) explorar dados genotípicos e fenotípicos para a produção de ferramentas na engenharia genética.

Portanto, a metodologia comparativa para a seleção de genótipos tolerantes aos variados estresses é crucial para a redução de perdas na produtividade e otimização dos recursos utilizados nessa atividade, além de oferecer resposta rápida para essa questão.

### 3. METODOLOGIA

#### 3.1 Caracterização da área experimental e material vegetal

Os experimentos foram conduzidos no período de novembro de 2017 a julho de 2018 em uma casa de vegetação com ambiente controlado, localizada no Centro de Desenvolvimento Tecnológico (CDT), da Empresa Brasileira de Infraestrutura Aeroportuária (Infraero), na cidade de Imperatriz, Maranhão, Brasil (coordenadas geográficas: 5°31'32" de latitude sul, 47°26'35" de longitude oeste e altitude aproximada de 92 m). A região possui clima do tipo B1wA'a' de acordo com a classificação climática de Köppen (1948), com clima úmido e deficiência hídrica moderada. Os experimentos foram conduzidos utilizando sementes de oito genótipos comerciais de soja utilizados no estado do Maranhão: M8372 IPRO (Monsoy), BMX BÔNUS IPRO (Brasmax), M8808 IPRO (Monsoy), M8349 IPRO (Monsoy), TEC7022 (BASF), AS3850 IPRO (Agroeste), RK8115 IRPO (KWS) e RK8317 IPRO (KWS).

#### 3.2 Condições de cultivo e tratamentos

Os experimentos foram conduzidos em vasos plásticos de 7,5 dm<sup>3</sup> preenchidos com solo proveniente de diferentes pontos de uma área agrícola da cidade de Imperatriz-MA. As amostras de solo foram coletadas na camada superficial de 0 a 0,20 m, secas ao ar, peneiradas em poros de 4 mm, analisadas quanto a composição química e os nutrientes corrigidos de acordo com a necessidade (Tabela 1). Os valores foram calculados para cada vaso sendo aplicados 5,55 g de Ca(NO<sub>3</sub>) para adição de cálcio e nitrogênio, 12,7 g de superfosfato simples, 1,5 g de KCl, 1,6 g de uréia para complementar os níveis de nitrogênios incrementados pelo nitrato de cálcio e 2,8 g de MgSO<sub>4</sub>.

**Tabela 1.** Resultados da análise química de amostras de material dos solos empregados (0 – 20 cm de profundidade).

pH (CaCl <sub>2</sub> )	M.O. (g Kg <sup>-1</sup> )	P (mg dm <sup>-3</sup> )	K	Ca	Mg	Al	H+Al (cmol dm <sup>-3</sup> )	SB	CTC	V (%)
4,8	12,0	30,4	0,16	2,20	0,38	0,00	1,40	2,74	4,14	66,3

Na semeadura foram colocadas 4 sementes por vaso em covas de 1,0 cm. As plantas foram irrigadas manualmente, entre 15:30h e 17:00h, a cada três dias com base na capacidade de campo do solo. A adubação de base e cobertura para a correção do solo ocorreu durante as irrigações iniciais. Após 7 dias da semeadura ocorreu o primeiro desbaste e o segundo no décimo quarto dia de experimento, restando apenas uma planta por vaso.

Para o estresse hídrico, os tratamentos foram os seguintes: tratamento irrigado (Irr) com irrigação a cada 3 dias, seca moderada (SeM) com irrigação a cada 6 dias e seca severa (SeM) com irrigação a cada 12 dias. No estresse salino, o segundo fator foi constituído pelos seguintes tratamentos: não salino (NS), água com condutividade elétrica de  $0,8 \text{ dS m}^{-1}$ , salinidade moderada (SaM) a  $4,0 \text{ dS m}^{-1}$  e salinidade severa (SaS) a  $8,0 \text{ dS m}^{-1}$ , permitindo a lixiviação de 15% do volume adicionado a fim de evitar o excesso de sais para SaM e SaS. A irrigação salina foi preparada através da mistura de NaCl, CaCl<sub>2</sub> e MgCl<sub>2</sub> na proporção de 7:2:1, respectivamente. Em seguida, a concentração foi calculada para 500 L de água e adicionados aproximadamente 1,280 Kg da mistura para atingir  $4 \text{ dS m}^{-1}$  e 2,560 Kg para  $8 \text{ dS m}^{-1}$ . A condutividade elétrica da água de irrigação foi monitorada diariamente por um condutivímetro de bolso AKSO (AK51).

### **3.3 Amostragem e parâmetros avaliados**

#### ***3.3.1 Coleta do material vegetal e parâmetros de crescimento***

Após 24 dias do início dos tratamentos ocorreu a coleta de cinco plantas em cada tratamento. Na ocasião, a parte aérea (folhas + caules) foi excisada das raízes para determinar os seguintes parâmetros:

- I. Altura da Planta (AP);
- II. Diâmetro do Caule (DC);
- III. Comprimento das Raízes (CR);
- IV. Número de Folhas (NF);
- V. Número de Folíolos (NFL);

Posteriormente, as raízes foram retiradas do solo e lavadas com água destilada. Após as avaliações iniciais, a planta foi dividida em raiz, caule e folha para a determinação da massa

fresca (MF). O material coletado foi seco em estufa, sendo determinadas a massa seca (MS) das folhas, dos caules e das raízes.

### 3.1.2 Trocas gasosas e fluorescência da clorofila

No dia anterior à coleta, um analisador de gás no infravermelho (IRGA, LI-COR 6400-XT, USA) foi utilizado para mensurar os parâmetros de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila a (clf a) utilizando uma câmara de medição de fluorescência foliar. As avaliações foram realizadas sob concentração de CO<sub>2</sub> e PPF<sub>D</sub> (*Photosynthetic Photon Flux Density*) constantes (~400 µmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> e 1.200 µmol fótons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, respectivamente), sendo analisada a primeira folha completamente expandida. Foi avaliada a eficiência fotoquímica do fotossistema II em função dos parâmetros de fluorescência máxima (F<sub>m</sub>) e fluorescência variável (F<sub>v</sub>), após 30 min de aclimação da folha ao escuro; fluorescência máxima (F<sub>m</sub>') e fluorescência no estado de equilíbrio dinâmico (F<sub>s</sub>) com as plantas submetidas à luminosidade; e fluorescência basal (F<sub>o</sub>'). As trocas gasosas foram avaliadas por meio dos parâmetros de condutância estomática (g<sub>s</sub>), concentração interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>), fotossíntese (A) e transpiração (E). Com base nesses resultados, foram determinadas as seguintes variáveis fotoquímicas:

I. Eficiência quântica potencial do fotossistema II (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>);

$$\frac{F_v}{F_m}$$

II. Eficiência quântica efetiva do fotossistema II (φPSII);

$$\frac{\Delta F}{F_m'} \text{ ou } \phi_{PSII}$$

III. Coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência (qP);

$$qP = \frac{(F_m' - F_s)}{(F_m' - F_o')}$$

IV. Coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ);

$$NPQ = \frac{(F_m - F_m')}{F_m'}$$

V. Taxa aparente de transporte de elétrons (ETR).

$$ETR = \frac{\Delta F}{F_m'} \times PPF_D \times 0,5 \times 0,84$$

### 3.1.3 Determinação dos pigmentos fotossintéticos

Para determinar os teores de clorofila *a* (Clf *a*) e *b* (Clf *b*) e carotenoides, discos foliares foram imersos em solução de Dimetilsulfóxido (DMSO) saturado com carbonato de cálcio durante 48 h, ao abrigo da luz. O material foi colocado no banho-maria (TE-054 MAG, Tecnal) a 65 °C durante 1 h e os valores dos parâmetros foram estimados com o uso de equações baseadas nas leituras de absorvância pelo espectrofotômetro a 480, 649 e 665 nm. Finalmente, os discos foliares foram lavados com água destilada e colocados em estufa com circulação forçada de ar (WELLBURN, 1994). Os teores de Clf *a*, Clf *b* e carotenoides foram expressos por unidade de massa seca através das seguintes fórmulas:

$$\begin{aligned} \text{Clorofila } a \text{ (Clf } a) &= 12,47_{A665} - 3,62_{A649} \\ \text{Clorofila } b \text{ (Clf } b) &= 25,06_{A649} - 6,50_{A665} \\ \text{Clorofila total (} a+b) &= 7,15_{A665} + 18,71_{A649} \\ \text{Carotenoides} &= \frac{(1000_{A480} - 1,29 \text{ Clf } a - 53,78 \text{ Clf } b)}{220} \end{aligned}$$

### 3.1.4 Análise estatística dos dados

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC), em arranjo fatorial 8 x 3 para ambos os tratamentos de estresse, sendo o primeiro fator constituído de oito genótipos de soja e o segundo fator por três tratamentos de estresse. Cada tratamento foi composto por cinco repetições com a unidade experimental constituída por uma planta. Os resultados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias dos tratamentos que apresentaram diferença significativa foram comparados através do teste de Tukey ( $P \leq 0,05$ ) através do programa SISVAR (FERREIRA, 2011).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Parâmetros biométricos

#### 4.1.1 Estresse hídrico

A análise de variância sobre a avaliação do crescimento das plantas submetidas ao estresse hídrico é mostrada na Tabela 2. Em todos os casos houve efeito significativo do estresse hídrico e interação entre os tratamentos para as características analisadas, com exceção da interação Genótipo vs Tratamento para o diâmetro do caule e a altura da planta.

**Tabela 2.** Resumo das análises de variância de diâmetro do caule (DC), altura da planta (AP), comprimento da raiz (CR), número de folhas (NF) e número de folíolos (NFL) referente à avaliação de genótipos de soja sob estresse hídrico.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios				
		Estresse Hídrico				
		DC (cm)	AP (cm)	CR (cm)	NF	NFL
Genótipos (G)	7	0,679*	728,198**	134,900*	41,124**	367,732**
Tratamentos (T)	2	45,103**	971,094**	488,366**	1085,358**	10124,808**
G vs T	14	0,457 <sup>NS</sup>	44,299 <sup>NS</sup>	105,935*	19,492**	175,246**
Erro médio	96	0,273	61,877	54,557	5,500	50,508
Média Geral		4,494	41,735	36,256	12,767	34,492
CV (%)		11,61	18,85	20,37	18,37	20,60

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.  
GL: graus de liberdade.

Na Tabela 3 encontram-se as médias do diâmetro do caule, altura da planta, comprimento da raiz, número de folhas e número de folíolos dos genótipos submetidos aos tratamentos de estresse hídrico. Sob condições controle, plantas M8372 e RK8115 apresentaram maiores valores de diâmetro do caule em comparação aos outros genótipos de soja. Contudo, para essa variável, tanto no tratamento de seca moderada (SeM) quanto na seca severa (SeS), não houve diferenças significativas entre os genótipos avaliados. Mesmo assim, houve redução do DC em todas as plantas com a aplicação dos tratamentos SeM e SeS em comparação ao Irr, onde apenas o RK8317 mostrou decréscimo significativo entre os tratamentos SeM e SeS.

**Tabela 3.** Médias do diâmetro do caule (DC), altura da planta (AP), comprimento da raiz (CR), número de folhas (NF) e número de folíolos (NFL) de genótipos de soja após 24 dias de tratamentos de estresse hídrico.

Genótipos	Tratamentos	DC (cm)	AP (cm)	CR (cm)	NF	NFL
M8372	Irr	6,202 Aa	50,400 Aab	32,600 Ba	21,200 Aabc	59,200 Aab
	SeM	3,710 Ba	43,400 ABab	37,352 Ba	11,400 Ba	30,400 Ba
	SeS	3,430 Ba	38,000 Bb	51,600 Aa	8,600 Ba	21,800 Ba
BMX BÔNUS	Irr	5,592 Aab	42,400 Aab	30,600 Aa	18,600 Abcd	54,200 Aabc
	SeM	4,192 Ba	41,400 Aab	30,200 Aa	11,200 Ba	29,600 Ba
	SeS	3,818 Ba	29,000 Bb	37,500 Aabc	7,800 Ba	19,400 Ba
M8349	Irr	5,024 Ab	46,000 Aab	39,400 Aa	17,000 Acde	49,800 Abcd
	SeM	3,918 Ba	43,400 Aab	33,400 Aa	10,400 Ba	27,200 Ba
	SeS	3,534 Ba	37,400 Ab	33,800 Abc	9,000 Ba	23,000 Ba
TEC7022	Irr	6,020 Aab	38,000 Ab	30,000 Aa	24,000 Aa	68,000 Aa
	SeM	4,304 Ba	36,400 Ab	34,800 Aa	10,400 Ba	27,200 Ba
	SeS	3,912 Ba	32,600 Ab	40,000 Aabc	9,800 Ba	25,400 Ba
AS3850	Irr	5,638 Aab	54,600 Aa	31,200 Aa	13,600 Ae	36,600 Ad
	SeM	3,808 Ba	45,400 ABab	36,400 Aa	9,200 Ba	23,600 Ba
	SeS	3,332 Ba	38,800 Bb	36,400 Abc	7,800 Ba	19,400 Ba
RK8115	Irr	6,168 Aa	35,000 Ab	32,200 Aa	23,000 Aab	65,000 Aa
	SeM	4,162 Ba	31,000 Ab	39,750 Aa	10,800 Ba	28,200 Ba
	SeS	3,976 Ba	27,750 Ab	31,200 Ac	11,600 Ba	31,200 Ba
M8808	Irr	5,600 Aab	55,400 Aa	34,000 Ba	15,400 Ade	41,800 Acd
	SeM	4,048 Ba	52,000 Aa	41,800 Aba	10,000 Ba	26,000 Ba
	SeS	4,072 Ba	54,400 Aa	47,750 Aab	10,200 Ba	26,600 Ba
RK8317	Irr	5,354 Aab	50,400 Aab	31,400 Aa	17,000 Acde	47,000 Abcd
	SeM	4,530 Ba	43,000 ABab	37,800 Aa	10,600 Ba	27,800 Ba
	SeS	3,512 Ca	35,500 Bb	39,000 Aabc	7,800 Ba	19,400 Ba

Médias seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico dentro do mesmo genótipo, enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, médias seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função dos genótipos de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

O genótipo M8808 apresentou maior média na altura da planta em todos os tratamentos e, juntamente aos genótipos M8349, TEC7022 e RK8115, não foi registrada redução significativa na AP quando submetidos aos tratamentos de SeM e SeS, sugerindo maior tolerância dentre os genótipos (Tabela 3). Já o BMX Bônus não mostrou alteração na AP pelo tratamento SeM, enquanto que o genótipo RK8115 apresentou os menores valores de crescimento, independente do estresse.

Os genótipos M8372 e M8808 aumentaram o comprimento da raiz sob condições de seca, enquanto os demais não mostraram qualquer alteração em função do estresse hídrico (Tabela 3).

Sob estresse hídrico moderado, não foi observada diferença significativa no CR das plantas de soja, entretanto, sob seca severa, menor taxa de crescimento da raiz foi registrada no genótipo RK8115.

O estresse hídrico reduziu significativamente o número de folhas das plantas de soja de todos os genótipos, em comparação ao controle; entretanto, não houveram variações significativas entre os genótipos sob condições de seca, mesmo com a severidade do estresse (Tabela 3). Resultados similares foram observados para o o número de folíolos.

#### 4.1.2 Estresse salino

A Tabela 4 apresenta o resumo da análise de variância do crescimento dos genótipos de soja sob condições de estresse salino. Houve efeito significativo a  $p \leq 0,01$  nas fontes de variação genótipos e tratamentos, bem como para a interação G vs T para todas as características avaliadas.

**Tabela 4.** Resumo das análises de variância do diâmetro do caule (DC), altura da planta (AP), comprimento da raiz (CR), número de folhas (NF) e número de folíolos (NFL) referentes aos genótipos de soja sob estresse salino.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios				
		Estresse Salino				
		DC (cm)	AP (cm)	CR (cm)	NF	NFL
Genótipo (G)	7	10,166**	676,271**	539,058**	153,222**	1269,659**
Tratamento (T)	2	147,712**	10871,557**	3572,501**	2012,857**	16772,911**
G vs T	14	8,099**	1124,658**	532,066**	44,849**	304,785**
Erro médio	96	0,243	32,995	28,017	6,010	52,952
Média Geral		4,245	37,453	26,505	12,351	34,019
CV (%)		11,61	15,34	19,97	19,85	21,39

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.  
GL: graus de liberdade.

As médias de DC, AP, CR, NF e NFL das plantas avaliadas sob condições de estresse salino são apresentadas na Tabela 5. Em todos os tratamentos, plantas RK8115 demonstraram maior DC sob salinidade moderada (SaM) em relação aos demais genótipos. Sob estresse salino moderado (CE de 4,0 dS m<sup>-1</sup>), plantas dos genótipos BMX Bônus, M8349, RK8115, M8808 e RK8317 mostraram maior tolerância, não havendo diferença significativa para o controle. Já sob estresse salino severo (CE de 8,0 dS m<sup>-1</sup>), plantas dos genótipos TEC7022, AS3850, M8808 e RK8317 apresentaram sinais senescência e morreram entre o primeiro e segundo tempo de coleta, ao passo

que os genótipos M8372, BMX Bônus, M8349 e RK8115 apresentaram maior valor significativos de DC sem diferença entre eles, mas com redução significativa em relação aos seus respectivos NS (Tabela 5).

**Tabela 5.** Médias do diâmetro do caule (DC), altura da planta (AP), comprimento da raiz (CR), número de folhas (NF) e número de folíolos (NFL) dos genótipos de soja após 24 dias de exposição ao estresse salino.

Genótipos	Tratamentos	DC (cm)	AP (cm)	CR (cm)	NF	NFL
M8372	NS	6,202 Aa	50,400 Aab	32,600 Aa	21,200 Aabc	59,200 Aab
	SaM	4,586 Bbc	45,500 Ab	35,250 Aa	12,500 Bbc	35,000 Bbc
	SaS	4,232 Ba	43,668 Aa	38,000 Aa	9,668 Ba	25,000 Ba
BMX BÔNUS	NS	5,592 Aa	42,400 Abc	30,600 Aa	18,600 Abcd	54,200 Aabc
	SaM	5,068 Aabc	43,500 Ab	23,750 Ab	14,500 Bbc	41,000 Babc
	SaS	3,860 Ba	33,000 Bab	25,332 Ab	8,000 Ca	20,000 Ca
M8349	NS	5,024 Ab	46,000 Aabc	39,400 Aa	17,000 Acde	49,800 Abcd
	SaM	4,874 Aabc	43,400 Ab	28,600 Bab	11,000 Bbc	29,000 Bbc
	SaS	3,872 Ba	39,000 Aab	33,000 ABab	9,000 Ba	23,000 Ba
TEC7022	NS	6,020 Aa	38,000 Ac	30,000 Aa	24,000 Aa	68,000 Aa
	SaM	5,032 Babc	38,750 Ab	36,750 Aa	15,500 Bab	42,500 Bab
	SaS	*	*	*	*	*
AS3850	NS	5,638 Aab	54,600 Aa	31,200 Aa	13,600 Ae	36,600 Ad
	SaM	4,282 Bc	46,250 Ab	34,500 Aa	10,250 Ac	26,750 Ac
	SaS	*	*	*	*	*
RK8115	NS	6,168 Aa	35,000 Ac	32,200 Aa	23,000 Aab	65,000 Aa
	SaM	5,642 Aa	37,000 Ab	31,000 Aab	19,668 Aa	55,000 Aa
	SaS	4,572 Ba	31,668 Ab	28,668 Aab	11,000 Ba	29,000 Ba
M8808	NS	5,600 Aab	55,400 Ba	34,000 Aa	15,400 Ade	41,800 Acd
	SaM	5,308 Aab	72,332 Aa	32,668 Aab	13,332 Abc	36,000 Abc
	SaS	*	*	*	*	*
RK8317	NS	5,354 Aab	55,000 Aa	31,400 Aa	17,000 Acde	47,000 Abcd
	SaM	4,968 Aabc	48,000 Ab	27,200 Aab	12,200 Bbc	32,600 Bbc
	SaS	*	*	*	*	*

Médias seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse salino dentro do mesmo genótipo; enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, médias seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função dos genótipos de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

\* Plantas apresentaram sinais de senescência e morreram antes do tempo de coleta

Sob estresse salino, plantas dos genótipos M8372, M8349 e RK8115 não apresentaram alterações significativas na AP, independente do nível de estresse (Tabela 5). Na presença de salinidade moderada, os maiores valores de AP foram observados nas plantas do genótipo M8808,

que, aumentou seu crescimento em altura como resposta a esse estresse, embora não tenha resistido à doses severas de salinidade. Por outro lado, sob salinidade severa, os maiores valores de AP, dentre os genótipos sobreviventes, foram registrados no genótipo M8372 (Tabela 5).

Em relação ao CR, apenas plantas M8349 apresentaram reduções significativas pelo estresse salino moderado, em relação ao respectivo controle (Tabela 5); enquanto que, na presença da salinidade excessiva, plantas dos genótipos M8372, BMX Bônus e RK8115 não sofreram qualquer alteração no CR e os demais genótipos demonstraram alta susceptibilidade.

Sob condições de estresse salino moderado, plantas dos genótipos RK8115, AS3850 e M8808 não apresentaram reduções significativas no NF em comparação aos respectivos controles (Tabela 5). Por outro lado, plantas dos genótipos M8372 e M8349 mostraram decréscimos significativos pela salinidade moderada na água de irrigação, sendo observado efeito similar quando as plantas foram expostas ao estresse salino severo. Além disso, nesse mesmo tratamento, os genótipos que sobreviveram ao estresse, mostraram reduções drásticas no NF, havendo diferenças significativas entre si. De modo geral, as alterações no NFL em função dos tratamentos de estresse nos genótipos RK8115, AS3850 e M8808 foram praticamente idênticas ao observado para NF (Tabela 5), sendo que o genótipo RK8115 mostrou também maior NFL sob condições de SaM.

#### **4.2 Parâmetros de biomassa**

Quando os dados de massa fresca das plantas foram analisados, observou-se interação significativa (G vs T) para todos os parâmetros de biomassa (MFF, MFC e MFR), com excessão do MFC sob restrição hídrica. As fontes de variação G e T mostraram variações significativas para o teste F a 1% e 5% de probabilidade para todos parâmetros analisados, tanto para o estresse hídrico quanto para o salino (Tabela 6).

De maneira geral, na ausência de estresse hídrico e salino, as plantas de soja dos tratamentos controles (Irr e NS) apresentaram valores de massa fresca similares entre todos os genótipos (Figura 1). Em todos os casos, os estresses abióticos promoveram reduções drásticas na produção de biomassa fresca das raízes, caules e folhas, sendo mais evidente e severo sob condições de alta salinidade.

**Tabela 6.** Resumo das análises de variância da massa fresca das folhas (MFF), massa fresca do caule (MFC), massa fresca das raízes (MFR) dos genótipos de soja após 24 dias da aplicação dos tratamentos de estresse hídrico e salino.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios					
		Estresse Hídrico			Estresse Salino		
		MFF (g/planta)	MFC (g/planta)	MFR (g/planta)	MFF (g/planta)	MFC (g/planta)	MFR (g/planta)
Genótipo (G)	7	8,066*	12,556**	94,199**	49,918**	36,046**	130,744**
Tratamento (T)	2	1055,423**	1149,620**	2001,529**	1368,410**	1451,521**	2870,521**
G vs T	14	8,441**	5,151 <sup>NS</sup>	17,527**	29,396**	22,592**	77,874**
Erro médio	96	3,261	3,641	4,994	2,761	3,945	7,847**
Média Geral		9,327	8,704	11,591	9,911	9,237	13,626
CV (%)		19,36	21,92	19,28	16,77	21,50	20,56

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.  
GL: graus de liberdade.

#### 4.2.1 Estresse hídrico

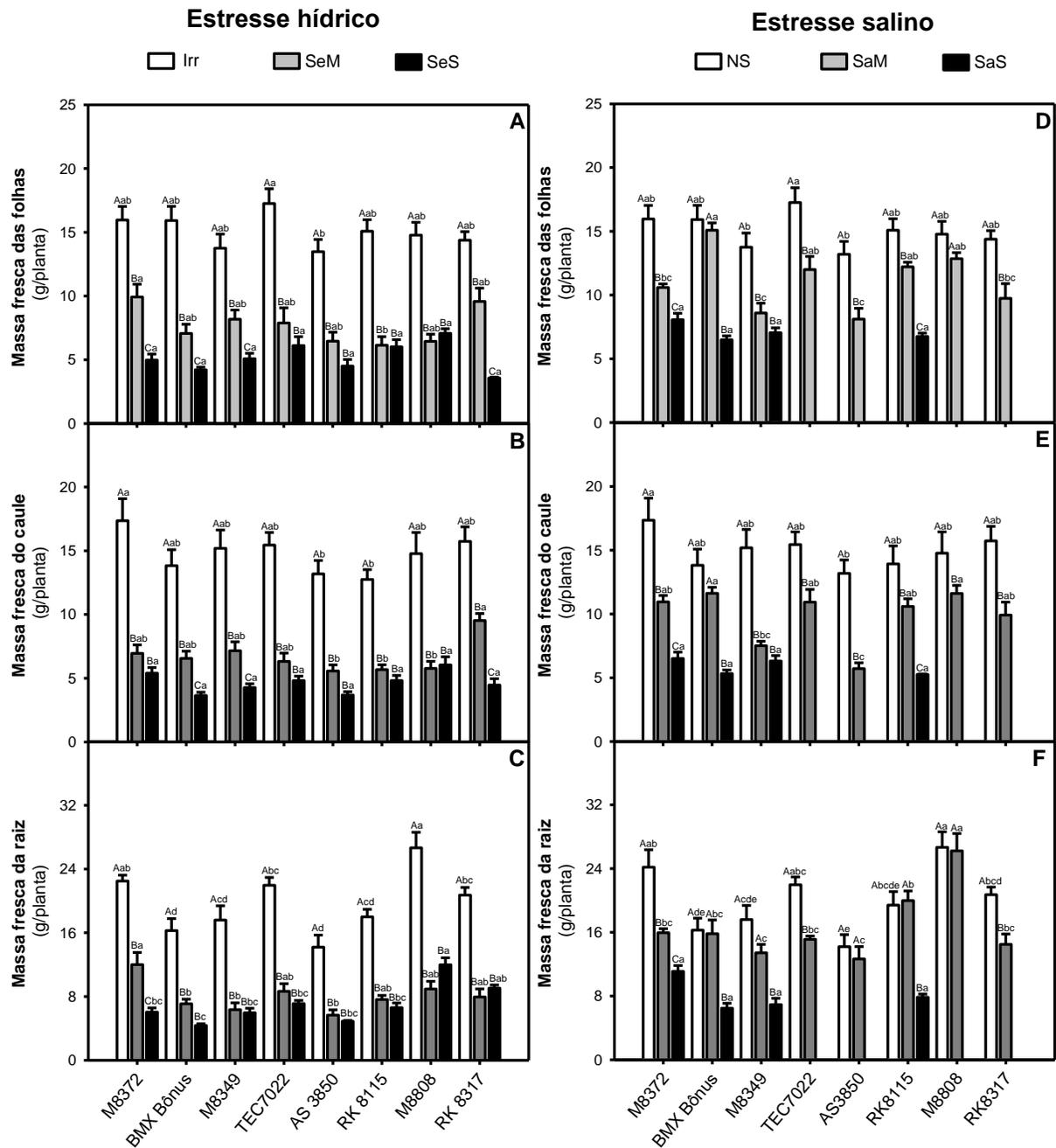
Nas folhas, a massa fresca foi reduzida na ordem de 48,69% para o tratamento SeM e de 65,50% para o SeS. Sob condições de SeM, o genótipo M8322 apresentou valor de MFF superior aos demais, enquanto plantas do genótipo RK8115 mostraram o pior desempenho na presença de estresse (Figura 1A). Sob SeS, todos genótipos apresentam valores similares de MFF, com leve superioridade numérica (porém, sem haver diferença significativa) para o genótipo M8808.

Independente do genótipo de soja, o estresse hídrico reduziu significativamente a MFC em comparação ao Irr (Figura 1B); contudo, os valores de MFC dos genótipos M8372, TEC7022, AS3850, RK8115 e M8808 não apresentaram diferença significativa em função dos tratamentos SeM e SeS. Em contrapartida, o genótipo RK8317 apresentou maior MFC sob estresse SeM, e os genótipos AS3850, RK8115 e M8808 demonstraram maior sensibilidade, com os menores índices de MFC. Para SeS, todos os genótipos mostraram o mesmo comportamento, com decréscimos na biomassa em relação ao controle, e sem diferença significativa ( $P > 0,05$ ) entre os genótipos (Figura 1B).

A massa fresca das raízes foi reduzida de modo similar quando as plantas foram expostas ao estresse hídrico, tanto para o moderado quanto para o severo (Figura 1C). Sob déficit hídrico moderado, plantas do genótipo M8372 apresentaram maior acúmulo de biomassa fresca nas raízes, seguidas por plantas do genótipo M8808. Já sob estresse hídrico severo, o genótipo M8808 obteve

melhor desempenho, seguido pelos genótipos RK8317, TEC7022, RK8115, M8372, M8349, AS3850 e BMX Bônus.

**Figura 1:** Massa fresca das folhas (A, D), caules (B, E) e raízes (C, G) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr × SeM × SeS) e salino (NS × SaM × SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse,

colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Os resultados da análise de variância dos dados de massa seca das plantas de soja submetidas aos estresses hídrico e salino são apresentados na Tabela 7. De modo geral houve significância para todas as características avaliadas em todas as fontes de variação, com exceção da MSF no fator genótipo sob estresse hídrico, mostrando que para esta característica todos os genótipos responderam de forma homogênea.

**Tabela 7.** Resumo das análises de variância de massa seca das folhas (MSF), massa seca do caule (MSC), massa seca das raízes (MSR) dos genótipos de soja após 24 dias de submissão aos tratamentos de estresse hídrico e salino.

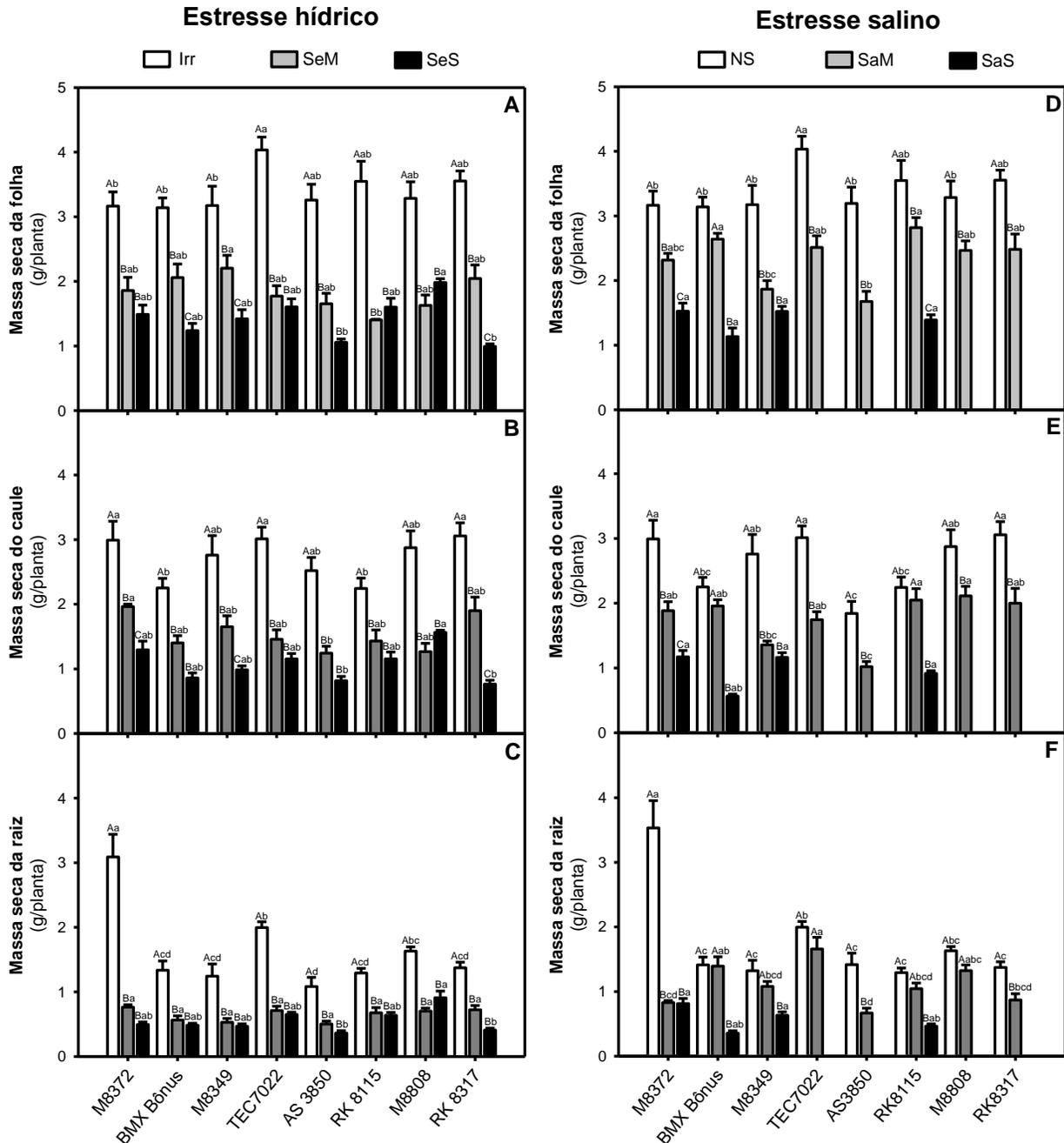
Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios					
		Estresse hídrico			Estresse salino		
		MSF (g/planta)	MSC (g/planta)	MSR (g/planta)	MSF (g/planta)	MSC (g/planta)	MSR (g/planta)
Genótipo (G)	7	0,286 <sup>NS</sup>	0,647 <sup>**</sup>	1,006 <sup>**</sup>	1,288 <sup>**</sup>	1,376 <sup>**</sup>	1,545 <sup>**</sup>
Tratamento (T)	2	43,435 <sup>**</sup>	28,579 <sup>**</sup>	14,273 <sup>**</sup>	73,688 <sup>**</sup>	46,926 <sup>**</sup>	21,573 <sup>**</sup>
G vs T	14	0,530 <sup>**</sup>	0,328 <sup>**</sup>	0,660 <sup>**</sup>	1,393 <sup>**</sup>	0,936 <sup>**</sup>	1,204 <sup>**</sup>
Erro médio	96	0,164	0,131	0,057	0,144	0,121	0,079
Média Geral		2,215	1,776	0,943	2,144	1,624	1,047
CV (%)		18,29	20,38	25,36	17,70	21,38	26,81

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.  
GL: graus de liberdade.

De modo geral, os parâmetros de crescimento dos genótipos de soja foram reduzidos significativamente pelos estresses abióticos, com variações diferenciais em função do tipo de estresse e do genótipo estudado (Figura 2). Em todos os casos, os efeitos negativos foram intensificados pela severidade do estresse.

Sob SeM, em média, plantas de soja apresentaram valores de massa seca das folhas 45,64% inferiores em comparação àqueles das plantas do tratamento Irr (Figura 2A). Contudo, plantas do genótipo M8349 apresentaram os maiores valores de MSF, seguidas pelos genótipos BMX Bônus, RK8317, M8372, TEC7022, AS3850, M8808 e, por fim, RK8115. Já sob seca severa, os maiores índices de MSF foram observados nas plantas do genótipo M8808, ao passo que a menor produção foi registrada nas plantas do genótipo RK8317.

**Figura 2:** Massa seca das folhas (A, D), caules (B, E) e raízes (C, F) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr × SeM × SeS) e salino (NS × SaM × SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Na presença de seca moderada, o genótipo M8372 apresentou maior massa seca do caule (MSC) que os demais genótipos, mesmo que tenha havido redução com o estresse com padrão

similar ao observado para as folhas (Figura 2B). Em contraste, sob seca severa, o genótipo M8808 obteve maior média de massa seca do caule, enquanto plantas AS3850 e RK8317 apresentaram os piores desempenhos em comparação àquelas dos demais genótipos de soja. Os genótipos BMX Bônus, TEC7022, AS3850, RK8115 e M8808 não diferiram significativamente entre si para ambos tratamentos de seca; porém, as plantas M8372 e RK8317 mostraram reduções significativas na MSC sob SeS.

O genótipo M8372 apresentou as maiores reduções na massa seca da raiz entre os genótipos estudados, com decréscimos de 75,24% e 83,96% na presença de estresse hídrico moderado e severo, respectivamente (Figura 2C). Por outro lado, os demais genótipos de soja mostraram comportamento semelhante em função do nível de estresse hídrico, pois não houve diferença significativa para a MSR sob estresse moderado, e, sob seca severa, um desempenho levemente melhor do genótipo M8808 e os piores desempenhos registrados nos genótipos AS3850 e RK8317.

#### ***4.2.2 Estresse salino***

Os parâmetros de massa fresca das plantas de soja sob estresse salino são apresentados nas figuras 1D, 1E e 1F. A MFF foi bastante afetada pelo SaM, com o melhor desempenho dentre os genótipos em M8808 e BMX Bônus (Figura 1D). Sob condições de SaS os genótipos sobreviventes obtiveram valores de MFF semelhantes entre si.

Sob estresse salino, assim como na MFF, os genótipos BMX Bônus e M8808 se mostraram bastante tolerantes ao tratamento SaM obtendo valores de MFC sem diferença significativa a  $p \leq 0,05$  em relação ao NS (Figura 1E). Embora não tenha sido observada diferença significativa, no tratamento SaS o genótipo BMX Bônus dispôs de maior suscetibilidade ao estresse dentre os genótipos sobreviventes. Por outro lado, mesmo com o melhor desempenho em SaM, o genótipo M8808 não resistiu à salinidade severa juntamente com TEC7022, AS3850 e RK8317.

Para a MSC dos genótipos BMX Bônus e RK 8115 sob salinidade moderada, observou-se valores próximos aos dos tratamentos controle (Figura 2E). O genótipo AS3850 apresentou os menores valores de MSC sob estresse salino moderado, algo que também foi registrado sob estresse hídrico. Na presença de salinidade severa, plantas do genótipo BMX Bônus foram as mais susceptíveis ao estresse, dentre os genótipos sobreviventes.

Similarmente ao observado para o estresse hídrico, plantas M8372 mostraram reduções drásticas na massa seca das raízes quando submetidas ao estresse salino, independente da CE da água de irrigação (Figura 2F). Em contraste, sob salinidade moderada na água de irrigação, os genótipos BMX Bônus, TEC7022, RK8115 e M8808 não apresentaram alterações significativas na MSR, ao passo que plantas AS3850 se mostraram as mais sensíveis (Figura 2F). Quando as concentrações de sais na água de irrigação foram aumentadas (SaS), plantas M8372 e M8349 mostraram melhores resultados para MSR em comparação aos demais genótipos de soja.

A Massa Seca Total de todas as plantas foi reduzida significativamente pelos tratamentos de estresse hídrico (Figura 3A). Tanto sob SeM quanto em SeS, TEC7022, AS3850, RK8115 e M8808 apresentaram comportamentos similares sob condições de estresse. As maiores reduções da MST sob SeS foram observadas nos genótipos BMX Bônus, AS3850 e RK8317.

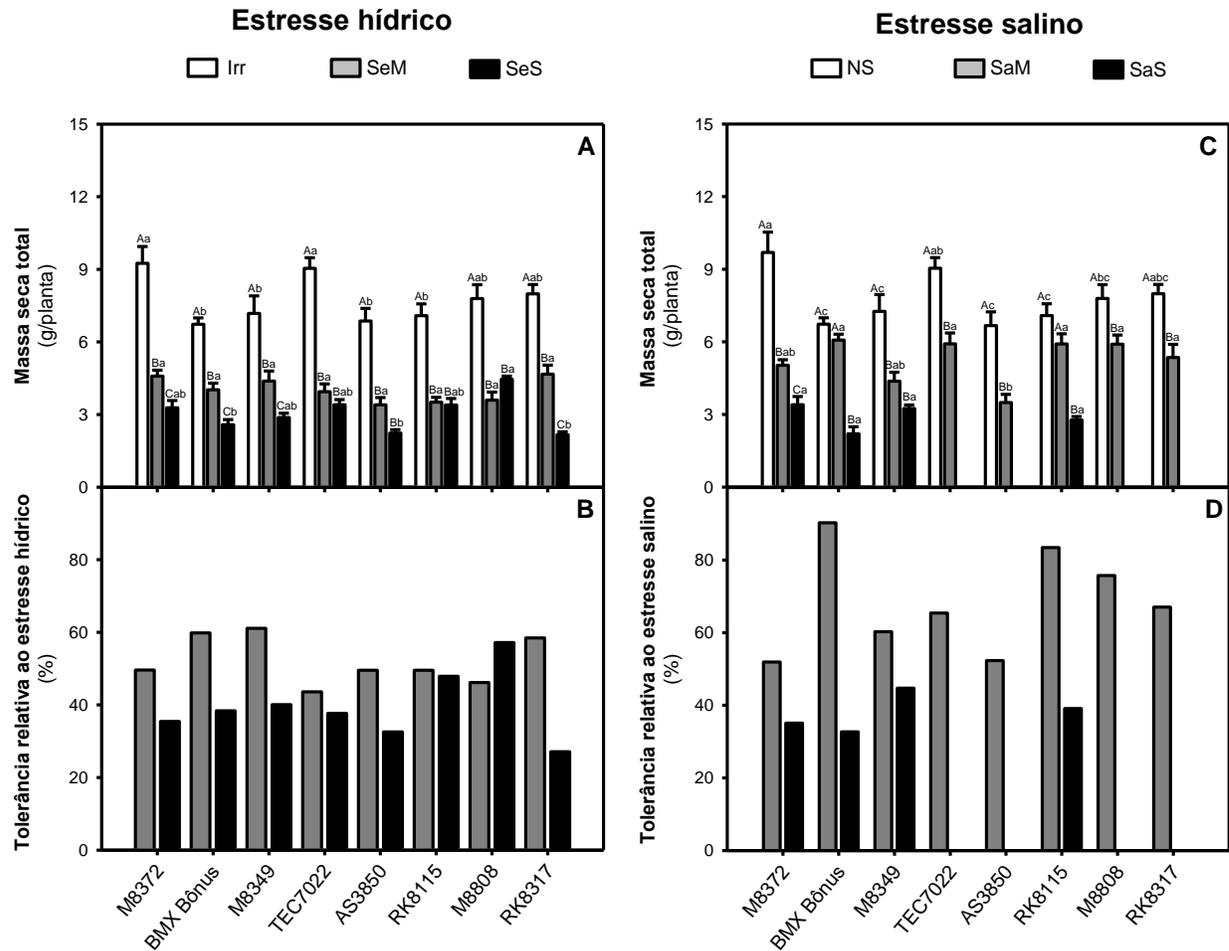
Como resultado das respostas de crescimento, o desempenho dos genótipos de soja frente aos tratamentos de estresse é apresentado na Figura 3, como índice de tolerância relativa ao estresse. Com o estresse salino a MST não apresentou redução excessiva na maioria dos genótipos submetidos ao SaM, diferente do ocorrido para estresse hídrico (Figura 3C). Sob SaM plantas BMX Bônus e RK8115 não diferiram dos respectivos controles. A sensibilidade dos genótipos à SaS foi observada pela redução na incorporação de MS, porém os sobreviventes não diferiram entre si para esse tratamento.

De maneira geral, sob estresse abiótico moderado, as plantas de soja são mais tolerantes ao estresse salino que ao estresse hídrico, visto que apresentaram valores médios de tolerância relativa de 52,23% para seca (Figura 3B) e 68,52% para salinidade (Figura 3D). No entanto, essa situação é quase que completamente invertida sob estresse abiótico severo, pois houve maior sensibilidade ao excesso de sais na água de irrigação que o déficit temporário de irrigação.

Os genótipos M8349, BMX Bônus e RK8317 apresentaram os maiores valores de tolerância relativa ao estresse hídrico moderado; ao passo que, sob seca severa, os genótipos M8808 e RK8115 se mostraram mais tolerantes em relação aos demais. O genótipo RK8317, que se mostrou bastante tolerante ao déficit hídrico moderado, foi o que apresentou maior sensibilidade à seca severa (Figura 3B). Já para a salinidade, os genótipos BMX Bônus e M84349 apresentaram maiores valores de tolerância relativa ao estresse salino moderado (CE 4,0 dS m<sup>-1</sup>) e severo (CE 8,0 dS m<sup>-1</sup>), respectivamente (Figura 3D). Vale ressaltar que os genótipos TEC7022, M8808 e RK 8317 mostraram-se relativamente tolerantes ao estresse salino moderado, mas não suportaram a imposição

do estresse salino severo e todas as plantas morreram antes das coletas. Além disso, o genótipo AS3850 apresentou a maior sensibilidade aos tratamentos de estresse, tanto hídrico quanto salino.

**Figura 3:** Massa seca total sob estresse hídrico (A), Massa seca total sob estresse salino (C), Tolerância relativa ao estresse hídrico (B), Tolerância relativa ao estresse salino (D) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Em **B** e **D**, os valores representam a porcentagem de crescimento das plantas sob estresse em relação ao controle. Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr × SeM × SeS) e salino (NS × SaM × SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

### 4.3 Trocas gasosas

A análise de variância mostrou que as variáveis de trocas gasosas foram afetadas significativamente para os fatores G e T, bem como houve interação significativa G vs T, sendo que, para todos os parâmetros avaliados ( $A$ ,  $g_s$  e  $E$ ), houve efeito significativo a 1% de probabilidade, independente do tipo de estresse, hídrico e salino (Tabela 8).

**Tabela 8.** Resumo das análises de variância da taxa fotossintética líquida ( $A$ ), Condutância estomática ( $g_s$ ) ( $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e transpiração ( $E$ ) ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) dos genótipos de soja após 24 dias de exposição ao estresse hídrico e salino.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios					
		Estresse hídrico			Estresse salino		
		$A$	$g_s$	$E$	$A$	$g_s$	$E$
Genótipo (G)	7	18,445**	0,023**	3,749**	65,791**	0,015**	5,227**
Tratamento (T)	2	3262,788**	0,691**	177,533**	2947,135**	0,670**	163,197**
G vs T	14	28,403**	0,007**	1,420**	28,896**	0,010**	1,922**
Erro médio	96	1,950	0,001	0,232	3,620	0,001	0,284
Média Geral		12,565	0,163	2,987	15,402	0,173	3,495
CV (%)		11,11	18,32	16,14	12,35	17,78	15,24

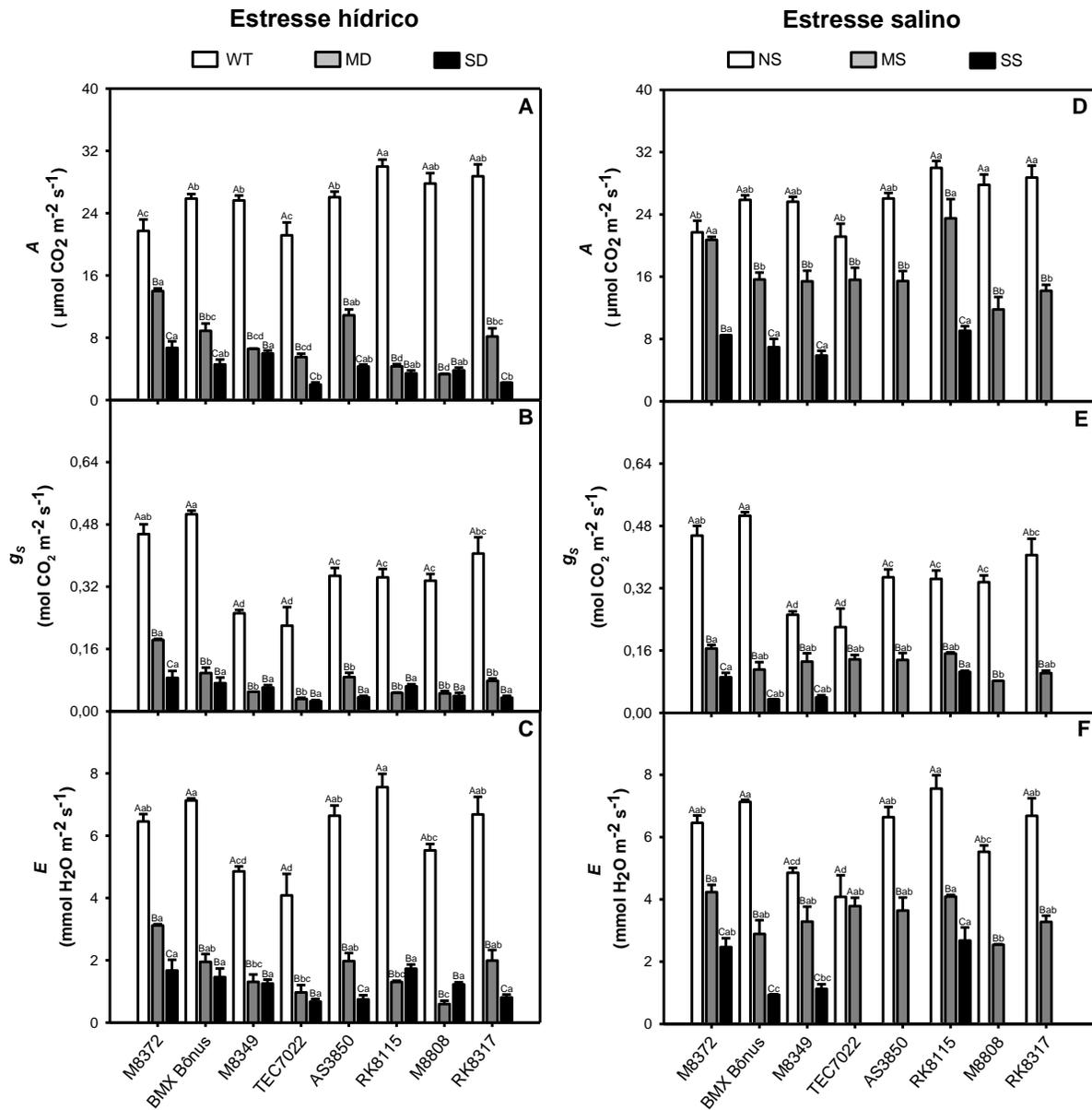
NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.  
GL: graus de liberdade.

De maneira geral, os estresses abióticos reduziram severamente as taxas de assimilação de  $\text{CO}_2$ , de condutância estomática e de transpiração, com efeitos mais pronunciados na presença de estresse severo; com exceção das taxas  $A$  e  $E$  dos genótipos M8372 e TEC7022 sob estresse salino moderado, respectivamente (Figura 4).

Sob condições controle, em termos absolutos, plantas do genótipo RK8115 apresentaram maiores taxas de assimilação de  $\text{CO}_2$  dentre os genótipos avaliados, tanto nos experimentos que envolveram estresse hídrico como naqueles com estresse salino (Figura 4A e 4D). Na presença de estresse hídrico moderado, plantas M8372 apresentaram maiores valores de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$  dentre os genótipos de soja avaliados, enquanto plantas RK8115 e M8808 foram as mais afetadas pelo estresse (Figura 4A, 4B e 4C). Quando submetidas ao SeS, plantas TEC7022 e RK8317 se mostraram as mais susceptíveis, pois apresentaram as menores taxas de  $A$ ,  $g_s$  e  $E$ . Em constrate, o

melhor desempenho das trocas gasosas sob seca moderada foi observado nas plantas do genótipo M8372, seguido por plantas AS3850.

**Figura 4:** Taxa fotossintética líquida (A, D), Condutância estomática (B, E) e transpiração (C, F) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr  $\times$  SeM  $\times$  SeS) e salino (NS  $\times$  SaM  $\times$  SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Plantas dos genótipos M8372 e RK8115 submetidas ao estresse salino moderado apresentaram taxas de  $A$  similares às das respectivas controles. Tais plantas mostraram o melhor desempenho dentre os genótipos de soja estudados (Figura 4D). Por outro lado, os genótipos sobreviventes à irrigação com salinidade severa não diferiram significativamente entre si para a assimilação de  $\text{CO}_2$ .

Os sais na água de irrigação, mesmo que em concentração moderada, provocaram efeitos mais conspícuos nas taxas de  $g_s$  em comparação as taxas de  $A$ , demonstrando que o estresse salino promove efeitos drásticos sob a abertura dos estômatos (Figura 4E). Dentre os genótipos de soja, os maiores valores de  $g_s$  sob salinidade moderada foram registrados nas plantas M8372, resposta similar à observada sob estresse hídrico; já as menores taxas de condutância foram registradas nas plantas M8808. Em contraste, sob salinidade severa ( $8,0 \text{ dS m}^{-1}$ ), plantas M8372 e RK8115 foram as que demonstraram melhor desempenho frente à salinidade, sem haver diferença significativa para o SaM. Já as taxas de  $E$  foram reguladas de modo idêntico ao observado para o  $g_s$ , tanto para os genótipos como para os tratamentos de estresse (Figura 4F),

A Tabela 9 apresenta o resumo da análise de variância dos parâmetros  $A/C_i$ ,  $A/E$  e  $A/g_s$ . Todas as variáveis analisadas mostraram efeitos significativos a 1% de probabilidade em todas as fontes de variação, tipos de estresse e para a interação.

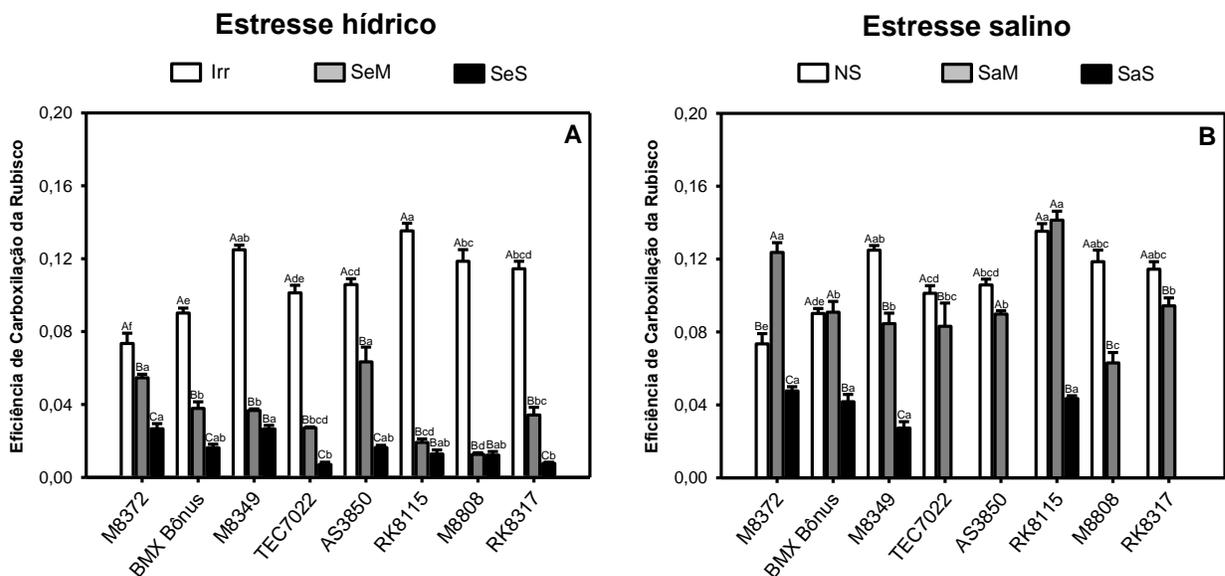
**Tabela 9.** Resumo das análises de variância individuais dos parâmetros eficiência de carboxilação da enzima rubisco ( $A/C_i$ ), eficiência instantânea do uso da água ( $A/E$ ) e eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ) para o estresse hídrico e eficiência de carboxilação da enzima rubisco ( $A/C_i$ ) para o estresse salino dos genótipos de soja após 24 dias de exposição.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios			
		Estresse Hídrico			Estresse Salino
		$A/C_i$	$A/E$	$A/g_s$	$A/C_i$
Genótipo (G)	7	0,000**	5,208**	3394,234**	0,002**
Tratamento (T)	2	0,056**	10,221**	6933,291**	0,055**
G vs T	14	0,001**	2,401**	1501,863**	0,001**
Erro médio	96	0,000	0,880	315,099	0,000
Média Geral		0,053	4,341	90,120	0,075
CV (%)		11,19	21,62	19,70	10,81

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.  
GL: graus de liberdade.

Os valores médios da eficiência de carboxilação da Rubisco, calculada pela razão entre a taxa de assimilação de  $\text{CO}_2$  e a concentração intracelular  $\text{CO}_2$ , são apresentados na Figura 5. Na ausência de estresse hídrico, as maiores taxas  $A/C_i$  foram registradas no genótipo RK8115, seguido pelos genótipos M8349, M8808, RK8317, AS3850, TEC7022, BMX Bônus e M8372 (Figura 5A). O estresse hídrico reduziu drasticamente a eficiência da Rubisco em fixar o  $\text{CO}_2$ , com reduções médias de 64,09% no tratamento SeM e 84,44% no tratamento SeS. No entanto, sob estresse SeM, os genótipos AS3850 e M8372 apresentaram as maiores taxas  $A/C_i$ ; enquanto, sob SeS, os genótipos M8372 e M8349 obtiveram melhor desempenho.

**Figura 5:** Eficiência de carboxilação da Rubisco sob estresse hídrico ( $A/C_i$ ) (A), Eficiência de carboxilação da Rubisco sob estresse salino ( $A/C_i$ ) (B) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



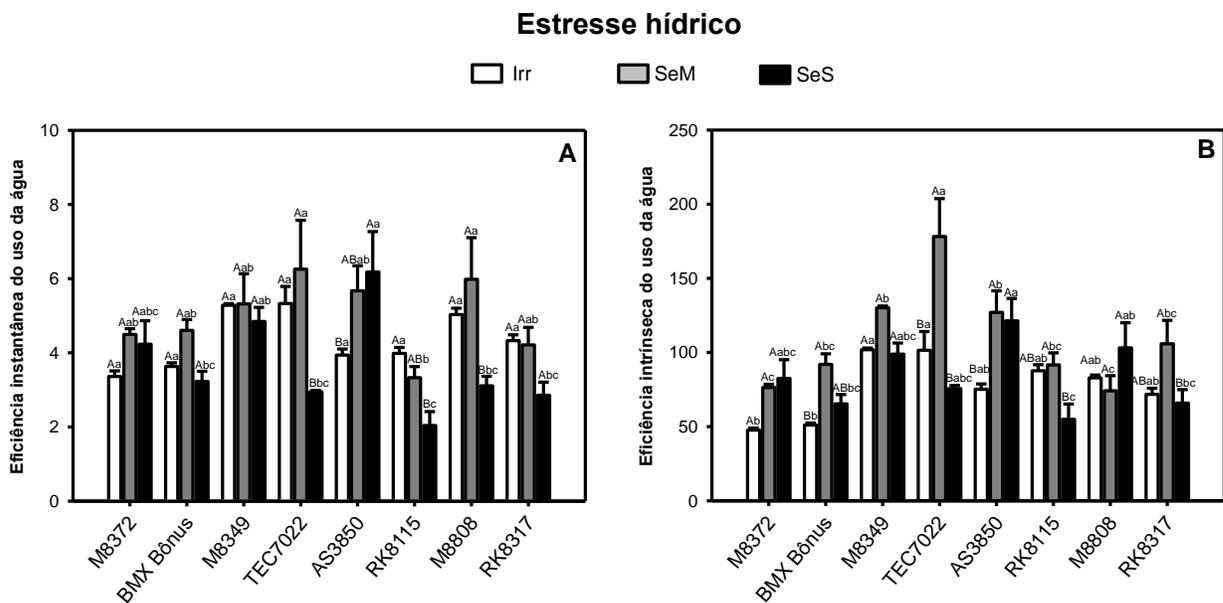
Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr  $\times$  SeM  $\times$  SeS) e salino (NS  $\times$  SaM  $\times$  SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Os efeitos do estresse salino sobre as taxas  $A/C_i$  foram menos severos em comparação aos do estresse hídrico, com reduções médias de apenas 7,0% para SaM e 58,7% para SaS (Figura 5B). O genótipo M8372 aumentou significativamente sua eficiência de carboxilação quando submetido ao tratamento SaM em relação ao controle, enquanto os genótipos BMX Bônus, RK8115 e AS3850 mantiveram a eficiência de carboxilação da Rubisco inalterada sob estresse. Contudo, na presença

de salinidade severa, todos os genótipos de soja sobreviventes apresentaram taxas  $A/C_i$  baixíssimas, sem diferença significativa entre eles (Figura 5B).

Os parâmetros de eficiência instantânea do uso da água ( $A/E$  ou  $EU_{Ainstantânea}$ ) e eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$  ou  $EU_{Aintrínseca}$ ) são fundamentais para a determinação da tolerância de plantas ao estresse hídrico (Figura 6). De modo geral, os genótipos M8372, BMX Bônus, M8349 e RK8317 mantiveram a  $A/E$  praticamente inalterados sob restrição hídrica, independente do nível de estresse. Já o genótipo RK8115 mostrou redução progressiva na  $EU_{Ainstantânea}$  com a ampliação do estresse, ao passo que os genótipos TEC7022, M8808 e RK8317 mostraram decréscimos na  $EU_{Ainstantânea}$  apenas sob seca severa (Figura 6A)

**Figura 6:** Eficiência instantânea do uso da água ( $A/E$ ) (A), Eficiência intrínseca do uso da água ( $A/g_s$ ) (B) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr  $\times$  SeM  $\times$  SeS) e salino (NS  $\times$  SaM  $\times$  SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

A eficiência intrínseca do uso da água manteve-se inalterada ou foi aumentada pelo estresse hídrico, com exceção dos genótipos RK8115 e RK8317, que mostraram decréscimos na  $EU_{Aintrínseca}$  sob seca severa (Figura 6B). Dentre os genótipos estudados, plantas AS3850 aumentaram  $EU_{Ainstantânea}$  e  $EU_{Aintrínseca}$  sob restrição hídrica, sendo o genótipo que apresentou maior eficiência no uso da água na deficiência hídrica severa (Figura 6A e 6B).

#### 4.4 Fluorescência da Clorofila

O resumo da análise de variância dos parâmetros de fluorescência da clorofila a ( $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $qP$ ,  $NPQ$  e  $ETR$ ) das plantas de soja, sob estresse hídrico e salino, é apresentado na Tabela 10. De modo geral, houve interação significativa entre os fatores estudados a 1% de probabilidade para todas as variáveis analisadas, com exceção apenas da relação  $F_v/F_m$  das plantas expostas ao estresse hídrico.

As Figura 7 e 8 apresentam a média dos dados referentes aos parâmetros de fluorescência da clorofila a. Na ausência de estresse, a eficiência quântica potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi similar entre todos os genótipos estudados (Figura 7A e 7C). O mesmo comportamento foi observado quando as plantas foram expostas aos tratamentos de estresse hídrico, pois não houve efeitos negativos da restrição hídrica na  $F_v/F_m$ , bem como não houve variação significativa entre os genótipos analisados (Figura 7A).

Como observado na Figura 7B e 8A, os parâmetros de eficiência quântica efetiva do fotossistema II ( $\Phi_{PSII}$ ), quenching fotoquímico ( $qP$ ) e taxa de transporte de elétrons ( $ETR$ ) foram reduzidos significativamente pelo estresse hídrico em todos os genótipos de soja, sendo as reduções intensificadas pela severidade do estresse; exceto para o genótipo M8372, que apresentou os maiores valores de  $\Phi_{PSII}$ ,  $qP$  e  $ETR$  sob SeM, sem haver diferença significativa para o respectivo tratamento controle (Figura 7B, 8A e 8C). Em contrapartida, plantas RK8115, que apresentaram alta eficiência fotoquímica na condição controle, mostraram reduções significativas com o estresse, apresentando o pior desempenho dentre os genótipos analisados (Figura 7B). Sob seca severa, a maior eficiência fotoquímica foi observada nas plantas M8808, com taxas que apresentaram valores similares àquelas de plantas cultivadas na presença de seca moderada.

Plantas de soja expostas à salinidade moderada apresentam valores  $F_v/F_m$  idênticos aos dos tratamentos controle, independente do genótipo (Figura 7C). Já sob salinidade severa, com exceção dos genótipos M8372 e M8349, que mantiveram valores  $F_v/F_m$  inalterados, todas as plantas de soja sobreviventes mostraram reduções significativas na relação  $F_v/F_m$  (Figura 7C).

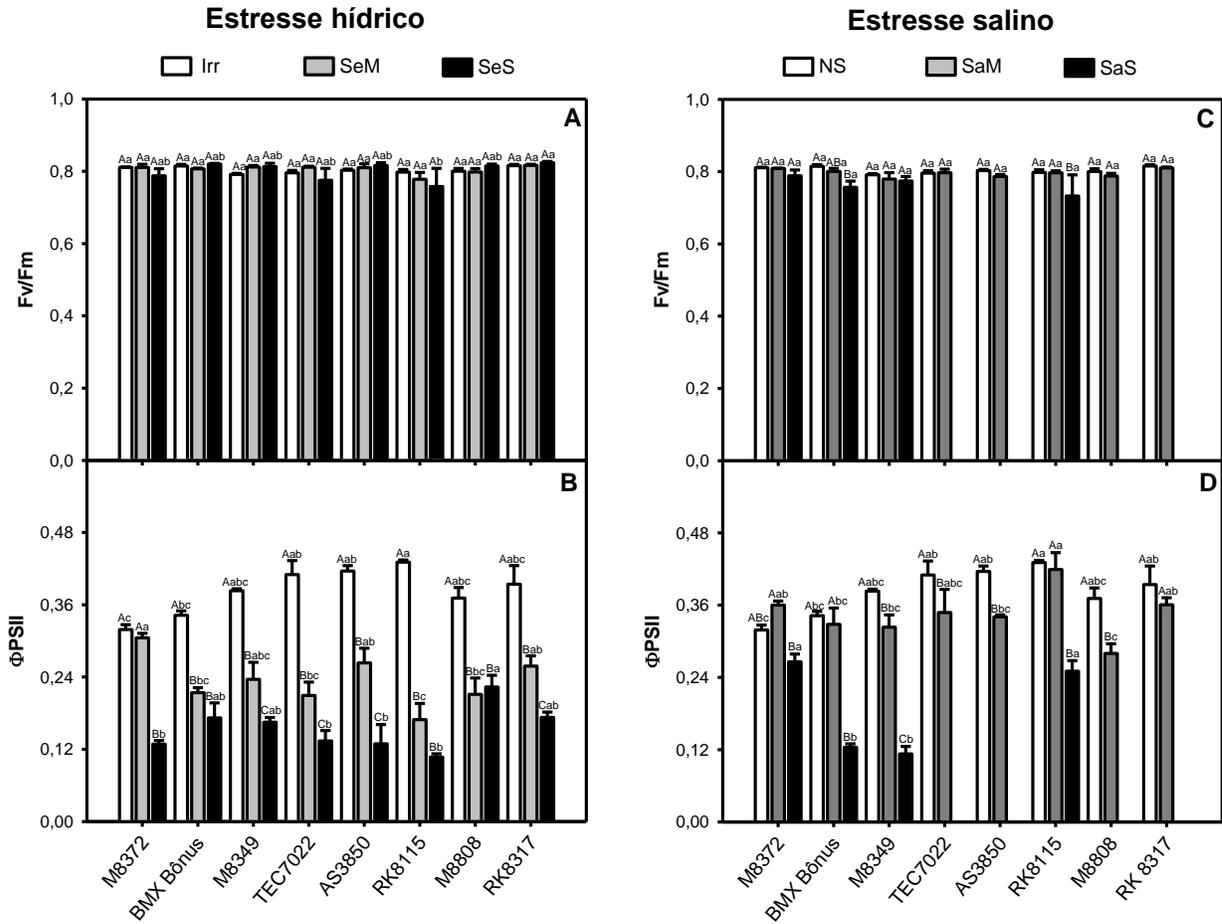
**Tabela 10.** Resumo das análises de variância de eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm), eficiência quântica efetiva do fotossistema II ( $\Phi$ PSII), coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência (qP), coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) referente à avaliação dos genótipos de soja sob estresse hídrico e salino.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios									
		Estresse hídrico					Estresse salino				
		Fv/Fm	$\Phi$ PSII	qP	NPQ	ETR	Fv/Fm	$\Phi$ PSII	qP	NPQ	ETR
Genótipo (G)	7	0,001*	0,002 <sup>NS</sup>	0,016**	0,841**	473,092 <sup>NS</sup>	0,167**	0,019**	0,074**	1,000**	4916,245**
Tratamento (T)	2	0,000 <sup>NS</sup>	0,325**	0,356**	7,565**	83918,013**	1,400**	0,592**	1,465**	3,866**	150317,489**
G vs T	14	0,000 <sup>NS</sup>	0,006**	0,013**	0,227**	1544,397**	0,166**	0,014**	0,076**	1,827**	3627,981**
Erro médio	96	0,001	0,001	0,005	0,074	272,031	0,001	0,001	0,003	0,035	207,857
Média Geral		0,803	0,257	0,505	1,505	129,140	0,660	0,274	0,513	1,204	138,172
CV (%)		3,14	12,54	13,76	18,07	12,77	3,76	10,44	10,00	15,57	10,43

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

GL: graus de liberdade.

**Figura 7:** Eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm) (A, C), Eficiência quântica efetiva do fotossistema II ( $\Phi$ PSII) (B, D)



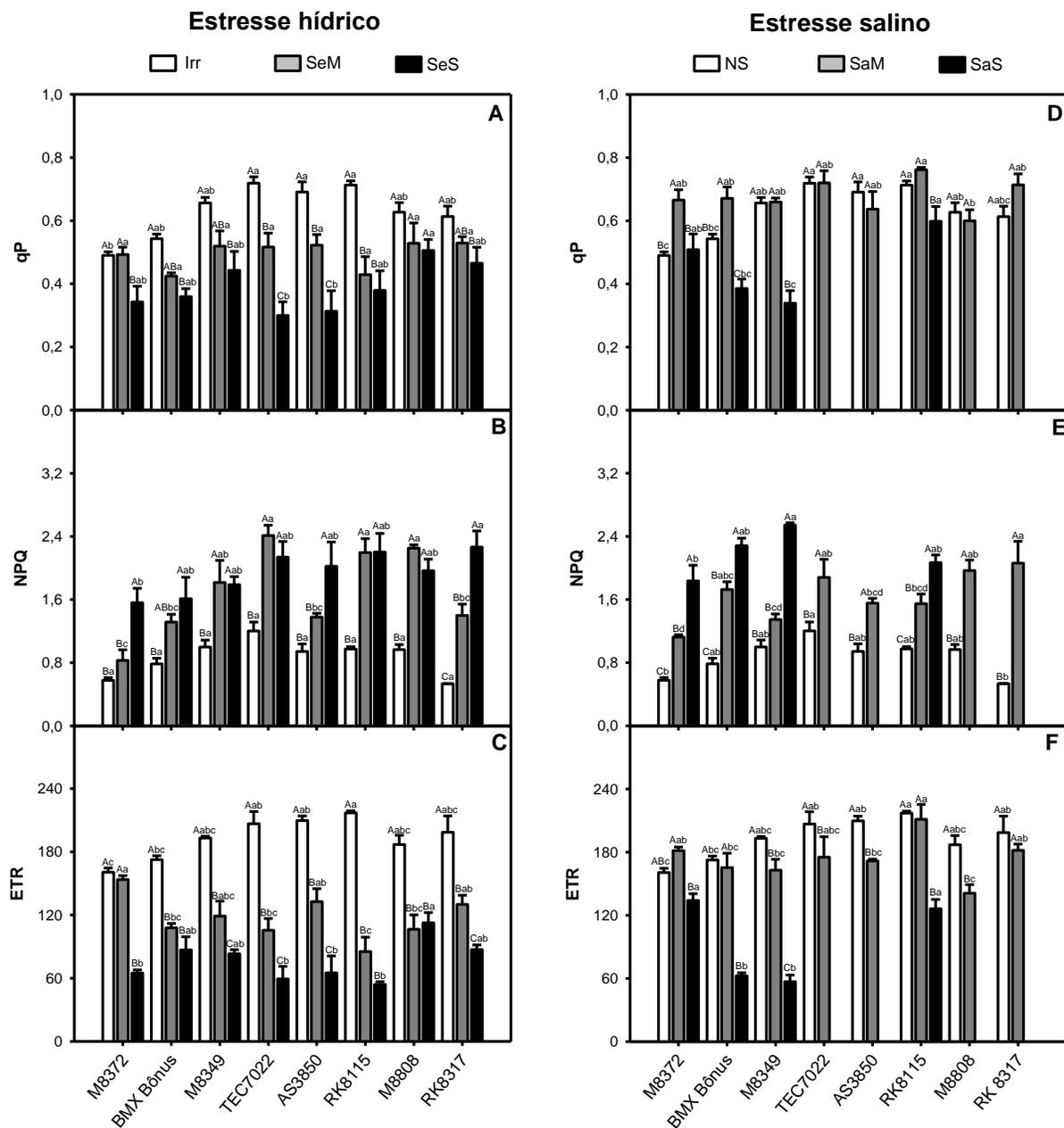
Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr  $\times$  SeM  $\times$  SeS) e salino (NS  $\times$  SaM  $\times$  SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Os danos causados pelo estresse salino na eficiência fotoquímica do PSII foram menos rigorosos quando comparados aos causados pelo estresse hídrico, como evidenciado pelas menores reduções nos parâmetros  $\Phi$ PSII, qP e ETR (Figura 7D, 8D e 8F). Em todos os casos, plantas RK8115 apresentaram melhor desempenho sob stresse, tanto para o tratamento NS quanto para o SaM. Sob seca severa, plantas M8372 e RK8115 se mostraram mais eficientes dentre os genótipos sobreviventes.

De modo interessante, em ambos os tratamentos de estresse (seca e salinidade), a medida que o qP foi reduzido, o coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) foi aumentado em função do estresse, sugerindo um mecanismo compensatória de dissipação de

energia (Figura 8B e 8E). Além disso, o incremento do NPQ foi dependente da intensidade do estresse, e, os genótipos que apresentaram menor eficiência fotoquímica sob seca ou salinidade severa (Figura 7B, 8A, 8C, 7D, 8D e 8F), mostraram os maiores aumentos em comparação aos respectivos controles.

**Figura 8:** Coeficiente de extinção fotoquímica da fluorescência (qP) (A, D), Coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) (B, E), Taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) (C, F) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr × SeM × SeS) e salino (NS × SaM × SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

#### 4.5 Pigmentos fotossintéticos

O quadro de ANOVA dos dados referentes aos teores de pigmentos fotossintéticos é mostrado na Tabela 11. Com exceção dos teores de clorofila a (clf a) das plantas sob estresse hídrico, todos os fatores (G, T e interação G vs T) influenciaram significativamente as variáveis analisadas (clf a, clf b, clf total e carotenoides), em ambos os tratamentos de estresse.

Decréscimos nos teores de clorofila a pelo estresse hídrico foram registrados apenas nos genótipos TEC7022 e RK8115 sob seca moderada e nos genótipos BMX Bônus, TEC7022 e RK8115 sob seca severa (Figura 9A). Em contraste, os teores de clorofila b foram regulados diferencialmente pela limitação hídrica, pois, enquanto o genótipo RK8317 manteve concentrações inalteradas sob estresse, os genótipos AS3850 e M8808 mostraram incrementos, e os demais genótipos apresentaram reduções significativas, em comparação aos respectivos controles (Figura 9B). A regulação dos teores de clorofila b foi refletida diretamente nas concentrações de clorofila total e, indiretamente, no conteúdo de carotenoides das plantas de soja sob restrição hídrica, com variações praticamente idênticas em todos os genótipos (Figura 10A e 10B).

Sob estresse salino, os teores dos pigmentos fotossintéticos foram afetados negativamente na maioria dos genótipos de soja, sendo os efeitos mais proeminentes nas plantas expostas a condições severas de CE (Figura 9 e 10). Na salinidade moderada, os teores de clorofila a foram similares aos do controle, porém, com a severidade do estresse, apenas plantas M8372 mostraram valores inalterados em comparação ao controle (Figura 9C).

Já os teores de clorofila b e clorofila total foram mantidos inalterados ou reduzidos significativamente pelo estresse salino, com reduções mais intensas nas plantas submetidas à salinidade severa; com exceção das plantas AS3850, que apresentaram incrementos nos teores de clorofila b em resposta aos tratamentos de estresse SaM, mas não sobreviveu à salinidade severa (Figura 9D e 10C).

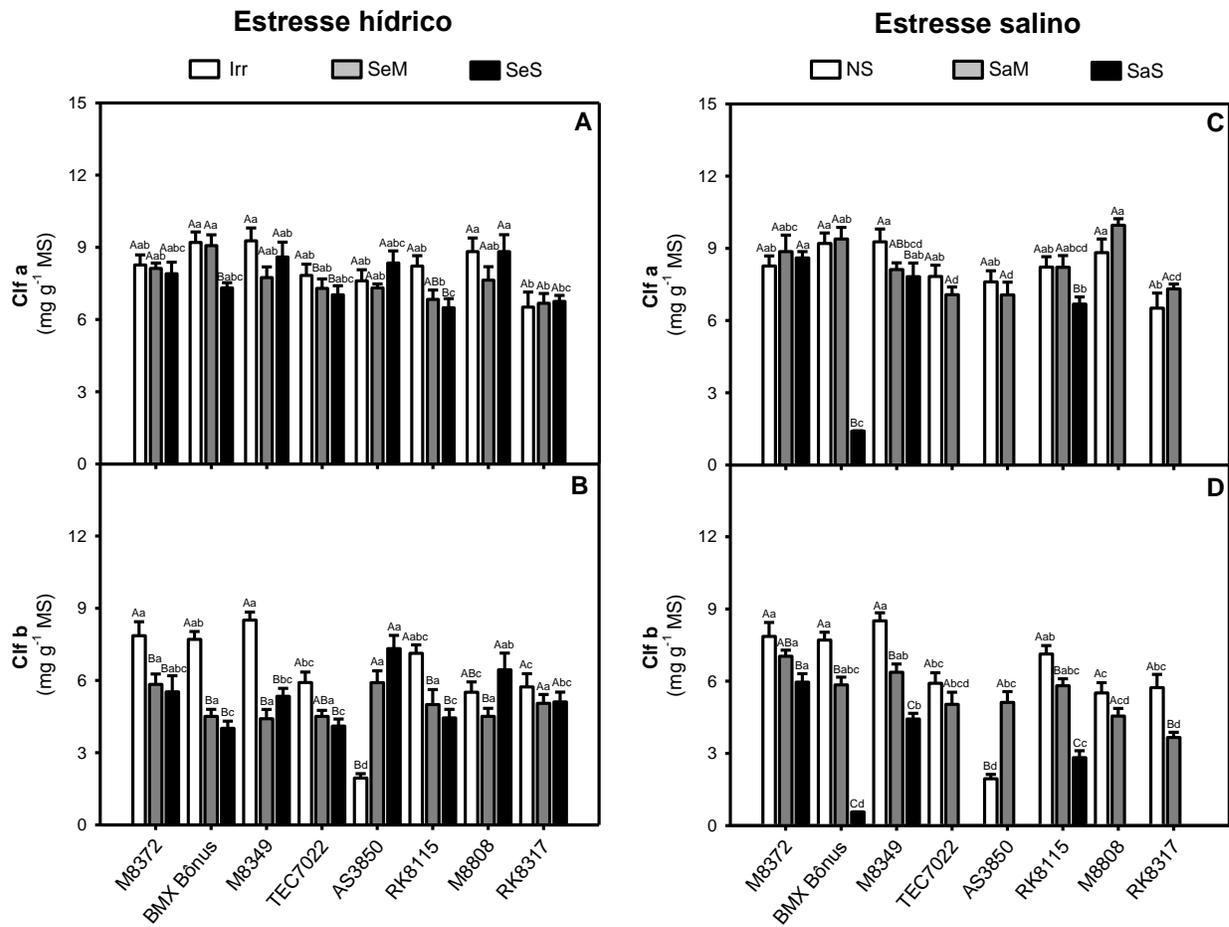
**Tabela 11.** Resumo das análises de variância de clorofila a (clf a) (mg g<sup>-1</sup> MS), clorofila b (clf b) (mg g<sup>-1</sup> MS), clorofila total (clf total) (mg g<sup>-1</sup> MS) e carotenoides (mg g<sup>-1</sup> MS) referente à avaliação dos genótipos de soja sob estresse hídrico e salino.

Fontes de Variação	GL	Quadrados Médios							
		Estresse hídrico				Estresse salino			
		Clf a	Clf b	Clf total	Carotenoides	Clf a	Clf b	Clf total	Carotenoides
Genótipo (G)	7	7,367**	3,944**	15,712**	0,419**	38,546**	40,435**	143,680**	2,173**
Tratamento (T)	2	4,772*	19,012**	38,092**	1,384**	356,115**	235,445**	1106,906**	23,886**
G vs T	14	1,825 <sup>NS</sup>	12,997**	17,992**	0,228**	23,891**	7,511**	45,759**	1,291**
Erro médio	96	1,040	0,949	2,588	0,095	0,828	0,546	1,762	0,083
Média Geral		7,819	5,513	13,084	1,835	6,510	4,479	10,793	1,606
CV (%)		13,04	17,67	12,30	16,76	13,98	16,50	12,30	17,93

NS, \*\* e \*, Não significativo, significativo a 1% e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F.

GL: graus de liberdade.

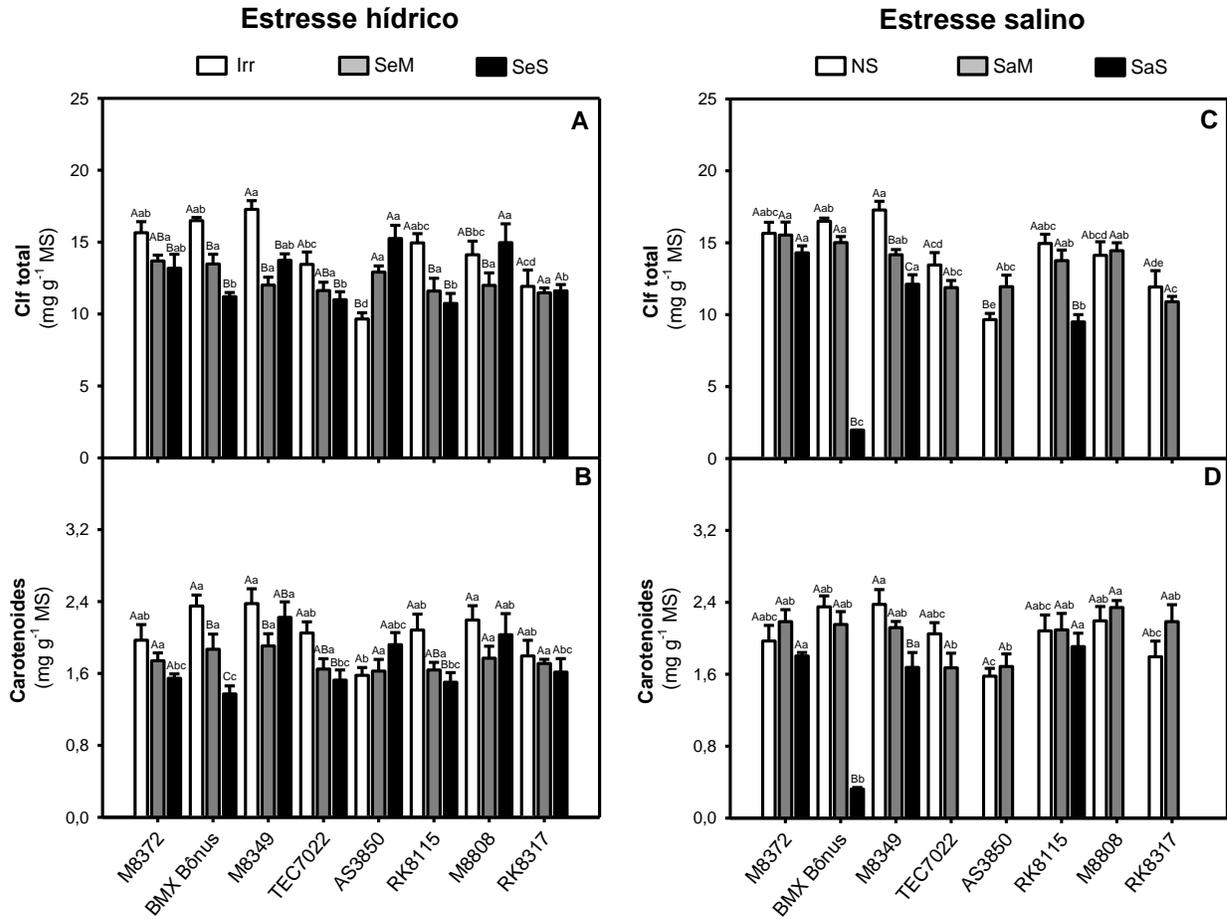
**Figura 9:** Clorofila a (Clf a) (A, C) e Clorofila b (Clf b) (B, D) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino.



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr × SeM × SeS) e salino (NS × SaM × SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Em contrapartida, plantas de soja irrigadas com água com CE de 4,0 dS m<sup>-1</sup> (salinidade moderada) apresentaram teores de carotenoides similares aos controles, independente do genótipo (Figura 10D). Alterações no conteúdo desses pigmentos, pelo excesso de sais na água, foram observadas apenas nos genótipos BMX Bônus e M8349 sob salinidade severa, que mostraram teores de carotenoides 86,3% e 29,5% menores que àqueles dos respectivos controles (Figura 10D).

**Figura 10:** Clorofila total (Cif total) (A, C) e Carotenoides (B, D) de plantas de soja, crescendo sob condições de estresse hídrico e salino



Colunas seguidas por letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas em função do tratamento de estresse hídrico (Irr × SeM × SeS) e salino (NS × SaM × SaS); enquanto que, em um mesmo tratamento de estresse, colunas seguidas por letras minúsculas diferentes denotam diferenças significativas em função do genótipo de soja, de acordo com o teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

## 5. DISCUSSÃO

No presente estudo, os experimentos foram conduzidos em solos provenientes das regiões agrícolas do Estado do Maranhão buscando selecionar genótipos de soja com tolerância aos estresses hídrico e salino. De modo geral, os resultados demonstraram que existe um limiar de tolerância ao estresse para a soja, uma resposta dependente do tipo de estresse. Esse comportamento foi resultado de uma série de alterações fisiológicas e no crescimento das plantas.

### 5.1 O estresse hídrico afeta severamente o crescimento de plantas de soja.

De maneira geral, a restrição hídrica para plantas de soja promoveu reduções em todos os parâmetros de crescimento dos genótipos de soja estudados, com os efeitos intensificados com a severidade do estresse.

O crescimento do sistema radicular tem sido citado como um importante mecanismo de tolerância de plantas ao estresse hídrico, pois, além de atuar como uma forma de percepção e sinalização do nível de água no solo (OH e KOMATSU, 2015), também melhora a captação de água nas camadas mais profundas do solo (NAGEL et al., 2015; HE et al., 2017). As respostas são ativadas pela baixa disponibilidade de água no solo, e incluem sinalização entre raiz e parte aérea por meio de sensores ativados pela sinalização hidráulica e química (LIU et al., 2005; CHRISTMANN et al., 2007). Evidências têm sido reportadas em plantas de arroz, sorgo e algodão (PACE et al., 1999; REDILLAS et al., 2012; ZEGADA-LIZARAZU, 2012).

No presente estudo, plantas estressadas dos genótipos M8372 e M8808 apresentaram incrementos significativos no comprimento das raízes (Tabela 3), o que resultou nos maiores parâmetros de biomassa fresca e seca das raízes sob condições de estresse (Figura 1C e 2C). O maior investimento na biomassa do sistema radicular foi associado com elevado crescimento da parte aérea dos genótipos de soja, como evidenciado pelos valores de DC, AP, NF e NFL (Tabela 3) e pela produção de biomassa fresca e seca dos caules e folhas (Figuras 1 e 2).

Para os demais genótipos, os parâmetros de crescimento da parte aérea demonstram claramente que houve comportamento diferenciado entre as plantas de soja (Tabela 2). Em todos os casos, os decréscimos nos parâmetros de DC, NF e NFL pelo estresse hídrico foram similares

entre os genótipos BMX Bônus, M8349, TEC7022, AS3850, RK8115 e RK8317, tanto para seca moderada (SeM) quanto para seca severa (SeS) (Tabela 3).

Inúmeros estudos têm demonstrado que as respostas das plantas ao déficit hídrico podem ser variáveis, dependendo do genótipo, estágio de crescimento, bem como da intensidade e tempo de exposição ao estresse (FAROOQ et al., 2009; PEJÍĆ et al., 2011). A redução da área foliar é resultado de uma série de informações estimuladas pela sinalização das raízes, podendo atuar na regulação osmótica por meio do acúmulo de solutos (CHAVES et al., 2002; LIU et al., 2005); redução da quantidade de estômatos por área para reduzir a transpiração e minimizar a perda de água, ao mesmo tempo que economiza recursos escassos (FAROOQ et al., 2009; ANJUM et al., 2011).

Essa ideia é corroborada pelos estudos realizados por Shahenshah e Isoda (2010), Souza et al. (2013) e He et al. (2017), em plantas de algodão, milho e soja, respectivamente. O comportamento dos genótipos de soja frente ao estresse hídrico refletiu diretamente na sobrevivência das plantas sob condições adversas, em função das respostas de tolerância dos genótipos a esse estresse.

Em todos os casos, as plantas de soja mostraram suscetibilidade ao estresse, com reduções na MFF, MFC e MFR, em doses moderadas e severas (Figura 1). As reduções na MFR das plantas sob SeM e SeS foram menores que àquelas encontradas por Hossain et al. (2014), que estudaram genótipos de soja com características de tolerância (entre 79,17% e 75,73%) e suscetibilidade à seca (82,63%). No presente estudo, as menores reduções de MF total foram observadas nas plantas M8317 (46,82%) e M8372 (48,26%) sob SeM, e nos genótipos M8808 (55,34%) e RK8115 (61,96%) sob SeS.

Os genótipos M8349 e BMX Bônus apresentaram, pelo menos em parte, melhor aproveitamento dos recursos disponíveis e mostraram acréscimo percentual de biomassa seca em comparação aos demais genótipos avaliados sob SeM (Figura 2). As alterações na MS das plantas podem ser atribuídas ao fechamento estomático e conseqüente comprometimento da assimilação do CO<sub>2</sub> (HUCK et al., 1983; LIU et al., 2005; FIOREZE et al., 2011). Reduções significativas de MS em genótipos de soja submetidos à seca também foram observados em outros estudos, evidenciando grande suscetibilidade dessa cultura ao estresse (HUCK et al., 1983; FIOREZE et al., 2011) com a conseqüente perda de produtividade e má qualidade dos grãos (BORRMANN, 2009). Os resultados evidenciam que existe um limiar de tolerância à seca, e que a manutenção do

crescimento e desenvolvimento depende do genótipo. A maior tolerância ao déficit hídrico moderado foi observado em plantas dos genótipos BMX Bônus, M8349 e M8317, e as melhores respostas de crescimento na seca severa foram registradas em plantas M8808 (Figura 3).

## **5.2 A aclimação dos genótipos de soja ao déficit hídrico envolve a regulação da maquinaria fotossintética e de processos fisiológicos.**

Inúmeras pesquisas relataram sobre a influência da indisponibilidade de água no crescimento e produtividade de culturas agrícolas (LIU et al., 2005; HOSSAIN et al., 2014). No presente estudo, plantas de todos os genótipos de soja promoveram fechamento estomático quando expostas ao estresse hídrico. Como resultado, a redução da  $g_s$  comprometeu a absorção e assimilação de  $CO_2$  pelas plantas e, sobretudo, a produção de massa seca foi afetada negativamente (Figura 2 e 4). Independente do genótipo de soja, os efeitos inibitórios na  $g_s$  e A foram ampliados progressivamente com o incremento dos níveis de seca, uma resposta comum em espécies de plantas crescidas em ambientes com baixa disponibilidade de água (CHAVES et al., 2002; ENNAHLI e EARL, 2005; KRON et al., 2008; CHAVES et al., 2009; ANJUM et al., 2011; WANG et al., 2018).

Vale ressaltar que, dentre os genótipos estudados, o melhor desempenho fotossintético sob seca moderada foi registrado nas plantas dos genótipos M8372, uma vez que apresentaram as maiores taxas de  $g_s$  e A sob estresse (Figura 4). Tais resultados foram associados diretamente com a maior eficiência de carboxilação da Rubisco (Figura 5) e melhor eficiência fotoquímica do PSII (Figura 7) (MEDRANO et al., 1997; LAWLOR, 2002). Sob seca moderada, plantas M8372 apresentam manutenção da eficiência quântica efetiva do PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) (Figura 7B), que foi correlacionado com os maiores índices de quenching fotoquímico (qP) (Figura 8A) e taxa de transporte de elétrons (ETR) (Figura 8C). Além disso, os teores dos pigmentos fotossintéticos das plantas M8372 permaneceram inalterados ou reduzidos levemente sob déficit hídrico moderado (Figura 9 e 10).

Durante o processo fotossintético, os altos valores de quenching fotoquímico sugerem que grande parte da energia incidente no PSII é direcionada para a cadeia transportadora de elétrons dos tilacóides, que é evidenciada pela alta taxa de transporte de elétrons. A maior capacidade para absorver e transportar elétrons resulta na maior eficiência quântica efetiva do PSII (BAKER, 2008;

MIRANDA et al., 2014) (Figura 7 e 8). Por outro lado, o aumento do quenching não fotoquímico pode ser resultado da baixa eficiência fotoquímica do PSII e correlacionado com mecanismos de dissipação de energia, como o aumento da temperatura foliar; sugerindo que, a manutenção do funcionamento dos centros de reação do PSII depende, basicamente, além de outros fatores, da capacidade de dissipação térmica do genótipo (CHAVES et al., 2009; SHAHENSHAH e ISODA, 2010; WANG et al., 2018). Essas respostas foram mais evidentes nos genótipos sensíveis ao estresse hídrico, como é o caso de plantas TEC7022, RK8115 e M8808. Convém salientar que as taxas da eficiência quântica efetiva do PSII mostraram comportamento bastante similar às taxas de A, entre todos os genótipos avaliados, um resposta também obtida por Wang et al. (2018), em estudos com plantas de soja.

Em contraste, embora plantas M8372 tenham apresentado mecanismos de defesa similares quando submetidas à seca severa, essas respostas parecem não ter sido suficientes para o maior crescimento, e as plantas apresentaram susceptibilidade ao déficit hídrico severo (Figuras 2, 3, 4, 5, 7 e 8). Nessa condição, seca severa, a maior tolerância foi observada no genótipo M8808, o que parece ter sido resultado da ativação de vias relacionadas com o acúmulo de solutos compatíveis e ajustamento osmótico, uma vez que não houve relação direta entre a tolerância à seca severa e eficiência da maquinaria fotossintética nesse grupo de plantas (Figuras 1 a 9). Contudo, mais análises são necessárias para validar essa hipótese.

O ajustamento osmótico tem sido citado como um importante mecanismo de tolerância ao déficit hídrico, independente da espécie de planta (FANG e XIONG, 2015; OH e KOMATSU, 2015). Nesse caso, as raízes percebem a escassez de água no solo e promovem a sinalização de duas maneiras, hidráulica e química, desencadeando mecanismos variados de tolerância à seca, com o acúmulo de proteínas e hormônios reguladores como a prolina e ABA, respectivamente (SKIRY CZ e INZÉ, 2010; SILVA et al., 2016).

A eficiência do uso da água (EUA) é um fator determinante para plantas cultivadas em solos com quantidade limitada de água. A EUA é essencial para a produção de biomassa nas plantas, e pode ser influenciada pelo controle genético e/ou mecanismos de resistência à seca (BLUM, 2005). No presente estudo, plantas AS3850 aumentaram a EUA instantânea e EUA intrínseca sob restrição hídrica, sendo o genótipo que apresentou maior eficiência no uso da água sob seca severa (Figura 6A e 6B). A maior economia de água do genótipo AS3850 foi correlacionada com um dos melhores desempenhos sob estresse hídrico, sugerindo que o aumento da EUA instantânea é ativado para

manter a produção de biomassa sob tais condições adversas (HOSSAIN et al., 2014; BASU et al., 2016). Um fato interessante foi observado para o TEC7022 que, sob seca moderada, promoveu aumentos na EUA intrínseca, entretanto, foi observado uma redução nesse parâmetro sob seca severa; nesse caso, o genótipo dispôs de um limiar de resposta tolerante, que foi dependente da intensidade do estresse. Já a manutenção da EUA instantânea nos genótipos M8349, BMX Bônus e RK8317 foi associada diretamente com a maior tolerância à SeM.

Sob estresse hídrico, as variáveis nos teores dos pigmentos fotossintéticos apresentaram comportamento praticamente idêntico àquelas da EUA intrínseca, sugerindo que os teores de clorofila são regulados de acordo com a disponibilidade de água e eficiência do uso da água dos genótipos de soja (Figura 6B e 9). Essa hipótese demonstra relação direta entre os teores de pigmentos fotossintéticos, EUA e tolerância ao déficit hídrico.

Um fato interessante foi a iniciação do processo de floração das plantas de soja expostas ao estresse hídrico, um processo observado para todos os genótipos estudados (dados não mostrados). Sob déficit hídrico, a antecipação do florescimento tem sido citada como um mecanismo de resistência à seca, também chamado de escape à seca, pelo qual a planta diminui a demanda por água e antecipa o seu ciclo de crescimento a fim de minimizar os efeitos do estresse (FAROOQ et al., 2014; KOOYERS, 2015; HE et al., 2017).

### **5.3 A tolerância de plantas de soja ao estresse salino é influenciada pela intensidade do estresse.**

O excesso de sais no solo limitou o crescimento das plantas de soja de todos os genótipos avaliados. Entretanto, houve um limiar de resposta, pois, embora as plantas tenham demonstrado sensibilidade ao estresse salino, os efeitos da salinidade foram mais deletérios sob SaS (Figuras 1 a 3). Evidências disso é que plantas dos genótipos TEC7022, AS3850, M8808 e RK8317 não resistiram e morreram quando irrigadas com água com CE de 8,0 dS m<sup>-1</sup>, confirmando a agressividade e conseqüente letalidade das dosagens excessivas de sais (PARIDA e DAS, 2005).

A salinidade gera diferenças no potencial osmótico entre o solo e a raiz influenciando negativamente a absorção de água pela planta, como conseqüência a produção de massa seca no desenvolvimento vegetativo é comprometida (DIAS et al., 2016).

Além disso, ao comparar o desempenho das plantas sob estresse abiótico (seca *versus* salinidade), observou-se que os genótipos de soja apresentam, em termos absolutos, maiores taxas de crescimento sob salinidade moderada em relação ao déficit hídrico moderado. Por outro lado, sob estresse severo, os genótipos apresentam alta susceptibilidade ao estresse salino e permanecem viáveis sob estresse hídrico, mesmo com taxas de crescimento reduzidas, pelo menos durante o período de tempo analisado (Figuras 1, 2 e 3).

De maneira geral, o crescimento das raízes foi pouco afetado pela salinidade, principalmente para os genótipos sobreviventes, com exceção do M8349 (Tabela 4). Resultados similares foram encontrados por Li et al. (2017), com plantas de soja, que também observaram elevado padrão de crescimento das raízes sob SaM.

Sob salinidade, plantas de todos os genótipos mostraram reduções graduais no NF, sugerindo que o excesso de sais limitou o surgimento de novas folhas e/ou induziu abscisão foliar. A redução do número de folhas pode ser resultado da toxicidade de íons, principalmente  $\text{Cl}^-$  e  $\text{Na}^+$ , que são absorvidos pelas raízes e retidos nos tecidos foliares, onde apresentam alta toxicidade (SUÁREZ e MEDINA, 2005; REN et al., 2012). Na presença de um ambiente estressante, a menor produção de folhas reduz a área fotossinteticamente ativa, o que leva a decréscimos na produção e acúmulo de carboidratos e, conseqüentemente, limita o crescimento da plantas (Tabela 5) (RAHNESHAN et al., 2018).

De modo interessante, a AP das plantas sob SaM não sofreu redução aos 24 dias após imposição dos tratamentos, demonstrando que este efeito depende do tempo de exposição ao estresse, uma vez que Essa (2002) reportou reduções significativas em plantas de soja expostas na dosagem  $4,5 \text{ dS m}^{-1}$  durante 45 dias. Curiosamente, no presente estudo, plantas M8808 apresentaram maiores valores de AP sob SaM em comparação ao controle. Esses achados estão em discordância com os estudos de Khan et al. (2015), que relatam reduções ou manutenção na altura de planta sob salinidade moderada.

Ao contrário do registrado para o estresse hídrico, na presença de salinidade, o melhor desempenho sob estresse moderado foi observado nas plantas do genótipo BMX Bônus (Figuras 1, 2 e 3). Esse grupo de plantas não sofreu reduções significativas na produção de biomassa fresca e seca das folhas, caules e raízes, o que configurou praticamente a manutenção do crescimento sob SaM (Figuras 1 e 2). Como consequência, plantas BMX Bônus mostraram a maior taxa de tolerância relativa ao estresse salino moderado, com valores próximos de 90% (Figura 3). Já sob

salinidade severa, os maiores índices relativos de tolerância foram observados nas plantas M8349 e RK8115 (Figura 3), que apresentaram elevadas taxas de crescimento e produção de biomassa durante todo o experimento (Figuras 1 e 2 e Tabela 1).

Plantas dos genótipos RK8115 e M8808 também apresentaram bom desempenho sob SaM (Figura 1, 2 e 3), mesmo que estas últimas tenham demonstrando susceptibilidade extrema à salinidade severa. Em contraste, os efeitos da salinidade SaM foram mais agressivos nas plantas M8372, AS3850 e RK8317, resultados similares aos reportados por Khan et al. (2015), que observaram efeitos intensificados progressivamente com a severidade do estresse.

Assim como observado para os genótipos de soja, diversos autores têm reportado efeitos danosos dos sais no crescimento de plantas de diferentes espécies, como relatado por Essa (2002), Parida e Das (2005) e Khan et al. (2015). Por outro lado, Delgado et al. (1994) não constataram reduções na produção de massa seca das plantas sob concentrações moderadas de sais na água de irrigação, mas houve grande sensibilidade sob condições severas.

#### **5.4 As respostas das plantas de soja à salinidade são decorrentes das alterações específicas nos processos fisiológicos.**

A morte das plantas de soja sob SaS pode ter sido ocasionada pela alta sensibilidade ao acúmulo excessivo de sais nos tecidos das plantas, como citado para plantas de pistache (RAHNESHAN et al., 2018). Esse fenômeno foi possivelmente decorrente da ativação ineficiente de mecanismos envolvidos no controle do acúmulo de  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  no citosol. Os resultados demonstram claramente que as plantas apresentam alta eficiência da maquinaria fotossintética sob estresse salino, mas muito provavelmente não dispõem de vias capazes de evitar o acúmulo excessivo de íons tóxicos sob salinidade severa (PHANG et al., 2008; REN et al., 2012; KHAN et al. 2015). Embora ambos os estresses induzam à seca fisiológica na planta, inicialmente, a salinidade excessiva promove danos adicionais por toxicidade iônica (CHAVES et al., 2009).

Além disso, as reduções nas taxas de assimilação das plantas sob salinidade, assim como na seca, são decorrentes dos efeitos no fechamento estomático induzido pelo estresse (Kao et al, 2003). Sob estresse abiótico, as taxas de  $g_s$  das plantas de soja são afetadas em maior intensidade pela seca em relação à salinidade, constituindo um mecanismo de controle da perda de água pela transpiração, principalmente pelo controle da E (Figuras 4E e 4F). Entretanto, sob salinidade,

mesmo com o melhor desempenho fisiológico dentre os genótipos, plantas M8372 não mostraram as maiores taxas de assimilação do CO<sub>2</sub>; sugerindo que fatores adicionais secundários, como o estresse oxidativo, interferem no metabolismo das plantas e reduzem consideravelmente a produção de MS (Figura 4D) (NEGRÃO, 2017).

Os genótipos avaliados nesse estudo demonstraram maior eficiência nas trocas gasosas quando submetidos ao estresse salino moderado que à restrição hídrica moderada, influenciando de tal modo que estes obtiveram maior desempenho de tolerância. Esse fenômeno foi invertido com o aumento da intensidade do estresse, em que as plantas mostraram alta sensibilidade à salinidade, ocasionando a morte da metade dos genótipos testados, enquanto sob SeS ocorreu maior tolerância.

O genótipo M8372 obteve melhor desempenho fisiológico sob salinidade moderada, com manutenção na taxa de A. Isso pode ter ocorrido em resposta à maior eficiência da maquinaria fotossintética, tanto da fase fotoquímica como bioquímica (PARIHAR et al., 2015). A maior taxa de A resultou em acréscimos na eficiência de carboxilação da Rubisco, bem como, na fase fotoquímica, pois houve maior eficiência fotoquímica do PSII ( $\Phi$ PSII), que é evidenciada pelo aumento no quenching fotoquímico e na efetividade da taxa de transporte de elétrons (MAXWELL e JOHNSON, 2000; BAKER, 2008; MIRANDA et al., 2014).

A maior sensibilidade das plantas em função da severidade do estresse foi associada com reduções nas trocas gasosas e produtividade de biomassa, um fenômeno que pode ser explicado pela existência de um limiar de tolerância à salinidade (Figura 2, 3 e 4). Ao ultrapassar esse limiar, a SaS causa danos drásticos ao aparato fotossintético, reduzindo a eficiência fotoquímica do PSII, quenching fotoquímico e taxa de transporte de elétrons (Figuras 7D, 8D e 8F); promovendo incrementos na dissipação de energia por mecanismos não fotoquímicos (Figura 8E) (BAKER, 2008; MIRANDA et al., 2014).

A tolerância à SaM dos genótipos BMX Bônus e RK8115 foi associada com a manutenção dos teores Clf total, o que sugere um mecanismo de tolerância ao excesso de sais, visto que muitos estudos recentes atribuem reduções significativas na clorofila de culturas sensíveis à salinidade (PARIDA e DAS, 2005; LU et al., 2009; MIRANDA et al., 2013). A Clf b foi a mais afetada na maioria dos genótipos, com exceção do AS3850, que apresentou incrementos nas concentrações desse pigmento induzido em resposta à imposição do estresse (PARIHAR et al., 2015).

Portanto, mesmo nas condições de salinidade, os genótipos BMX Bônus e RK8115 dispuseram de um bom desempenho fisiológico e mantiveram a produtividade de MS superior a 80%, se mostrando muito tolerantes à SaM. Contudo, os bons resultados não foram mantidos no SaS, no qual a fisiologia das plantas foi drasticamente comprometida e a toxicidade aumentada, ocasionando a morte os genótipos TEC7022, AS3850, M8808 e RK8317, além de reduzir a produtividade de MS para pouco mais de 40% no genótipo de melhor desempenho (M8349) nessa condição. Ainda, embora M8372 também tenha gerado melhores respostas fisiológicas para a salinidade, isso não foi convertido em melhor tolerância à essa condição.

## CONCLUSÕES

1. Os genótipos de soja estudados apresentam maior média de tolerância ao estresse salino moderado que à seca moderada;
2. Os genótipos M8349, BMX Bônus e RK8317 podem ser cultivados em solos com disponibilidade hídrica moderada, e o genótipo M8808 pode ser cultivado sob estresse hídrico severo;
3. Os genótipos BMX Bônus e RK8115 apresentam elevada tolerância à irrigação com água com condutividade elétrica  $\leq 4,0 \text{ dS m}^{-1}$ , e o genótipo M8349 se desenvolve melhor quando irrigado com água com condutividade elétrica em torno de  $8,0 \text{ dS m}^{-1}$ ;
4. Os genótipos tolerantes ao estresse hídrico e salino podem ser amplamente utilizados em programas de melhoramento genético e cruzados a fim de desenvolver novos cultivares com maior produtividade nos ambientes com condições adversas.

## REFERÊNCIAS

- ANJUM, S. A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, M. F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, n. 9, p. 2026–2032, 2011.
- ASENSI-FABADO, M. A.; AMTMANN, A.; PERRELLA, G. Plant responses to abiotic stress: The chromatin context of transcriptional regulation. **Biochimica et Biophysica Acta - Gene Regulatory Mechanisms**, v. 1860, n. 1, p. 106–122, 2017.
- ASHRAF, M.; ÖZTÜRK, M.; AHMAD, M. S. A.; AKSOY, A. **Crop Production for Agricultural Improvement**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2012.
- BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 89–113, 2008.
- BARBIERI, R. L.; STUMPF, E. R. T. **Origem e evolução de plantas cultivadas**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2008.
- BARTELS, D.; SOUER, E.; Molecular responses of higher plants to dehydration. In: HIRT, H.; SHINOZAKI, K. **Plant Responses to Abiotic Stress**. Berlin: Springer, 2003. v. 4.
- BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant adaptation to drought stress. **F1000Research**, v. 5, n. 0, p. 1554, 2016.
- BLUM, A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 56, n. 11, p. 1159, 2005.
- BORÉM, A.; MIRANDA, G. V.; FRITSCHÉ-NETO, R. **Melhoramento de plantas**. 7 ed. – Viçosa: UFV, 2017. 543 p.
- BORRMANN, D.; JUNQUEIRA, R. M.; SINNECKER, P.; SALETE, M.; GOMES, O.; CASTRO, I. A.; MARIA, U.; MARQUEZ, L. Chemical and biochemical characterization of soybean produced under drought stress. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, v. 29, n. 3, p. 676–681, 2009.
- BUSTINGORRI, C.; LAVADO, R. S. Soybean growth under stable versus peak salinity. **Sci. Agric. Piracicaba**, v. 68, n. 1, p. 102–108, 2011.
- CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. A. (Coord.) **Ecofisiologia de cultivos anuais**. São Paulo: Nobel, 1999.
- CEPEA - Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada. **PIB Cadeias do agronegócio**  
 – 4º trimestre. Disponível em:

<[http://www.cepea.esalq.usp.br/upload/kceditor/files/Relatorio%20PIBAGRO%20Cadeias\\_2016\(1\).pdf](http://www.cepea.esalq.usp.br/upload/kceditor/files/Relatorio%20PIBAGRO%20Cadeias_2016(1).pdf)> Acesso em: 19 mai. 2017a.

- CEPEA - Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada. **PIB do Agronegócio Brasileiro**. Disponível em: <[www.cepea.esalq.usp.br/upload/kceditor/files/Pib\\_Cepea\\_1994\\_2015\\_V2.xlsx](http://www.cepea.esalq.usp.br/upload/kceditor/files/Pib_Cepea_1994_2015_V2.xlsx)>. Acesso em: 02 mai. 2017b.
- CEREZINI, P.; FAGOTTI, D. S. L.; PÍPOLO, A. E.; HUNGRIA, M.; NOGUEIRA, M. A. Water restriction and physiological traits in soybean genotypes contrasting for nitrogen fixation drought tolerance. **Scientia Agricola**, v. 74, n. 2, p. 110–117, 2017.
- CERRI, C. E. P.; YOU, X.; CHERUBIN, M. R.; MOREIRA, C. S.; RAUCCI, G. S.; CASTIGIONI, B. A.; ALVES, P. A.; CERRI, D. G. P.; MELLO, F. F. C.; CERRI, C. C. Assessing the greenhouse gas emissions of Brazilian soybean biodiesel production. **PLoS ONE**, v. 12, n. 5, p. 1–14, 2017.
- CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 551–560, 2009.
- CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P.P.; OSÓRIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T. PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. SPEC. ISS., p. 907–916, 2002.
- CHRISTMANN, A.; WEILER, E. W.; STEUDLE, E.; GRILL, E. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. **Plant Journal**, v. 52, n. 1, p. 167–174, 2007.
- CHUFFA, L. G. A.; VIEIRA, F.R.; SILVA, D. A. F.; FRANCO, D. M. Soybean seed oil: nutritional composition, healthy benefits and commercial applications. In: **Seed oil: biological properties, health benefits and comercial applications**, pp.1-54, 2014.
- CIAMPITTI, I. A. Growth and development. In: KSRE. **Soybean Production Handbook**. October 2016.
- CIRILO, J. A.; MONTENEGRO, S. M. G. L.; CAMPOS, J. N. B. A questão da água no semiárido brasileiros. In: BICUDO, C. E. DE M. et al. (ORGS. ). (Ed.). **Águas do Brasil: Análises Estratégicas**. São Paulo: Instituto de Botânica, 2010. 220 p.
- CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da Safra Brasileira grãos - Safra 2015/16 – Sétimo levantamento**. Brasília, v. 3, abr. 2016a.
- CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da Safra Brasileira grãos - Safra 2018/19 – Sexto levantamento**. Brasília, v. 6, mar. 2019.
- CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Perspectivas para Agropecuária**, Brasília, v.4, p.1-129, set. 2016b.

- CRAMER, G. R.; URANO, K.; DELROT, S.; PEZZOTTI, M.; SHINOZAKI, K. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. **BMC Plant Biology**, v. 11, n. 1, p. 163, 2011.
- DELGADO, M. J.; LIGERO, F.; LLUCH, C. Effects of salt stress on growth and nitrogen fixation by pea, faba-bean, common bean and soybean plants. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 26, n. 3, p. 371–376, 1994.
- DIAS, N. S.; BRANCO, F. F.; SOUZA, E. R.; FERREIRA, J. F. S.; SOUSA NETO, O. N.; QUEIROZ, I. S. R. Efeitos dos sais na planta e tolerância das culturas à salinidade. In: GHEYI, H. R. et al. (Eds.). **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**. 2. ed. Fortaleza-CE: INCTSal, 2016. p. 504.
- DOGAN, E.; KIRNAK, H.; COPUR, O. Deficit irrigations during soybean reproductive stages and CROPGRO-soybean simulations under semi-arid climatic conditions. **Field Crops Research**, v. 103, p. 154–159, 2007.
- DOMUTA, C.; PEREŞ, A.; BREJEA, R.; BORZA, I.; BEI, M.; NANDOR, K.; GÎTEA, M.; JUDE, E. Pedological drought influence on some parameters. **Romanian Agricultural Research**, n. 35, 2018.
- EMBRAPA. Tecnologias de Produção de Soja: Região Central do Brasil 2014. **Sistemas de Produção**, n. 16. Londrina: Embrapa Soja, 2013.
- ENNAHLI, S.; EARL, H. J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. **Crop Science**, v. 45, n. 6, p. 2374–2382, 2005.
- ESSA, T. A. Effect of salinity stress on growth and nutrient composition of three soybean (*glycine max* l. merrill) cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 188, n. 2, p. 86–93, abr. 2002.
- FANG, Y.; XIONG, L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 72, n. 4, p. 673–689, 2015.
- FAO. **Status of the World's Soil Resources (SWSR) – Main Report**, Rome, Italy, 2015.
- FAROOQ, M.; HUSSAIN, M.; SIDDIQUE, K. H. M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 33, n. 4, p. 331–349, 2014.
- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: **Sustainable Agriculture**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. v. 3p. 153–188.
- FERRARI, G.T. **Imputação de dados pluviométricos e sua aplicação na modelagem de eventos extremos de seca agrícola**. 2011. 70 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 2011.

- FERREIRA, D. F. 2011. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, 35: 1039-1042.
- FERREIRA, P. A.; SILVA, J. B. L.; RUIZ, H. A. Aspectos físicos e químicos de solos em regiões áridas e semiáridas. In: Gheyi et al. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**, p.9-16, 2016.
- FIGUEIREDO, S. L.; PIVETTA, L. G.; FANO, A.; MACHADO, F. R.; GUIMARÃES, V. F. Comportamento de genótipos de soja submetidos a déficit hídrico intenso em casa de vegetação. **Revista Ceres**, v. 58, n. 3, p. 342–349, 2011.
- HAMAWAKI, O. T.; JULIATTI, F. C.; POLIZEL, A. C.; AMORIM, F. A.; SHIGIHARA, D.; SANTOS, M. A.; HAMAWAKI, C. L. UFUS Impacta: nova cultivar de soja para o Estado de Minas Gerais. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v.40, n.5, p.523-524, maio 2005.
- HASEGAWA, P. M.; BRESSAN, R. A.; ZHU, J. K.; BOHNERT, H. J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 51, n. 1, p. 463–499, jun. 2000.
- HE, J.; DU, Y. L.; WANG, T.; TURNER, N. C.; YANG, R. P.; JIN, Y.; XI, Y.; ZHANG, C.; CUI, T.; FANG, X. W.; LI, F. M. Conserved water use improves the yield performance of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought. **Agricultural Water Management**, v. 179, p. 236–245, 2017.
- HE, Y.; FU, J.; YU, C.; WANG, X.; JIANG, Q.; HONG, J.; LU, K.; XUE, G.; YAN, C.; JAMES, A.; XU, L.; CHEN, J.; JIANG, D. Increasing cyclic electron flow is related to Na<sup>+</sup> sequestration into vacuoles for salt tolerance in soybean. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 21, p. 6877–6889, 2015.
- HE, Y.; YU, C.; ZHOU, L.; CHEN, Y.; LIU, A.; JIN, J.; HONG, J.; QI, Y.; JIANG, D. Rubisco decrease is involved in chloroplast protrusion and Rubisco-containing body formation in soybean (*Glycine max*.) under salt stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 74, p. 118–124, 2014.
- HIRAKURI, M. H.; LAZZAROTTO, J. J. **O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro**. Londrina: Embrapa Soja, 2014. 70 p. (Embrapa Soja. Documentos, 349).
- HIRT, H.; SHINOZAKI, K. **Plant Responses to Abiotic Stress**. Berlin: Springer, 2003. v. 4.
- HORIE, T.; KARAHARA, I.; KATSUHARA, M. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes : An overview with the central focus on rice plants. **Rice**, v. 5, n. 11, p. 1–18, 2012.
- HOSSAIN, M. M.; LIU, X.; QI, X.; LAM, H. M.; ZHANG, J. Differences between soybean genotypes in physiological response to sequential soil drying and rewetting. **Crop Journal**, v. 2, n. 6, p. 366–380, 2014.

- HU, H.; XIONG, L. Genetic Engineering and Breeding of Drought-Resistant Crops. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, n. 1, p. 715–741, 2014.
- HUCK, M. G.; ISHIHARA, K.; PETERSON, C. M.; USHIJIMA, T. Soybean Adaptation to Water Stress at Selected Stages of Growth. **Plant Physiology**, v. 73, n. 2, p. 422–427, 1983.
- IBGE. **Levantamento Sistemático da Produção Agrícola**. Pesquisa Mensal de Previsão e Acompanhamento de Safras Agrícolas no Ano Cível. v.30, n.12, p. 1-82 Dez. 2017.
- IMESC. Nota de Conjuntura Mensal – **Nota de Agricultura Maranhense**, Disponível em: <[http://imesc.ma.gov.br/src/upload/publicacoes/Nota\\_de\\_Agricultura\\_-\\_Abril\\_de\\_2017.pdf](http://imesc.ma.gov.br/src/upload/publicacoes/Nota_de_Agricultura_-_Abril_de_2017.pdf)> Acesso em: 29 mai. 2017.
- KAO, W. Y.; TSAI, T. T.; SHIH, C. N. Photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence of three wild soybean species in response to NaCl treatments. **Photosynthetica**, v. 41, n. 3, p. 415–419, 2003.
- KHAN, M. S. A.; KARIM, M. A.; HAQUE, M. M.; ISLAM, M. M.; KARIM, A. J. M. S.; MIAN, M. A. K. Influence of salt and water stress on growth and yield of soybean genotypes. **Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science**, v. 39, n. 2, p. 167–180, 2016.
- KHAN, M.; KARIM, M.; HAQUE, M. Genotypic differences in growth and ions accumulation in soybean under NaCl salinity and water stress conditions. **Bangladesh Agronomy Journal**, v. 17, n. 1, p. 47, 2015.
- KOOYERS, N. J. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. **Plant Science**, v. 234, p. 155–162, maio 2015.
- KÖPPEN, W. 1948. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Fondo de Cultura Económica. México. 479 p.
- KRON, A. P.; SOUZA, G. M.; RIBEIRO, R. V. Water deficiency at different developmental stages of *glycine max* can improve drought tolerance. **Bragantia**. Campinas, v.67, n.1, p.43-49, 2008.
- LAWLOR, D. W. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves: Stomata vs. Metabolism and the Role of ATP. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 871–885, 15 jun. 2002.
- LI, M.; GUO, R.; JIAO, Y.; JIN, X.; ZHANG, H.; SHI, L. Comparison of Salt Tolerance in Soja Based on Metabolomics of Seedling Roots. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. June, 2017.
- LIU, F.; ANDERSEN, M. N.; JACOBSEN, S. E.; JENSEN, C. R. Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during progressive soil drying. **Environmental and Experimental Botany**, v. 54, n. 1, p. 33–40, 2005.
- LU, G.; HAN, F.; TALLMAN, J.; KLEIN, T. M.; ZHANG, J. Soybean. In: **Compendium of Transgenic Crop Plants**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2008. 1–82 p.

- MARANHÃO – Secretaria de Estado da Agricultura. **Perfil da agricultura maranhense**. Maranhão, 2016.
- MARTINS, P. K.; JORDÃO, B. Q.; YAMANAKA, N.; FARIAS, J. R. B.; BENEVENTI, M. A.; BINNECK, E.; FUGANTI, R.; STOLF, R.; NEPOMUCENO, A. L. Differential gene expression and mitotic cell analysis of the drought tolerant soybean (*Glycine max* L. Merrill Fabales, Fabaceae) cultivar MG/BR46 (Conquista) under two water deficit induction systems. **Genetics and Molecular Biology**. v. 31, n. 2, p. 512-521, 2008.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659–668, abr. 2000.
- MEDRANO, H.; PARRY, M. A. J.; SOCIAS, X.; LAWLOR, D. W. Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. **Annals of Applied Biology**, v. 131, n. 3, p. 491–501, dez. 1997.
- MIRANDA, R. S. **Modulação bioquímica e molecular da aclimação de plantas de sorgo à salinidade: controle do acúmulo de Na<sup>+</sup> mediado pelo íon NH<sub>4</sub><sup>+</sup>**. 2015. 161 f. Tese (Doutorado em Bioquímica) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza. 2015.
- MIRANDA, R. S.; MESQUITA, R. O.; FREITAS, N. S.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Nitrate: ammonium nutrition alleviates detrimental effects of salinity by enhancing photosystem II efficiency in sorghum plants. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 18, n. suppl, p. 8–12, 2014.
- MIRANDA, R. S.; RUPPENTHAL, V.; LOPES, L. S.; FONTENELE, C.; MARQUES, V. B.; BEZERRA, M. A.; LACERDA, C. F. Phosphorus fertilization improves soybean growth under salt stress. **International Journal of Plant and Animal Sciences**, v. 1, n. 2, p. 21–29, 2013.
- MUTAVA, R. N.; PRINCE, S. J. K.; SYED, N. H.; SONG, L.; VALLIYODAN, B.; CHEN, W.; NGUYEN, H. T. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 86, Jan., p. 109–120, 2015.
- NAGEL, K. A.; BONNETT, D.; FURBANK, R.; WALTER, A.; SCHURR, U.; WATT, M. Simultaneous effects of leaf irradiance and soil moisture on growth and root system architecture of novel wheat genotypes: Implications for phenotyping. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 18, p. 5441–5452, 2015.
- NEGRÃO, S.; SCHMÖCKEL, S. M.; TESTER, M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. **Annals of Botany**, v. 119, n. 1, p. 1–11, 2017.
- NEPOMUCENO, A.L.; FARIAS, J.R.B.; NEUMAIER, N. **Ecofisiologia da soja**. Londrina: EMBRAPA. Circular Técnica 48, p. 9, 2007.
- OH, M.; KOMATSU, S. Characterization of proteins in soybean roots under flooding and drought stresses. **Journal of Proteomics**, v. 114, p. 161–181, jan. 2015.

- PACE, P. F.; CRALLE, H. T.; EL-HALAWANY, S. H. M.; COTHREN, J. T.; SENSEMAN, S. A. et al. Drought-induced changes in shoot and root growth of young cotton plants. **The Journal of Cotton Science**, v. 3, n. 4, p. 183–187, 1999.
- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 60, n. 3, p. 324–349, 2005.
- PARIHAR, P.; SINGH, S.; SINGH, R.; SINGH, V. P.; PRASAD, S. M. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 6, p. 4056–4075, 2015.
- PEJIĆ, B.; MAKSIMOVIĆ, L.; CIMPEANU, S.; BUCUR, D.; MILIĆ, S.; BRANKO, Č. Response of soybean to water stress at specific growth stages. **Journal of Food, Agriculture & Environment**, v. 9, n. 1, p. 280–284, 2011.
- PHANG, T. H.; SHAO, G.; LAM, H. M. Salt tolerance in soybean. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 50, n. 10, p. 1196–1212, 2008.
- PIMENTEL, D.; PATZEK, T.W. Ethanol production using corn, switchgrass, and wood; biodiesel production using soybean and sunflower. **Natural Resources Research**, v. 14, n. 1, p. 65-76, 2005.
- PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E.; MIRANDA, R. S. Physiology and biochemistry of plants growing under salt stress. In: Gheyi et al. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**, p.163-180, 2016.
- RAHNESHAN, Z.; NASIBI, F.; MOGHADAM, A. A. Effects of salinity stress on some growth , physiological, biochemical parameters and nutrients in two pistachio (*Pistacia vera* L.) rootstocks. **Journal of plant interactions**, v. 13, n. 1, p. 73–82, 2018.
- RANGEL, M. A. S.; MINUZZI, A.; BRACCINI, A. L.; SCAPIM, C. A.; CARDOSO, P. C. Efeitos da interação genótipos x ambientes no rendimento de grãos e nos teores de proteína de cultivares de soja. **Revista Acta Scientiarum**. Maringá, v. 29, n. 3, p. 351-354, 2007.
- REDILLAS, M. C. F. R.; JEONG, J.S.; KIM, Y. S.; JUNG, H.; BANG, S. W.; CHOI, Y. D.; HA, S. H.; REUZEAU, C.; KIM, J. K. The overexpression of OsNAC9 alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions. **Plant Biotechnology Journal**, v. 10, n. 7, p. 792–805, 2012.
- REN, S.; WEEDA, S.; LI, H.;WHITEHEAD, B.; GUO, Y.; ATALAY, A.; PARRY, J. Salt tolerance in soybean WF-7 is partially regulated by ABA and ROS signaling and involves withholding toxic Cl<sup>-</sup> ions from aerial tissues. **Plant Cell Reports**, v. 31, n. 8, p. 1527–1533, 2012.
- RIBEIRO, M. R.; RIBEIRO FILHO, M. R.; JACOMINE, P. K. T. Origem e classificação dos solos afetados por sais. In: Gheyi et al. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**, p.9-16, 2016.

- RODRIGUES; F. A.; FUGANTI-PAGLIARINI, R.; MARCOLINO-GOMES, J.; NAKAYAMA, T. J.; MOLINARI, H. B. C.; LOBO, F. P.; HARMON, F. G.; NEPOMUCENO, A. L. Daytime soybean transcriptome fluctuations during water deficit stress. **BMC Genomics**, v. 16, p.505, 2015.
- SHAHENSHAH; ISODA, A. Effects of Water Stress on Leaf Temperature and Chlorophyll Fluorescence Parameters in Cotton and Peanut. **Plant Production Science**, v. 13, n. 3, p. 269–278, 3 jan. 2010.
- SILVA, A. R. A.; BEZERRA, F. M. L.; LACERDA, C. F.; MIRANDA, R. S.; MARQUES, E. C.; GOMES-FILHO, E. Organic solutes in coconut palm seedlings under water and salt stresses. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 20, n. 11, p. 1002–1007, 2016.
- SILVA, F.; BORÉM, A.; SEDIYAMA, T.; LUDKE, W. **Melhoramento da soja**. – Viçosa: Ed. UFV, 2017. 563 p.
- SILVEIRA, J. A. G.; SILVA, S. L. F.; SILVA, E. N.; VIÉGAS, R. A. Mecanismos biomoleculares envolvidos com a resistência ao estresse salino em plantas. In: Gheyi et al. **Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados**, p.9-16, 2016.
- SIONIT, N.; KRAMER, P. J. Effect of Water Stress During Different Stages of Growth of Soybean1. **Agronomy Journal**, v. 69, n. 2, p. 274, 1 abr. 1977.
- SKIRY CZ, A.; INZÉ, D. More from less: Plant growth under limited water. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 21, n. 2, p. 197–203, 2010.
- SOUZA, T. C.; CASTRO, E. M.; MAGALHÃES, P. C.; LINO, L. O.; ALVES, E. T.; ALBUQUERQUE, P. E. P. Morphophysiology, morphoanatomy, and grain yield under field conditions for two maize hybrids with contrasting response to drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, n. 11, p. 3201–3211, 2013.
- SUÁREZ, N.; MEDINA, E. Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove, *Avicennia germinans* L. **Trees**, v. 19, n. 6, p. 722–728, 25 nov. 2005.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6.ed. – Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.
- TEIXEIRA, L. R.; BRACCINI, A. L.; SPERANDIO, D.; SCAPIM, C. A.; SCHUSTER, I.; VIGANÓ, J.; JAREMTCHUK, C. C. Avaliação de cultivares de soja quanto à tolerância ao estresse hídrico. **Revista Ceres**, v. 55, n. 3, p. 194-202, mai/jun. 2008.
- USDA – United States Department of Agriculture, Foreign Agricultural Service. **Oilseeds: World Markets and Trade**. Washington, D.C., 2017.
- WANG, W.; VINOCUR, B.; ALTMAN, A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. **Planta**, v. 218, n. 1, p. 1–14, 2003.

- WANG, W.; WANG, C.; PAN, D.; ZHANG, Y.; LUO, B.; JI, J. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence images of soybean (*Glycine max*) seedlings. **International Journal of Agricultural and Biological Engineering**, v. 11, n. 2, p. 196–201, 2018.
- WANI, S. P.; HENG, L. K.; NAGESWARA RAO, V. (2012). Soybean. In: STEDUTO, P.; HSIAO, T. C.; FERERES, E.; RAES, D. (Eds.). **Crop Yield response to Water**: FAO Irrigation and Drainage Paper 66, pp. 124-133. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION, Rome.
- WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v.144, p.307-314, 1994.
- WESSELER, J. Opportunities ('costs) matter: A comment on Pimentel and Patzek "Ethanol production using corn, switchgrass, and wood; biodiesel production using soybean and sunflower". **Energy Policy**, v.35, n.2, pp. 1414-1416, 2007.
- XOCONOSTLE-CÁZARES, B.; RAMÍREZ-ORTEGA, F. A.; FLORES-ELENES, L.; RUIZ-MEDRANO, R. Drought tolerance in crop plants. **American Journal of Plant Physiology**, v. 5, n. 5, p. 241–256, 2010.
- ZEGADA-LIZARAZU, W.; ZATTA, A.; MONTI, A. Water uptake efficiency and above-and belowground biomass development of sweet sorghum and maize under different water regimes. **Plant and Soil**, v. 351, n. 1–2, p. 47–60, 2012.
- ZHU, J. K. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. **Cell**, v. 167, n. 2, p. 313–324, 2016.