

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO-UEMA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROECOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM AGROECOLOGIA

EFEITOS DA RESTRIÇÃO HÍDRICA SOBRE ASPECTOS FISIOLÓGICOS E
ANATÔMICOS EM SOJA

MAURIANA DA ROCHA SOBRINHO

São Luís - MA

2019

MAURIANA DA ROCHA SOBRINHO

Licenciada em Ciências Biológicas

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Agroecologia da Universidade Estadual do Maranhão, para obtenção do título de Mestre em Agroecologia.

Orientador: Dr. Tiago Massi Ferraz

São Luís - MA

2019

Sobrinho, Mauriana da Rocha

Efeitos da restrição hídrica sobre aspectos fisiológicos e anatômicos em soja.
60f

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Agroecologia,
Universidade Estadual do Maranhão, 2019.

Orientador: Tiago Massi Ferraz

1. Soja Tracajá. 2. Restrição hídrica. 3. Trocas gasosas. I. Título
CDU:00

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Agroecologia da Universidade Estadual do Maranhão, para obtenção do título de Mestre em Agroecologia.

Orientador: Dr. Tiago Massi Ferraz

Aprovada em: 30/09/2019

Comissão Julgadora:



Dr. Tiago Massi Ferraz (Orientador)
Universidade Estadual do Maranhão - UEMA



Dr. Diego Silva Batista
Universidade Estadual do Maranhão - UEMA



Dra. Luciene Souza Ferreira
Universidade Estadual do Maranhão - UEMA

São Luís - MA

2019

SUMÁRIO

Capítulo 1: Considerações Gerais	09
1. INTRODUÇÃO	10
2. REVISÃO DE LITERATURA	11
2.1 Origem	11
2.1 Dados econômicos.....	12
2.2 Classificação botânica	13
2.2.1 Morfologia e anatomia.....	14
2.3 Aspectos fisiológicos.....	15
2.4 Condutividade hidráulica de raiz	17
2.5 Estresse hídrico	17
REFERÊNCIAS	19
Capítulo 2:	25

RESUMO

A principal fronteira para expansão mundial do cultivo de soja está no Brasil, incluindo parte do estado do Maranhão. Tal região, inclui áreas do Cerrado Nacional, estas por sua vez, sujeitas a irregularidades pluviométricas. É bem estabelecido para a cultura, que a restrição hídrica no estágio de desenvolvimento reprodutivo afeta significativamente a produtividade, enquanto no mesmo sentido, e acerca dos efeitos fisiológicos e anatômicos no estágio vegetativo, são escassos os relatos na literatura. Nesse sentido, o presente estudo visou identificar alterações nas respostas fisiológicas e anatômicas, bem como possíveis implicações sobre a condutividade hidráulica da raiz em plantas de soja submetidas a diferentes níveis de restrição hídrica.. O experimento foi realizado em casa de vegetação, com plantas da cv. convencional *brs tracajá*, crescidas na capacidade de campo (CC), sendo que as unidades experimentais foram subdivididas no estágio V3, nos tratamentos T25 (25% de aplicação de água da CC), T50 (50% de aplicação de água da CC), T75 (75% de aplicação de água da CC) e T100 (CC). Foi aplicado o delineamento inteiramente casualizado, com 20 repetições. Entre os aspectos avaliados, estiveram os crescimentos em altura e diâmetro do caule, área foliar total, acúmulo de massa seca dos órgãos e de nódulos, potencial hídrico foliar, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, Índice SPAD, volume de raiz, condutividade hidráulica de raiz e anatomias de folhas, caule e raiz. De acordo com os resultados, a altura de plantas e diâmetro do caule reduziu significativamente conforme a severidade da restrição aplicada. O mesmo ocorreu para as massas secas de folha, caule e raiz, contudo, a proporção da massa dos órgãos não sofreu diferença com essa redução. O tratamento T75 manteve os valores de desenvolvimento vegetativo (MSF, MSN e AFT) próximos aos valores de T100. Da mesma forma, o T75 obteve o melhor desempenho nas medidas de trocas gasosas quando comparado aos demais tratamentos em relação ao T100. Quanto ao uso da água, o T75 foi o tratamento mais eficiente no uso desse recurso. Portanto, este resultado somado com a manutenção do desenvolvimento vegetativo do T75 próximo ao T100, apontam que a aplicação de 75% de água na capacidade de campo como importante alternativa ao plantio da variedade em estudo visando a economia no uso da água. A fluorescência da clorofila e índice SPAD não foram alterados pela aplicação dos tratamentos, do mesmo modo que as medidas de condutividade hidráulica de raiz (CHR) aos 32 dias após a restrição (DAR). Quanto a organização na composição dos tecidos da

nervura central foliar e caule não foram identificadas distinções entre os tratamentos. A análise anatômica apontou adaptações no T25, definidas pela maior espessura do esclerênquima no caule e o menor diâmetro médio dos vasos do xilema da raiz.

Palavras chave: soja *Tracajá*; restrição hídrica; trocas gasosas.

ABSTRACT

The main frontier for global expansion of soy cultivation is in Brazil, including part of the state of Maranhão. This region includes areas of the National Cerrado, which in turn are subject to rainfall irregularities. It is well established for culture, that water restriction in the reproductive development stage significantly affects productivity, while in the same sense, and about the physiological and anatomical effects in the vegetative stage, there are few reports in the literature. In this sense, the present study aimed to identify changes in the physiological and anatomical responses, as well as possible implications on the hydraulic conductivity of the root in soybean plants submitted to different levels of water restriction. The experiment was carried out in a greenhouse, with plants from cv. conventional brs tracajá, grown in field capacity (CC), and the experimental units were subdivided in stage V3, in treatments T25 (25% of water application from CC), T50 (50% of water application from CC), T75 (75% of DC water application) and T100 (CC). A completely randomized design was applied, with 20 repetitions. Among the aspects evaluated were growth in height and stem diameter, total leaf area, accumulation of dry mass of organs and nodules, leaf water potential, gas exchange, chlorophyll fluorescence, SPAD index, root volume, hydraulic conductivity of root and anatomy of leaves, stem and root. According to the results, the plant height and stem diameter reduced significantly according to the severity of the applied restriction. The same occurred for the dry masses of leaf, stem and root, however, the proportion of the mass of the organs did not differ with this reduction. The T75 treatment kept the values of vegetative development (MSF, MSN and AFT) close to the values of T100. Likewise, T75 achieved the best performance in gas exchange measurements when compared to other treatments in relation to T100. As for the use of water, T75 was the most efficient treatment in the use of this resource. Therefore, this result added with the maintenance of the vegetative development of the T75 close to the T100, point out that the application of 75% of water in the field capacity as an important alternative to planting the variety under study aiming at saving water use. The chlorophyll fluorescence and SPAD index were not altered by the application of the treatments, in the same way as the measures of root hydraulic conductivity (CHR) at 32 days after restriction (DAR). Regarding the organization in the composition of the tissues of the central leaf and stem, no distinctions between treatments were identified. Anatomical analysis showed adaptations at T25,

defined by the greater thickness of the sclerenchyma in the stem and the smaller mean diameter of the vessels of the root xylem.

Keywords: Tracajá soy; water restriction; gas exchange.

Capítulo 1: Considerações Gerais

1. INTRODUÇÃO

Diante da origem milenar (Hymowitz, 1970) os cultivos de soja nacionais e de modo particular no estado do Maranhão, são recentes, no segundo caso motivado pela disponibilidade de terras a baixo custo e com os primeiros registros de safra datando da década de 70 (Schlesinger et al. 2008). Atualmente, o sul maranhense e parte dos estados da Tocantins, Piauí e Bahia, constituem a principal fronteira agrícola para a expansão da soja e outras culturas de importância nacional, o MATOPIBA (FAO, 2015).

Os desafios no sucesso e continuidade da ocupação dessa fronteira agrícola são condicionados entre outros aspectos ao aumento de investimento em tecnologias visando a sustentabilidade principalmente no uso dos recursos hídricos na área. A ausência de maiores esforços direcionados a sanar os impactos ambientais pode ser negativo em um cenário próximo para as exportações, tendo em vista a formação de um mercado consumidor cada vez mais exigente sobre a procedência e condições de cultivo dos produtos importados (Saccaro Júnior e Vieira Filho, 2018).

Santos e Carlesso (1998) defendem a aplicação experimental de estresses como importante ferramenta na seleção de plantas para condições de adversidades climáticas, uma vez que durante o estresse hídrico o fenótipo evidencia os limites do genótipo. Entre os órgãos vegetais, as adaptações à restrição hídrica são definidas principalmente por modificações foliares e radiculares. No primeiro caso relacionada ao crescimento do órgão e as alterações em apêndices epidérmicos, tais como a atividade de trocas gasosas e no segundo ao maior comprimento e volume (Chavarria et al., 2015).

Em revisão sobre a raiz, Vadez (2014) salienta a necessidade de abordagens diferenciais sobre as adaptações do órgão frente à seca, uma vez que medidas como o comprimento não correspondem em todos os casos a melhores desempenhos em campo, nesse contexto, a avaliação da condutividade hidráulica de raiz surge como aliada por permitir avaliar o fluxo por unidade de área, comparando.

Para a soja com relação a seca, são descritos ajustes no fenótipo relacionados a área foliar, no acúmulo de massa total dos órgãos (Catuchi et al., 2012; Chowdhury et al., 2016) ainda no crescimento diferencial de um órgão em detrimento dos demais, como o maior investimento em raiz (Hirasawa et al., 1988). Os ajustes também podem estar a nível anatômico, a continuidade das faixas do esclerênquima do caule e da folha, no

tamanho do vasos do xilema e ainda da relação desse último com a dinâmica de trocas gasosas (Makbul et al., 2011, Prince et al. 2017).

Desta forma, pesquisas que visam investigar alterações fisiológicas na condução e perda de água, assimilação fotossintética do carbono e possíveis relações com caracteres anatômicos de raiz, caule e folha são importantes para o entendimento dos efeitos do estresse hídrico em plantas de soja e para a sustentabilidade no cultivo desta.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Histórico

A China é considerada o principal berço da origem genética da soja, o país detém a maior diversidade de germoplasma da espécie, que cresce em condições de pluviosidade anual entre 425 a 1250 mm. No território, os registros mais antigos do cultivo da espécie remontam de meados do século 11 a.C. na região de Kaoling e outro na região da Manchúria. Dessas regiões para outros países asiáticos, a disseminação resultou da dissolução do sistema de dinastias (Hymowitz, 1970; Chung & Singh, 2008).

Ao chegar a América do Norte, o cultivo foi primariamente destinado a produção de forragem, posteriormente, em meados de 1949, foi ampliado por desenvolvimento de variedades com maior teor de óleos, com produção destinada às indústrias de panificação, farmacêutica, cosmética e têxtil (Chung & Singh, 2008).

A primeira tentativa de estabilizar a cultura no Brasil data de 1882 atribuída ao professor Gustavo Dutra da Escola de Agronomia da Bahia com cultivares trazidas dos Estados Unidos. Cerca de 40 anos após os trabalhos de Dutra uma remessa de 55 variedades, a maior parte delas também de origem norte americana, foi trazida para testes no estado de São Paulo, sendo experimentados aspectos como adaptação ao clima e solo, fixação biológica de nitrogênio, consórcio com outras culturas e uso como adubo verde, cujos resultados foram expressos na obra 'Cultura da Soja no Brasil', de Henrique Löbbe e publicada em 1942.

A notoriedade do cultivo brasileiro, resultou de esforços conjuntos do governo e dos pesquisadores da espécie, no primeiro caso, a organização da produção nacional para exportação na entressafra Norte Americana, em 1970, por observar a garantia dos

melhores preços nas exportações, e no segundo caso ligada ao estabelecimento do cultivo em regiões de baixa latitude, fator inédito mundialmente e que permitiu ampliar as áreas de cultivo para o norte e Nordeste do País (EMBRAPA, 2009).

O primeiro registro de safra oficial da soja no Maranhão é datado de 1978, onde o perfil do produtor maranhense pioneiro consistia de proprietários de terras da região Sul do Brasil atraídos principalmente pelo custo reduzido das terras do estado. A cultura consolidou-se nos anos 90 nas cidades de Balsas, Riachão, Tasso Fragoso, São Raimundo das Mangabeiras e Sambaíba. (Schlesinger et al., 2008).

Foram cruciais ao sucesso das lavouras na região e outras áreas de cerrado as pesquisas de Döbreiner e Neves, as quais dedicaram a seleção de estirpes bacterianas fixadoras de nitrogênio na soja que se adaptassem ao clima do Cerrado, tornando mais sustentável e menor onerosa a manutenção dessas lavouras (Döbreiner et al., 1970; Neves et al., 1985). A classificação das cultivares em grupos de maturidade relativa otimizou o plantio brasileiro para a granífera, por classificar com melhor exatidão a melhor localização para o pleno desenvolvimento de cada cultivar (Alliprandini et al., 2009; Pereira et al., 2011).

2.1 Dados econômicos

Até a primeira década do século XXI a cultura já ocupava 6% das terras aráveis do mundo, sendo atualmente Estados Unidos, Brasil e Argentina os principais produtores mundiais com produções direcionadas principalmente aos mercados consumidor Asiático e Europeu (McFarlane e O'Connor, 2014). Os setores diretos de maior demanda são as indústrias de alimento e biocombustíveis. Indiretamente, o aumento no consumo de carne e derivados tem destacado a demanda das indústrias de criações de corte e fabricação de rações (Adámoli, 2007).

Relacionado ao consumo brasileiro e de acordo com o levantamento de safra 2017/2018 apenas 37% da produção é destinada ao consumo interno (CONAB, 2018), e da parte negociada a forma esmagada é a forma mais consumida na alimentação humana, com menos de 6% aproveitado *in natura*. A maior parte da forma processada é destinada para a China, onde o consumo interno é aproximadamente seis vezes superior à capacidade de produção total do país (Hirakuri e Lazzarotto, 2014).

A primeira safra de soja Maranhense registrada é datada dos anos 70, com produção da ordem de 2 toneladas em 32 hectares plantados, no ano de 2008 a cultura já figurava

entre as principais *commodities* estaduais, atrás somente dos minérios de alumínio e ferro (Schlesinger et al., 2008). A produção do estado é crescente, como aumento de 17% registrado para a safra 2017/2018 em relação à anterior, esta também foi 14% superior à média nacional para o mesmo levantamento (IBGE, 2019). Em boletim do IMESC do terceiro trimestre de 2018 a cultura correspondeu ao principal grão maranhense negociado, fechando o ano com cotação 6% superior a safra 2016/2017.

Nos últimos cinco anos foram registradas anomalias climáticas no MATOPIBA, com reflexos sobre a produtividade de diferentes culturas nos estados que compõem a região agrícola, entre estas, impactaram a produção maranhense as safras 2015/2016 e 2018/2019 ambas por períodos de estiagem, a primeira ocorreu durante todo o ciclo da cultura com danos significativos na produção balsense, principal polo produtor estadual, já a segunda atingiu o estágio médio do desenvolvimento das lavouras em São Domingo do Azeitão, com estiagem de 40 a 42 dias resultando em 5,9% de perda na produtividade (CONAB, 2016, 2019).

Diante da impossibilidade de cultivar ou aproveitar as lavouras de soja os produtores tendem a optar por alternativas mais custosas, e de menores rentabilidade e fluidez comercial, como o plantio de milho no verão (CONAB, 2018).

2.2 Classificação botânica

Taxonomicamente a soja pertence a Ordem Fabales e Família Fabaceae (Leguminosae) compartilhando com outras espécies dos táxons características como flores bissexuadas, folhas compostas e frutos do tipo legume. As Fabáceas tem distribuição cosmopolita com cerca de 650 gêneros e 19.000 espécies, é também a família de maior relevância econômica dentro da ordem, principalmente no setor alimentício a exemplo dos gêneros *Glycine* (soja), *Vigna* (feijão-caupi), *Phaseolus* (feijão), *Arachis* (amendoim), *Pisum* (ervilha) e *Cicer* (grão-de-bico) (Sousa e Lorenzi, 2012).

O gênero *Glycine* subdivide-se ainda nos subgêneros *Glycine* (Willd.) e *Soja*, aos quais pertencem entre outras, as espécie *G. max* (L.) Merr. e seu ancestral selvagem *G. soja* (Sieb. e Zucc.). A principal evidência do surgimento natural da *G. max* a partir de mutações em *G. soja* são atribuídas a facilidade de cruzá-las em ambiente natural e a semelhança dos cariótipos, formados por 40 cromossomos pequenos e indiferenciados. Contudo, tal cruzamento é reservado a fins de pesquisa, visto que não é comercialmente usual cruzar um mutante de crescimento determinado e sementes maiores e claras,

fenótipo desejado, com um ancestral de hábito escalado e sementes pequenas e pretas. (Singh e Hymowitz, 1999; Hinson e Hartwig, 1978; Ratnaparkhe et al, 2010).

2.2.1 Morfologia e anatomia

A soja é integrante das eudicotiledôneas, plantas que apresentam semente com dois cotilédones e sistema radicular difuso, a formação de raízes secundárias e terciárias no grupo é condicionada a divisão do periciclo da raiz principal, o que resulta em estruturas morfológicamente equivalentes (Almeida e Almeida, 2014). Os primeiros nódulos são visíveis cerca de 10 dias após o estabelecimento da radícula e presentes em maior concentração na base do órgão (Lersten e Carlson, 2004).

A formação dos nódulos se dá por simbiose entre raiz e bactérias do gênero *Rhizobium*, estas últimas uma vez em contato com a raiz degradam a parede celular do pelo e migram para as células do córtex, no tecido colonizado se dividem até que um sinal estimule a fixação biológica de nitrogênio (FBN). As principais enzimas envolvidas no processo são as nitrogenases, grupo sensível ao oxigênio, o que requer a manutenção do gás em teores mínimos, de modo que sejam preservadas a estrutura das enzimas e a respiração do tecido. O nódulo é dotado ainda de um sistema condutor similar ao vegetal por onde são exportados os produtos da FBN e recebidos os carboidratos (Rolfe e Gresshoff, 1988; Long, 1996).

O embrião da semente se desenvolve em regiões de epicótilo e hipocótilo, a primeira composta por primórdios foliares e parte do caule acima do cotilédone e a segunda por radícula e parte do caule inferior ao cotilédone. O hipocótilo origina todo o sistema radicular, enquanto o epicótilo da origem a haste principal na qual estão arrançadas de forma alterna as folhas. No extrato foliar predominam trifolíolos acuminados e mais ou menos pubescentes, sendo um terminal e os outros dois laterais (Verneti e Gastal, 1979).

A organização dos tecidos nos órgãos é comum ao padrão das dicotiledôneas em geral, com epiderme unisseriada, na qual são comuns anexos como tricomas, pelos e estômatos, no último presente nas faces abaxial e adaxial das folhas. Na sequência, as funções de sustentação, condução (de água e fotoassimilados) e de preenchimento dos órgãos são respectivamente atribuídas, ao colênquima e esclerênquima, ao xilema e floema, e as variações do parênquima (Lersten e Carlson, 2004; Mangena et al., 2018).

O colênquima é comumente identificado abaixo da epiderme em folhas e caules jovens, tem paredes celulares de espessamento irregular e composição química de celulose e substâncias pécnicas, propriedades que proporcionam acúmulo de 60% do peso total em água, o que confere ao tecido um aspecto brilhante e maior flexibilidade (Moore et al., 2008; Leroux, 2012).

O parênquima é um tecido fundamental e pode variar no corpo vegetal nas porções de parênquima cortical (córtex) e parênquima medular (medula) ambas com função de preenchimento. O córtex é o tipo predominante na raiz e principal resistência ao transporte radial de água no órgão. Outras formas especializadas do tecido são encontradas nas folhas, a exemplo dos parênquimas paliádico (células alongadas e justapostas) e lacunoso (células arredondadas e espaçadas), ambos reservados a atividade fotossintética (Stolf et al., 2013; Macedo et al., 2018).

Sintetizado a partir das células do câmbio vascular o xilema é voltado para o interior dos órgãos, tem função de condução axial de água e sais minerais e é formado por elementos traqueais, parênquima e fibras. Dos componentes traqueais os elementos de vaso são o tipo predominante nas leguminosas com vantagens como maiores diâmetros e extremidades abertas, o que reduz a resistência ao transporte axial quando comparados a outras células condutoras. No tecido a seiva mineral também circula lateralmente, através das perfurações nas paredes das células condutoras (Bollard, 1960; Tombesi et al., 2009).

O floema corresponde ao grupo de células sintetizadas na extremidade do câmbio vascular oposta ao xilema, juntas, elas formam uma rede condutora de fotoassimilados (seiva orgânica), que flui das folhas (fonte) em direção a todos os órgãos (drenos). As células crivadas são as mais importantes do tecido e responsáveis pela condução, junto destas situam-se as células companheiras, que lhes fornecem suporte bioquímico (Turgeon e Wolf, 2009). Diferente do xilema o floema inativo é fortemente compactado, sendo visível em cortes apenas a faixa ativa, a inativação do tecido envolve ainda a diferenciação de algumas células em fibras, que agrupadas em faixas contínuas ou não constituem o esclerênquima do floema (Turgeon e Wolf, 2009; Makbul et al., 2011).

2.3 Aspectos fisiológicos

Durante o processo fotossintético, a Ribulose-1,5-bisfosfato (Rubisco) é a enzima responsável por capturar o carbono atmosférico e encaminhá-lo para a redução a carboidrato. A Rubisco tem sítio comum aos gases carbônico e oxigênio, no segundo caso

com efeito negativo sobre a produção de carboidratos. No ambiente a concentração de CO_2 disponível para as plantas é consideravelmente inferior a de O_2 e ainda sujeita a quedas por redução da solubilidade em temperaturas elevadas, sobretudo nas espécies C3 como a soja, onde são ausentes mecanismos concentradores de CO_2 (Laing et al, 1974, atualizar por Prof. Fabrício).

É comprovado para plantas de soja que a restrição hídrica leve e moderada tendem a aumentar a eficiência no uso da água por controle na abertura estomática (Liu et al., 2005). Em condições de fornecimento regular da irrigação é registrado para soja taxas fotossintéticas líquidas entre 15 e 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Liu et al., 2005; Chavarria et al., 2015).

A fotossíntese é condicionada ainda a presença de luz, os vegetais requerem comprimentos de onda entre 400 e 700 nm, a energia absorvida e direcionada aos centros de reação dos fotossistemas I (PSI) e II (PSII), constituídos de uma combinação de clorofilas *a* e *b* e localizados na membrana tilacóide. A fotólise da água no PSII desencadeia o transporte de elétrons entre os fotossistemas e um gradiente eletroquímico do lúmen do tilacóide para o estroma responsáveis pela produção de ATP e NADPH ambos indispensáveis a redução do carbono a carboidrato (Arnon, 1971 atualizar, por Prof. Fabrício; Kramer et al., 2004).

Os fótons luminosos elevam os elétrons das moléculas de clorofila dos centros de reação a orbitais mais energéticos, que por ressonância transferem entre moléculas até alcançarem clorofilas especiais, a P700 e P680, tais clorofilas caso excitadas direcionam a energia para processos fotoquímicos, caso contrário as moléculas retornam a forma estável liberando calor e emitindo fluorescência. Por serem excludentes a quantificação de uma das fontes de liberação energética permite estimar o valor das outras (Campostrini, 2003).

A dissipação por fluorescência da clorofila um importante indicador do funcionamento dos fotossistemas através da razão entre a fluorescência variável e a máxima (F_v/F_m) (Krause e Weis, 1991), a variável é mensurável por aparelhos fluorímetros e fornece diagnóstico sobre o fotossistema II (trabalhos), assume-se para a variável a faixa de 0,75 e 0,85 como ausente de dano fotoinibitório. O PI, sigla de Índice de Performance, é complementar a F_v/F_m por fornecer valores que exprimem o funcionamento dos dois fotossistemas conjuntamente.

A intensidade de verde é outro parâmetro de caráter não destrutivo relacionado aos pigmentos fotossintetizantes, neste em particular, a escala numérica definida pelo equipamento SPAD-502 tem sido positivamente relacionada aos pigmentos e teores de

nitrogênio foliares em culturas como o milho (Amarante et al., 2010) e a batata (Silva, et al., 2011) para soja a relação do índice com clorofila e nitrogênio são limitadas a estágios específicos, sendo registrados valores entre 20 e 50 para a cultura (Fritsch e Ray, 2007; Yokohama et al., 2018).

2.4 Condutividade hidráulica de raiz

A água se move da solução do solo para a raiz por fluxo de massa, o transporte radial através do córtex da raiz ocorre basicamente por duas vias, uma delas apoplástica, limitada aos espaços intercelulares do córtex até alcançar a endoderme, e outra simplástica, caracterizada por atravessar membranas celulares e por envolver resistências até 100 vezes superiores a primeira (Pimentel, 2004).

As resistências ao transporte radial de água pela raiz são atribuídas entre atividade das aquaporinas na via simplástica e também a natureza hidrofóbica da endoderme. Uma vez no xilema a água é rapidamente transportada para a parte aérea, nesse processo, as resistências são baixas quando comparadas as do córtex (Doussan et al., 1988). Em soja, a abertura e maturação tardia das células do xilema são obstáculo ao bom desenvolvimento das plantas, o que reflete sobre a capacidade de aproveitamento dos nutrientes e água disponíveis na solução do solo (Kevekordes et al., 1988).

Em experimentos com plantas de aveia, Suku et al. (2013) proporam que a condutividade hidráulica de uma raiz pode ser duplicada por três vias distintas. Por duplicidade da forma motriz, tal como a demanda da atmosfera, por acoplagem de uma raiz de mesmas propriedades na raiz já existente e por aumento da condutividade por área de raiz, no segundo sinalizado pela redução das resistências que atuam sobre o transporte no órgão.

Devido a sensibilidade das raízes as tentativas de determinar a condutividade hidráulica com sondas como no caule tem sido controversas, contudo em trabalho com eucalipto, Figueiredo et al. 2014 propôs adaptação a câmara de Scholander no auxílio da determinação da condutividade hidráulica de raiz de forma mais prática e obteve êxito. Trabalhos com soja tem apontado relações significativas entre traços anatômicos xilemáticos no transporte de água na raiz e correspondência com a condutância estomática (Liu et al., 2005; Sinclair et al., 2008; Prince et al., 2017).

2.5 Estresse hídrico

O estresse hídrico marcado por restrição é definido por condições onde a perda estomática excede o absorvido pelas raízes (Riaz, 2010). Em soja além da perda de água mínima necessária a fixação de CO₂, são considerados críticos os estágios de germinação e enchimento de grãos, na germinação especialmente são necessários o equivalente a 50% do peso da semente em água (Mundstock e Thomas, 2005).

Reconhece-se como resistência a seca em soja duas vias, uma de fuga e outra de tolerância na via de fuga a planta apresenta redução no uso da água, redução na condutância epidérmica, aumento da eficiência transpiratória e do sombreamento do solo, raízes laterais moderadas e fibrosas e aprofundamento das raízes no início da estação, como tolerância são reconhecidos o aumento do índice de colheita, pubescência, fechamento parcial do estômato, ajuste osmótico foliar e baixo acúmulo de ureídeos (Manavalan et al., 2009).

Sobre as trocas gasosas, Chowdhury et al. (2016) definiu a tolerância a restrição como a capacidade manter a taxa fotossintética, a transpiração em valores mínimos e o menor decréscimo na área foliar.

Anatomicamente são descritos em outros trabalhos com a cultura adaptações no diâmetro do xilema (Prince et al., 2017) e também na continuidade das faixas de esclerênquima do caule e nervura central da folha (Makbul et al. 2011).

Pesquisas com soja tem verificado diferenças significativas no grau de abertura estomático e taxa fotossintética ao comparar condições ideais e restritas hidricamente (Catuchi et al., 2012), a relação Fv/Fm foi menos sensível ao estresse quando comparada a PI, mesmo em estágios mais severos (Fenta et al., 2012). A diferença entre cultivares também foi verificada quanto ao comportamento à medida que o Déficit de Pressão e Vapor (DPV) aumenta, sendo a soja passível de classificação em dois grupos de acordo com Fletcher et al. (2007), cultivares ‘murcha lenta’, onde as taxas transpiratórias reduzem em DPV acima de 2,0 kPa e as de murcha tardia’ que continuam a transpirar mesmo com taxas de DPV superiores a 2,0 kPa.

Até então, o melhoramento mundial das lavouras tem sido direcionado a quatro grupos de pesquisas principais, entre estes combate da ferrugem, combate ao ataque de pulgões, resistência à seca e redução dos elementos antinutricionais (Chung & Singh, 2008).

REFERÊNCIAS

- ADÁMOLI, J. **Evaluación Regional del Impacto de Sustentabilidad de la cadena productiva de la soja**. Buenos Aires: Fundación Ambiente y Recursos Naturales, 2007.
- ALMEIDA, M. de; ALMEIDA, C. V. de. **Morfologia de raiz de plantas com sementes**. Piracicaba: ESALQ/USP, 2014. 71p.
- AMARANTE, C. V. T. do; STEFFENS, C. A.; SANGOI, L.; ZANARDI, O. Z.; MIQUELOTO, A.; SCHWEITZER, C. Quantificação de clorofilas em folhas de milho através de métodos ópticos não destrutivos. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, 9(01), p. 39-50. 2010.
- ARNON, Daniel I. The light reactions of photosynthesis. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Vol. 68, No. 11, pp. 2883-2892, November 1971
- Bollard, EG (1960). Transporte no Xylem. Revisão Anual de Fisiologia Vegetal, 11 (1), 141-166. doi: 10.1146 / annurev.pp.11.060160.001041.
- CATUCHI, T. A.; GUIDORIZZI, F. V. C.; GUIDORIZI, K. A.; BARBOSA, A. de M.; SOUZA, G. M. Respostas fisiológicas de cultivares de soja à adubação potássica sob diferentes regimes hídricos. **Pesquisa agropecuária brasileira**, 47(4), p. 519-527. 2012.
- Chavarria, G., Durigon, M. R., Klein, V. A., & Kleber, H. (2015). Restrição fotossintética de plantas de soja sob variação de disponibilidade hídrica. **Ciência Rural**, 45(8), 1387-1393.
- Chowdhury, J. A., Karim, M. A., Khaliq, Q. A., Ahmed, A. U., & Khan, M. S. A. (2016). Effect of drought stress on gas exchange characteristics of four soybean genotypes. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, 41(2), 195-205.
- CHUNG, G.; SINGH, R. J. Broadening the Genetic Base of Soybean: A Multidisciplinary Approach. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 27, n. 5, p. 295-341. 2008.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. Acomp. safra bras. grãos, v. 6, n.3 Safra 2018/19 -Terceiro levantamento, Brasília, p. 1-127, 2018.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. Acomp. safra bras. grãos, v. 3, n.9 Safra 2015/16 -Nono levantamento, Brasília, p. 1-174, 2016.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. Acomp. safra bras. grãos, v. 6, n.5 Safra 2018/19 -Quinto levantamento, Brasília, p. 1-125, 2019.**JUNHO**

DÖBEREINER, J.; FRANCO, A. A.; GUZMÁN, I. Estirpes de *Rhizobium japonicum* de excepcional eficiência. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 5, n. 1, p. 155-161. 1970.

FIGUEIREDO, F. A. M. M. A., CARNEIRO, G. A. DE J., PENCHEL, R. M., CAMPOSTRINI, E., DE LIMA THIEBAUT, J. T. DE L., BARROSO, D. G. Condutividade hidráulica de raiz e capacidade fotossintética de mudas clonais de eucalipto com indução de deformações radiculares. **Ciência Florestal**, v. 24, n.2, p. 277-287. 2014.

Fletcher, A. L., Sinclair, T. R., & Allen Jr, L. H. (2007). Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered 'slow-wilting' and commercial soybean. *Environmental and Experimental Botany*, 61(2), 145-151.

Food and Agriculture Organization (FAO) Staff. (2015). OECD-FAO Agricultural Outlook, 2015-2024. OECD.

FRITSCHI, F. B.; RAY, J. D. Soybean leaf nitrogen, chlorophyll content, and chlorophyll a/b ratio. **Photosynthetica**, v. 45, n. 1, p. 92-98, 2007.

HIRAKURI, M. H.; LAZZAROTTO, J. J. **O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro**. Londrina: Embrapa Soja, p. 9-15, 2014.

Hirasawa, T., Nakahara, M., Izumi, T., Iwamoto, Y., & Ishihara, K. (1998). Effects of pre-flowering soil moisture deficits on dry matter production and ecophysiological characteristics in soybean plants under well irrigated conditions during grain filling. **Plant production science**, 1(1), 8-17.

HYMOWITZ, T. On the domestication of the soybean. **Economic botany**, v. 24, n. 4, p. 408-421.1970.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA-IBGE. Levantamento Sistemático da Produção Agrícola (LSPA), Dezembro de 2018. Disponível em <<https://sidra.ibge.gov.br/home/lspa/brasil>> acesso 29 jan. 2019.

INSTITUTO MARANHENSE DE ESTUDOS SOCIOECONÔMICOS E CARTOGRÁFICOS-IMESC. v. 6, n. 3. São Luís: IMESC, 2018.

Kevekordes, K. G., McCully, M. E., & Canny, M. J. (1988). Late maturation of large metaxylem vessels in soybean roots: significance for water and nutrient supply to the shoot. **Annals of botany**, 62(2), 105-117.

Kramer, DM, Avenson, TJ, & Edwards, GE (2004). Flexibilidade dinâmica nas reações de luz da fotossíntese governadas por reações de transferência de elétrons e prótons. *Tendências em ciência de plantas*, 9 (7), 349-357.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual review of plant biology**, v.42, n.1, p. 313-349. 1991.

Laing, W. A., Ogren, W. L., & Hageman, R. H. (1974). Regulation of soybean net photosynthetic CO₂ fixation by the interaction of CO₂, O₂, and ribulose 1, 5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiology*, 54(5), 678-685.

LEROUX, O. Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. **Annals of botany**, v. 110, n. 6, p. 1083-1098. 2012.

LERSTEN, N. R.; CARLSON, J. B. Vegetative Morphology 1. **Soybeans: improvement, production, and uses**, p. 15-57. 2004.

Liu, F., Andersen, MN, Jacobsen, S.E., & Jensen, CR (2005). Controle estomático e eficiência no uso da água de soja (*Glycine max* L. Merr.) Durante a secagem progressiva do solo. *Botânica Ambiental e Experimental*, 54 (1), 33–40. doi: 10.1016 / j.envexptbot.2004.05.002.

LÖBBE, H. **Culture of soybean in Brazil**. Serv. Inform. Agric. Min. Agric. 1942. 35p.

Long, SR (1996). Simbiose de Rhizobium: fatores nodais em perspectiva. *The Cell Cell*, 8 (10), 1885.

- Macedo, W. R., do Nascimento, A. L. V., Nobre, D. A. C., Pereira, J. D., & Rocha, M. G. (2018). Morphological and anatomical changes in soybean roots subjected to indole-3-acetic acid and tryptophol: indole compounds present in plant auxin metabolism. *Acta physiologiae plantarum*, 40(8), 143.
- Makbul, S., GÜLER, N. S., DURMUŞ, N., & GÜVEN, S. (2011). Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. **Turkish Journal of Botany**, 35(4), 369-377.
- Mangena, P. (2018). Water stress: Morphological and anatomical changes in soybean (*Glycine max* L.) plants. V, Andjelkovic.(eds.) *Plant, Abiotic Stress and Responses to Climate Changes*, London: InTech Open, 9-31.
- MCFARLANE, I.; O'CONNOR, E. World soybean trade: growth and sustainability. **Modern Economy**, v.5, n.5, p. 580 588. 2014.
- Meng, D., & Fricke, W. (2017). Changes in root hydraulic conductivity facilitate the overall hydraulic response of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to salt and osmotic stress. **Plant physiology and biochemistry**, 113, 64-77.
- MOORE, J.P.; FARRANT, J.M.; DRIOUICH, A. A role for pectin-associated arabinans in maintaining the flexibility of the plant cell wall during water deficit stress. **Plant Signal Behav.** v.3, n.2, p.:102-104. 2008.
- NEVES, M. C.; DIDONET, A. D.; DUQUE, F. F.; DOÖBEREINER, J. Rhizobium strain effects on nitrogen transport and distribution in soybeans. **Journal of Experimental Botany**, v.36, n.8, p.1179-1192. 1985.
- Prince, S. J., Murphy, M., Mutava, R. N., Durnell, L. A., Valliyodan, B., Shannon, J. G., & Nguyen, H. T. (2017). Root xylem plasticity to improve water use and yield in water-stressed soybean. **Journal of experimental botany**, 68(8), 2027-2036.
- Rolfe, B. G., & Gresshoff, P. M. (1988). Genetic analysis of legume nodule initiation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39(1), 297-319.

SACCARO JÚNIOR, N. L.; VIEIRA FILHO, J. E. R. **Agricultura e sustentabilidade: esforços brasileiros para mitigação dos problemas climáticos**. Brasília: Rio de Janeiro: Ipea, 2018.

SANTOS, R. F., & CARLESSO, R. (1998). Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 2(3), 287-294.

SCHLESINGER, S.; NUNES, S. P.; CARNEIRO, M. S. A agricultura familiar da soja na região sul e o monocultivo no Maranhão: duas faces do cultivo da soja no Brasil: a soja na agricultura familiar: os casos de Planalto (PR) e Três de Maio (RS): a expansão e os impactos da soja no Maranhão. Fase, 2008.

SILVA, M. C. de C.; COELHO, F. S.; BRAUN, H.; FONTES, P. C. R. Índice SPAD em função de diferentes horários e posições no folíolo da batata sob fertilização nitrogenada. **Revista Ciência Agronômica**, 42(4), p. 971-977. 2011.

Sinclair, T. R., Zwieniecki, M. A., & Holbrook, N. M. (2008). Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean. **Physiologia Plantarum**, 132(4), 446-451.

Stolf, R.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A.; Boeger, M. R. T.; Dias, J.; Lemos, N. G.; Farias, J. R. B. Morpho-anatomical and micromorphometrical evaluations in soybean genotypes during water stress. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.52, n.6, 1321-1331. 2009.

Suku, S., Knipfer, T., & Fricke, W. (2013). Do root hydraulic properties change during the early vegetative stage of plant development in barley (*Hordeum vulgare*)?. **Annals of botany**, 113(3), 385-402.

Tombesi, S.; Johnson, R. S.; Day, K. R.; Jong, T. M. D. Relationships between xylem vessel characteristics, calculated axial hydraulic conductance and size-controlling capacity of peach rootstocks. **Annals of Botany**, v.105, n.2, p. 327–331. 2011.

Turgeon, R. & Wolf, S. (2009). Transporte de floema: vias celulares e tráfico molecular. *Revisão Anual de Biologia Vegetal*, 60 (1), 207–221. doi: 10.1146 / annurev.arplant.043008.092045.

Vernetti, F. de J.; Gastal, M. D. **Descricao botanica da soja**. EMBRAPA-UEPAE de Pelotas, 1979.

Yokoyama, A. H., Junior, A. A. B., Zucareli, C., & Ribeiro, R. H. (2018). Índice de área foliar e SPAD durante o ciclo da soja em função da densidade de plantas e sua relação com a produtividade de grãos. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, 17(4), 531-538.

Capítulo 2: Como o estresse hídrico afeta a fisiologia e anatomia da soja?

Artigo elaborado de acordo com as normas da revista “*Ciência Rural*”

RESUMO

A principal fronteira para expansão mundial do cultivo de soja está no Brasil, incluindo parte do estado do Maranhão. Tal região, inclui áreas do Cerrado Nacional, estas por sua vez sujeitas a irregularidades pluviométricas. É bem estabelecido para a cultura, que a restrição hídrica no estágio de desenvolvimento reprodutivo afeta significativamente a produtividade, enquanto no mesmo sentido e acerca dos efeitos no estágio vegetativo, são escassos os relatos na literatura. Nesses termos, o presente estudo visou investigar aspectos do desenvolvimento vegetativo em plantas de soja sob diferentes níveis de restrição hídrica. O experimento foi realizado em casa de vegetação, com plantas da cv. convencional *brs tracajá*, crescidas na capacidade de campo (CC). Nesse ponto, as unidades experimentais foram subdivididas no estágio V3, nos tratamentos T25 (25% da CC), T50 (50% da CC), T75 (75% da CC) e T100 (CC). Foi aplicado o Delineamento Inteiramente Casualizado, com 20 repetições. Entre os aspectos avaliados, estiveram os crescimentos em altura e diâmetro do caule, acúmulo de massa seca dos órgãos e de nódulos, potencial hídrico foliar, trocas gasosas, fluorescência da clorofila, Índice SPAD, volume de raiz, condutividade hidráulica de raiz, área foliar total e anatomias de folhas, caule e raiz.

A altura de plantas e diâmetro do caule reduziu significativamente conforme a severidade da restrição aplicada. O mesmo ocorreu para as massas secas de folha, caule e raiz, contudo, a proporção da massa dos órgãos não sofreu diferença com essa redução. A área foliar total (AFT), demonstrou potencial como bom indicador da restrição hídrica, por reduzir significativamente em todos os tratamentos comparada a condição controle. Tratamentos conforme a restrição, contudo apenas o T25 apresentou área foliar específica (AFE) significativamente menor, evidenciando a adaptação diferencial do genótipo no estresse mais severo. As variáveis fisiológicas de trocas gasosas foram reduzidas no T25

implicando por um lado em menor eficiência instantânea no uso da água (EUA) e por outro em maior eficiência intrínseca no uso da água (EIUA). A fluorescência da clorofila e índice SPAD não foram alterados pela aplicação dos tratamentos, do mesmo modo que as medidas de condutividade hidráulica de raiz (CHR) aos 32 dias após a restrição (DAR). As medidas de potencial hídrico foliar ($\Psi_{w \text{ foliar}}$) antemanhã refletiram a condição hídrica do solo, enquanto ao meio dia, o decréscimo na variável foi equivalente entre os tratamentos. Quanto a organização na composição dos tecidos da nervura central foliar e caule, não foram identificadas distinções entre os tratamentos, a análise anatômica apontou adaptações no T25, definidas pela maior espessura do esclerênquima no caule e o menor diâmetro médio dos vasos do xilema da raiz.

Palavras chave: soja *Tracajá*; restrição hídrica; crescimento.

ABSTRACT

Soybeans are of great importance to the national economy, however, the regions of culture expansion within the country, part of them in the state of Maranhão, are subject to climatic instability. The species is described as sensitive, especially in the reproductive stage, being rare reports about adaptations in the vegetative stage. Thus, this research aimed to describe at the physiological and anatomical levels, the effects of water restriction on the plant organism during the vegetative stage. Cv. brs tracajá were grown in pots and kept under field capacity (CC) until stage V3, at which point they were subdivided into four treatments (T), these being CC, 25, 50 and 75, which received respective daily water volume. necessary to keep the soil in the DC (100%) and the percentages of 25%, 50% and 75% of this volume. Of the biometric parameters evaluated, ontogeny and stem diameter showed significant variation between treatments in most of the measurements taken. Despite the severe reduction in fresh organ mass of T25, such reduction occurred proportionally between the organs. The total leaf area (AFT) was adjusted in all

treatments according to the restriction, however only T25 presented significantly smaller specific leaf area (EFA), showing the differential adaptation of the genotype in the most severe stress. The physiological variables of gas exchange were reduced in T25 implying on the one hand lower instantaneous water use efficiency (USA) and on the other hand higher intrinsic water use efficiency (EIUA). Chlorophyll fluorescence and SPAD index were not altered by treatment application, as well as root hydraulic conductivity (CHR) measurements at 32 days after restriction (DAR). Leaf water potential (Ψ_w leaf) measurements before morning reflected the soil water condition, while at noon, the decrease in the variable was equivalent between treatments. Regarding the organization in the composition of the leaf and stem central vein tissues, no distinctions were identified between the treatments, the anatomical analysis indicated adaptations in T25, defined by the greater thickness of the sclerenchyma in the stem and the smallest mean diameter of the root xylem vessels.

Keywords: Tracajá soybean; water restriction; growth.

INTRODUÇÃO

O Brasil é o segundo maior produtor mundial de soja *in natura*, atrás somente dos Estados Unidos (Singh e Hymowitz, 1999; McFarlane e O'Connor, 2014). O país é ainda detentor da maior fronteira agrícola mundial para expansão da cultura até 2025, o MATOPIBA, área que abrange parte dos estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia (FAO, 2015).

No Maranhão, a leguminosa é destaque nas exportações como principal *commoditie* agrícola, e as maiores lavouras estão situadas na região sul do estado (Schlesinger et al., 2008). As safras 2015/2016 e 2018/2019 foram marcadas por períodos de estiagem, a primeira ocorreu durante todo o ciclo da cultura com danos significativos na produção

balsense, principal polo produtor estadual, já a segunda atingiu o estágio médio do desenvolvimento das lavouras do estado, o que contribuiu para a redução de 5,9% na produtividade do estado em relação à safra anterior (CONAB, 2016; 2019a).

É bem estabelecido que a restrição hídrica no estágio reprodutivo reduz a produtividade da leguminosa, uma vez que o período é o de maior demanda hídrica na espécie (Oya et al., 2004; Farias et al. 2007). Por outro lado, foi identificado que antes de estágios críticos, a aplicação da restrição hídrica pode trazer benefícios, entre estes, aumentos na profundidade de enraizamento, maior duração do florescimento e maior número de vagens (Hirasawa et al., 1998).

Com relação às respostas da espécie frente a seca, alguns trabalhos descrevem alterações significativas relacionadas a área foliar, a dinâmica das trocas gasosas Chowdhury et al. (2016), a fluorescência da clorofila (Wang et al., 2017) e índice SPAD (Basal e Szabó 2018). São descritas também a nível anatômico diferenças na continuidade e espessura da faixa do esclerênquima e a redução no diâmetro do xilema (Makbul et al. 2011, Prince et al. 2017).

Especialmente no que tange a investigação das raízes, revisão sobre adaptações do órgãos aponta a necessidade de novas abordagens uma vez que a seleção com base em profundidade não explica completamente o ganho no transporte de água (Vadez, 2014). Em experimento com cevada, Suku et al. (2013) verificaram que além do aumento no volume do órgão a condutividade hidráulica pode ser acrescida por aumento da condução por unidade área de raiz. No transporte de água na raiz estão envolvidas resistências radiais, exercida pelas camadas de células do parênquima cortical, (Steudle e Petterson, 1988) e também as axiais, relacionados ao diâmetro dos elementos condutores do xilema (Kevekordes et al., 1988).

Diante das irregularidades climáticas e interesse de expansão das fronteiras agrícolas, a seleção das cultivares disponíveis quanto a adaptações fisiológicas e anatômicas à seca caracterizam alternativa viável (Oya et al. 2004; Chaves et al. 2009).

Basal e Szabó (2018), verificaram que os estágios de desenvolvimento e metodologia de aplicação do estresse influenciam na resposta da variável, ainda no estudo, a redução significativa na altura e diâmetro foram indicadores de sensibilidade à seca. Em relação à restrição hídrica, foram registradas redução na área e aumento na espessura foliares (Ennajeh et al, 2010; Balardin et al. 2011), diferenças no acúmulo de massa seca (Ghanbari et al., 2013).

Nesses termos, o presente estudo objetivou identificar alterações nas respostas fisiológicas, anatômicas e do crescimento de modo geral, bem como possíveis implicações sobre a condutividade hidráulica da raiz em plantas de soja submetida a diferentes percentuais de irrigação.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material e condições de cultivo

Para este estudo, foi selecionada a cv. de soja convencional *brs Tracajá*, desenvolvida em parceria da Embrapa e Fapcen, lançada em 2003 e recomendada para cultivo em estados do Norte e Nordeste, entre estes o Maranhão. São características desta o crescimento determinado, exigência nutricional média e a resistência ao acamamento (El-Husny et al., 2003).

O experimento foi conduzido em casa vegetação da Universidade Estadual do Maranhão (2°35'30.5"S, 44°12'43.4"W), entre 21 de maio e 6 de novembro de 2018. As variáveis climáticas de temperatura, umidade relativa e luminosidade, foram monitoradas por conjunto de Datalogger (Spectrum Technologies, Illinois, USA) e sensor de luz PAR

(Photosynthetically Active Radiation), posicionados acima do dossel da cultura. Ao final, com base nos valores de temperatura e umidade e a fórmula apresentada por Naves-Barbiero et al. (2000), calculou-se o déficit de pressão de vapor do ar (DPV).

Antes do plantio, as sementes receberam inoculação turfosa à base de bactérias do gênero *Rhizobium* (Embrapa Agrobiologia, RJ, BRA) e foram semeadas em recipientes plásticos de 8 L preenchidos com mistura de solo, areia e esterco, na proporção 4:2:1. Após a germinação, foi realizado o desbaste e preservada apenas uma planta por vaso, que correspondeu a uma repetição. A irrigação consistia em uma única aplicação diária de volume de água suficiente para manter o substrato na capacidade de campo (CC).

Os tratamentos foram estabelecidos quando as plantas alcançaram o estágio V3 (16 dias após à sementeira), e correspondiam a irrigação na CC (T100) e aos percentuais de 25% (T25), 50% (T50) e 75% (T75) da primeira. Para estimar a capacidade de campo (CC) do substrato, foram utilizadas cinco plantas extra do experimento. Inicialmente colocou-se bandejas abaixo de cada vaso e as plantas foram irrigadas com um volume de água conhecido, suficiente para saturar o substrato. Após ter finalizado a drenagem (≈ 30 minutos), o volume drenado foi medido, e a diferença entre a quantidade de água aplicada e o volume drenado representou a quantidade de água armazenada pelo substrato. O tratamento que recebeu esta quantidade de água representou o T100. Para os demais tratamentos, a aplicação de água de irrigação foi calculada com base nesse valor. Este procedimento foi feito diariamente ao final da tarde, durante todo período experimental.

Crescimentos em Altura e Diâmetro do Caule

Os crescimentos em altura e diâmetro do caule foram acompanhados a cada três dias após aplicação dos tratamentos (DAT). Para a altura foi utilizada régua em centímetros, considerando-se da base do caule a base da gema apical do ramo principal.

Para o diâmetro, foi utilizado paquímetro milimetrado e as medidas tomadas na base do caule.

Área Foliar Total (AFT) e Área Foliar Específica (AFE)

A medida de AFE foi determinada na última semana do experimento, e correspondeu a razão entre a área de 15 discos foliares por planta, de $0,23 \text{ cm}^2$ de diâmetro cada, e a sua massa seca em g, dada em g/cm^2 conforme metodologia de Matos et al. (2015).

A avaliação da AFT marcou o encerramento das medidas foliares *in vivo*, com medidas das áreas totais dos dosséis individuais de todas as unidades experimentais, em cm^2 , utilizando como ferramenta um conjunto de scanner e esteira rolante (WinDIAS 3.2, Delta-T Devices).

Volume de raiz (VR)

Para a variável, as raízes foram retiradas dos vasos e lavadas em peneira para segurar os nódulos, na sequência, deixadas por 5 minutos para escorrer o excesso de água. Em seguida foram imersas em proveta graduada (ml) contendo volume de água conhecido, onde o VR correspondia ao deslocamento da coluna d'água após a imersão. A variável foi dada cm^3 , considerando para tal, a correspondência $\text{ml}=\text{dc}^3=\text{cm}^3$.

Número de Nódulos (NN) e Massas Secas

A contagem do número de nódulos (NN) foi realizada manualmente. Encerrado o procedimento, os nódulos, raízes, folhas e caules, foram acondicionados em sacos de papel e secos em estufa (65°C). Ao final foram determinadas as massas secas (g) de folhas (MSF), caule (MSC), raízes (MSR) e nódulos (MSN).

Trocas gasosas

As variáveis de trocas gasosas, assim como as de fluorescência da clorofila e o índice SPAD foram mensuradas entre 8:00 e 10:00 horas da manhã, em duas campanhas,

aos 30 (1) e 67 (2) DAT. As medidas ocorreram no folíolo central, em folhas a uma distância padrão do ápice caulinar (terceiro par) e não sombreadas.

As variáveis de trocas gasosas, taxa fotossintética líquida (A), transpiração (E) e condutância estomática (g_s) foram medidas simultaneamente por analisador de gases por infra vermelho LI-6400 (IRGA, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA), calibrado para 1500 $\mu\text{mol m}^2\text{s}^{-1}$ de fluxo de fótons fotossintéticos e 400 ppm de CO_2 .

Fluorescência da clorofila

As variáveis de fluorescência da clorofila, definidas por variações de eficiência quântica do PSII (Fv/Fm) e Índice Fotossintético (PI), foram mensuradas por fluorímetro Pocket-PEA (Hansatech, Norfolk, UK).

Índice SPAD

O índice SPAD foi determinado em aparelho SPAD-502 “Soil Analyser Development” (Konica Minolta, Japão), considerando uma folha por repetição e a média de cinco campos distintos por folha.

Potencial hídrico foliar (Ψ_w)

A medida de potencial hídrico foliar (Ψ_w) ocorreu aos 38 DAT, em duas campanhas, uma antemanhã e outra ao meio dia. As medidas ocorreram em Bomba de Scholander (Soil Moisture, PMS Instrument Company, Albany, SE, USA) cujas pressões aplicadas foram geradas por gás N_2 .

O Ψ_w foi determinado antemanhã e meio-dia, em uma folha por planta, de um total de seis plantas por tratamento. As folhas foram selecionadas do terço médio do dossel não sombreado, e cortadas paralelas ao caule. Destas, a parte do limbo era imediatamente inserida na câmara do aparelho, preservando externa a ponta do pecíolo cortado. A válvula para incremento era acionada e com auxílio de lupa observado na ponta do pecíolo cortado o primeiro sinal da formação de bolhas de água, nesse momento, cessava-se o

incremento de pressão e anotava-se o valor registrado no aparelho. Por fim, a média da variável correspondia ao inverso da pressão mínima necessária para expulsar água através do corte, dada em MPa.

Condutividade Hidráulica de Raiz (CHR)

A condutividade hidráulica de raiz (CHR) ocorreu em campanha única, aos 46 DAT, na qual as medidas ocorreram em Bomba de Scholander (Soil Moisture, PMS Instrument Company, Albany, SE, USA). Para tanto e conforme metodologia de Tyree e Zimmerman (2003) adaptada por Figueiredo et al. (2014), as mudas foram seccionadas no caule a uma distância de 7 cm contados a partir do colo. Posteriormente o sistema radicular foi inserido em um recipiente saturado em água e este inserido dentro da câmara de pressão. De forma crescente foram aplicadas diferentes pressões de 0,1; 0,2; 0,3 e 0,4 Mpa, por um período de 4 minutos, no qual, entre o 3º e 4º minutos, com o auxílio de um papel absorvente, todo o conteúdo de água exsudado no corte foi coletado e pesado em uma balança analítica de precisão. O tempo de coleta foi estabelecido após identificar em estudo prévio com a técnica, que em um intervalo de 10 minutos, o fluxo estabilizava entre o 2º e 5º minutos em ambos os tratamentos e pressões testadas, ficando estabelecido para coleta o intervalo entre o 3º e 4º minuto (Figura 1).

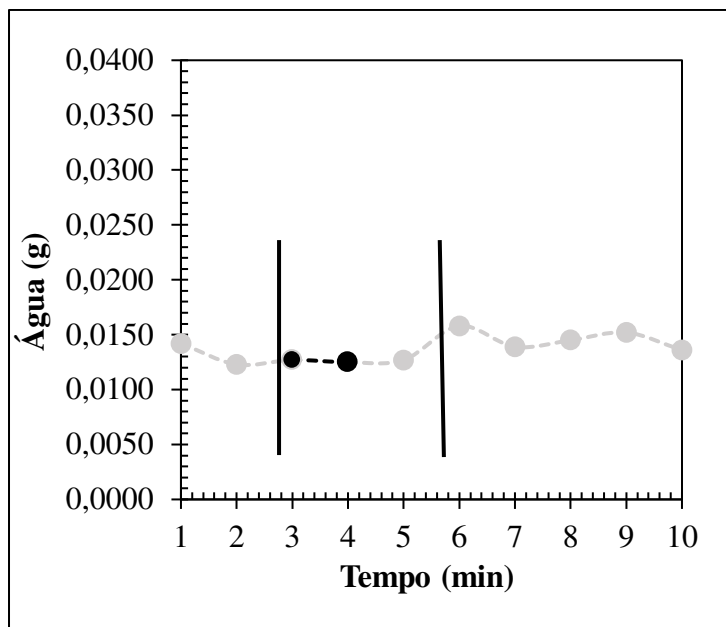


Figura 1. Curva da estabilidade no fluxo de água na raiz de plantas de soja. Linhas verticais, intervalo de estabilidade. Trecho destacado, intervalo de coleta do fluxo.

Anatomia de raiz, caule e folhas

As amostras de folhas, caule e raízes foram retiradas concomitante as medidas de área AFT e VR. Foram retiradas por repetição um trifólio do terço médio do dossel não sombreado, e seguimentos de 4 cm, a uma distância de 6 cm dos ápices do caule e da raiz. Após retiradas, as amostras eram imediatamente imersas em solução fixadora FAA 50% (álcool 50%, formaldeído e ácido acético, na proporção de 90:5:5), onde foram mantidas por 24 horas. Passada a fixação, o material foi transferido para conservação permanente em potes contendo álcool 50%.

Na confecção das lâminas semipermanentes, as amostras de raiz, caule e folha, foram seccionadas manualmente conforme metodologia de (Jorge et al., 2006), na qual a medula do pecíolo de embaúba (*Cecropia* sp.) foi empregada como suporte do cortes realizados a mão livre. Na sequência, os cortes foram clarificados em solução de hipoclorito 50% e corados com fucsina básica, corante para destaque de tecidos secundários tais como o xilema e o esclerênquima. A montagem se deu em solução de

glicerina 50%, e a vedação com verniz acrílico. No total, foram confeccionadas nove lâminas por órgão, um total de 27 por tratamento.

Os cortes foram selecionados e fotografados em conjunto de microscópio óptico com câmera e software Leica[®] (Laz Ez 3.4.0). As imagens foram analisadas no programa Image J, no qual foram medidas nas lâminas da nervura central do folha e do caule, a espessura (μm) e a área (μm^2) dos seguintes tecidos: córtex (compreendendo epiderme, colênquima e parênquima cortical); esclerênquima do floema (faixa abaixo do córtex), floema e xilema.

Como medida para minimizar a diferença na espessura e área total dos tecidos identificados nas lâminas do caule e da nervura central foliar, foi adotada a apresentação das medidas em porcentagem, de modo que cada um dos tecidos é comparado a todos os tecidos reunidos, tanto em termos de espessura como de área. Nas lâminas de raiz foram avaliados o diâmetro médio dos vasos do xilema e a proporção de vasos com diâmetros até $20\mu\text{m}$, >20 a $30\mu\text{m}$, >30 a $40\mu\text{m}$, >40 a $50\mu\text{m}$ e $>50\mu\text{m}$. Ainda nos cortes de raiz, foram comparados entre tratamentos a área de vazão de água do xilema, esta por sua vez calculada pela razão entre a soma da abertura total dos vasos (μm^2) / e a área total do tecido xilemático do corte (μm^2).

Delineamento Experimental

A análise estatística foi realizada segundo o delineamento inteiramente casualizado, com quatro tratamentos e um total de 20 repetições. As medidas de potencial hídrico foliar e condutividade hidráulica de raiz foram avaliadas em 6 repetições, e as variáveis anatômicas em cinco. As demais variáveis tiveram 15 repetições. Todas as variáveis, exceto as climáticas, foram submetidos a ANOVA e teste de Tukey à 5% no software estatístico RStudio (R Core Team, 2017), versão 1.1.456.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ao longo do experimento, os valores médios de temperatura, luminosidade e umidade relativa, foram respectivamente, 30,8 °C; 737,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 74,8% (Figura 2).

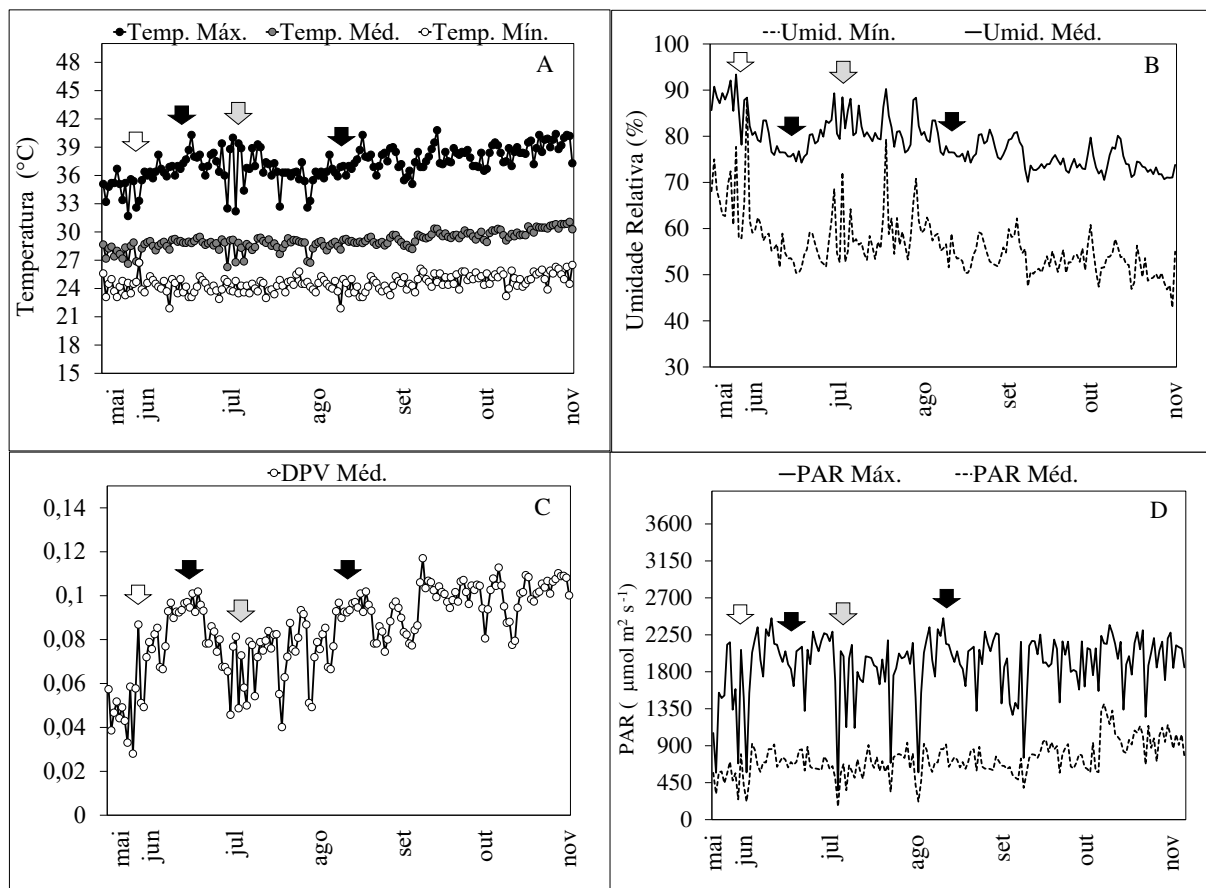


Figura 2 Variações de temperatura, umidade, PAR e déficit de pressão e vapor (DPV), de 22 de maio a 9 de novembro de 2018, em casa de vegetação, São Luís, MA. Seta branca, início da aplicação dos tratamentos; setas pretas, campanhas de trocas gasosas, fluorescência da clorofila e Índice SPAD; seta cinza, potencial hídrico foliar (Ψ_w).

Os crescimentos em altura (Figura 3A) e diâmetro do caule (Figura 3B) de todos os tratamentos, foram significativa e positivamente correlacionados com os dias após a aplicação dos tratamentos (Figura 3A, B), indicando que mesmo na condição máxima de restrição aplicada, o crescimento não parou. Ainda na figura 3, as diferenças foram verificadas para os tratamentos entre si ($p \leq 0,05$).

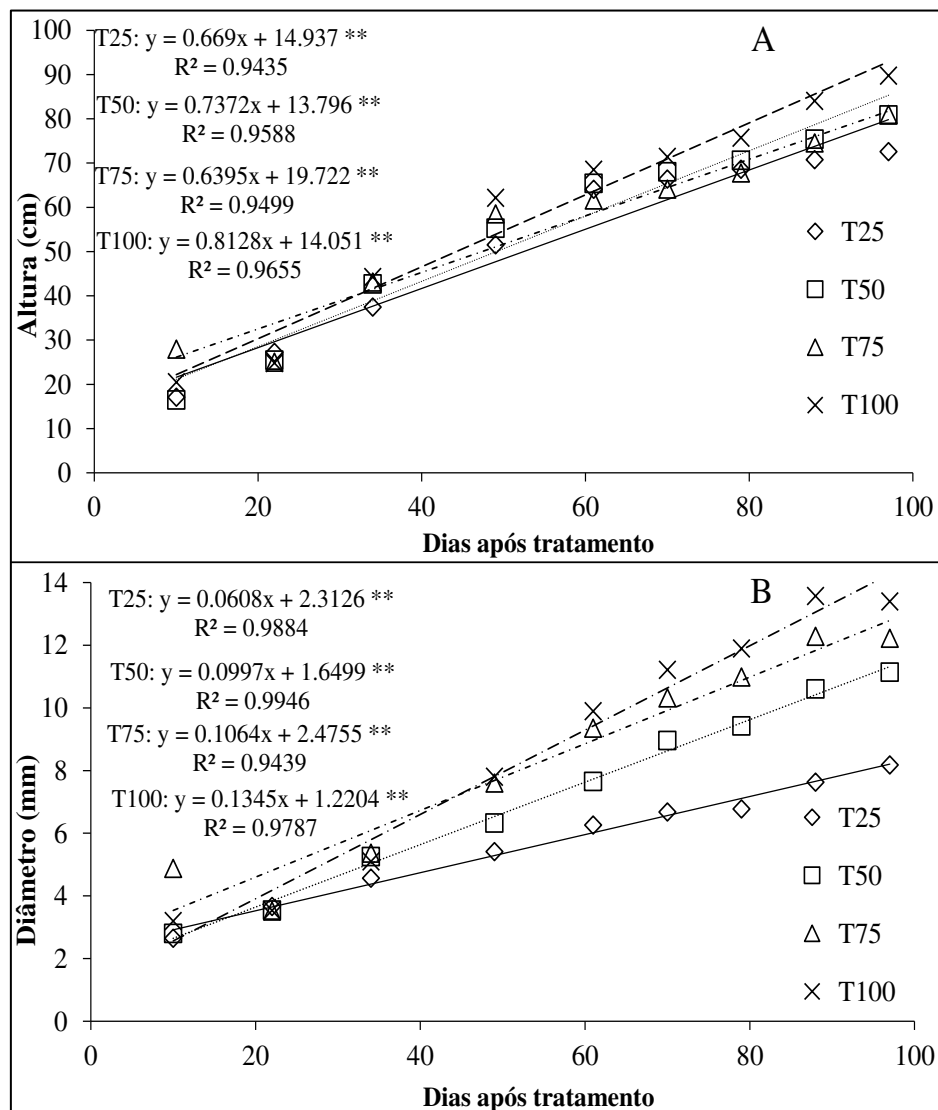


Figura 3 Regressões lineares dos crescimentos em (A) altura e diâmetro de caule (B) x dias após tratamento, dos tratamentos T25, T50, T75 e T100, cv. *brs Tracajá*, São Luís, MA.

Sobre o crescimento em condição de estresse hídrico, trabalho com soja (Canfalone e Dujmovich, 1999) e outro com trigo (Shah e Paulsen, 2003) apontam que a queda no potencial hídrico foliar, limitante primeiramente a atividade fotossintética e consequentemente da taxa de crescimento foliar. Justificam ainda que menores áreas foliares reduzem a capacidade de síntese de carboidratos, cujos reflexos se traduzem

secundariamente, em menores crescimento dos órgãos, tais como a altura e diâmetro do caule.

O T25 teve as menores ($p \leq 0,05$) massas secas de folhas (MSF) (Figura 3A), de caule (MSC) (Figura 3B), de raiz (MSR) (Figura 3C), e de nódulos (MSN) (Figura 3D) do estudo. Todos os tratamentos diferiram quanto a MSC ($p \leq 0,05$) entre si. Os T50 e T75 apresentaram MSF e MSN equivalentes ao T100 e MSR intermediária ao T25 e T100. Tais resultados em conjunto, refletem a correspondência entre o desenvolvimento da parte aérea, por acúmulo de MSF, e da raiz, por MSR e MSN, no sentido de que menores médias do primeiro equivalem a menores médias dos dois últimos nos tratamentos estudados. Quanto ao acúmulo de MSC, o resultado reflete no fenótipo diferenças não somente na altura e diâmetro do caule (Figura 2 A, B), mas ainda na ramificação do dossel (Figura 4).

Constatou-se também que a redução no acúmulo de massa seca ocorreu de modo proporcional entre os órgãos, onde o percentual da massa seca individual de cada órgão em relação a massa seca da planta inteira foram equivalentes ($p \geq 0,05$, dados não mostrados), sendo de 36% de MSF, 38% de MSC, 21% de MSR e 5% de MSN.

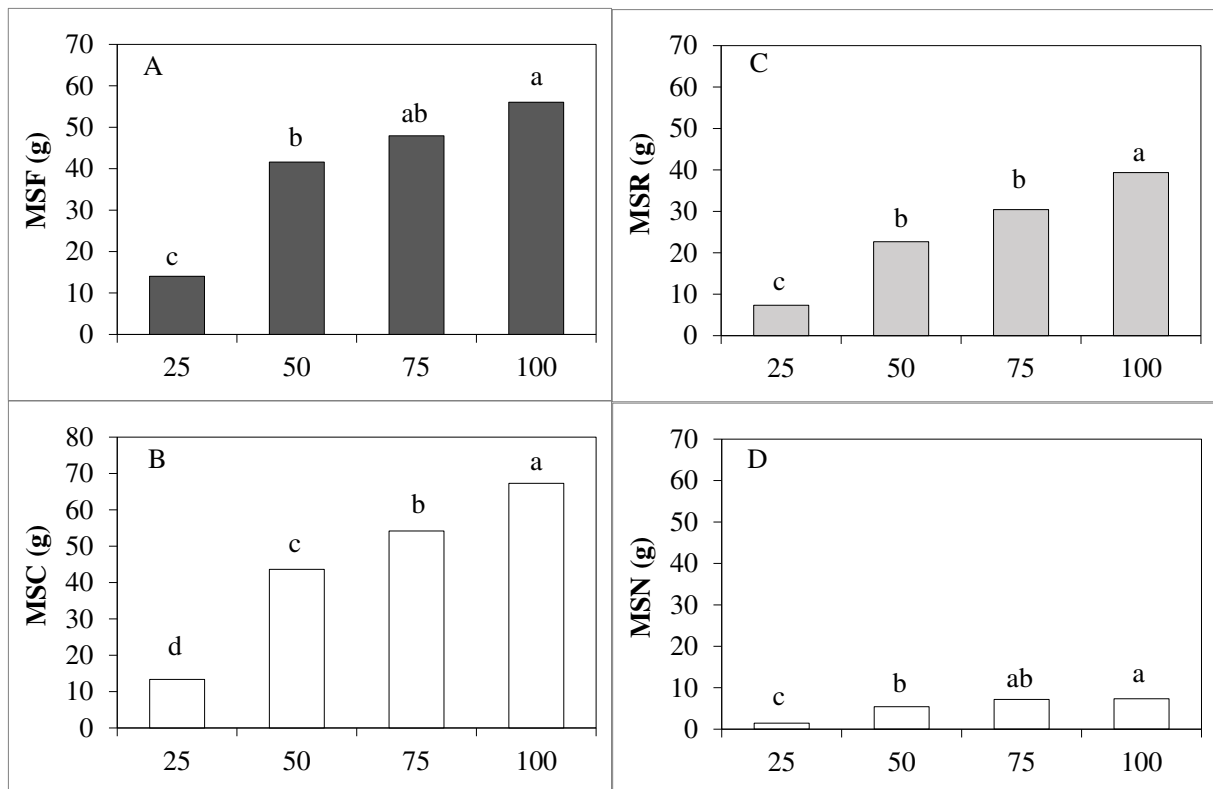


Figura 3 Massas secas de folhas (MSF) (A), caule (MSC) (B), raiz (MSR) (C) e nódulos (MSN) (D), nos T25, T50, T75 e T100, cv. *brs Tracajá*, São Luís, MA. Médias entre tratamentos seguidas por mesma letra não diferem a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.



Figura 4 Plantas dos tratamentos T25, T50, T75 e T100, cv. *brs Tracajá*, 93 Dias após a aplicação dos tratamentos, São Luís, MA.

O T25 teve as menores médias de área foliar específica (AFE), área foliar total (AFT), volume de raiz (VR) e número de nódulos (NN) (Tabela 1). Nas irrigações superiores a T25, as AFT e AFE não diferiram significativamente entre tratamentos. As médias dos VR e NN dos T75 e T100 foram as maiores, enquanto para as referidas variáveis T50 teve média intermediária. Os resultados das variáveis da Tabela 1 reforçam a correspondência entre os crescimentos radicular e de nódulos com os da parte aérea dos tratamentos, relação já sinalizada nos resultados de massa seca da Figura 3. A manutenção do desenvolvimento vegetativo (Figura 3, figura 4, Tabela 1) do T75 próximo ao T100, apontam o primeiro como importante alternativa ao plantio da cv. visando a economia no uso da água.

Para Márquez-García et al. (2015) o número de nódulos em soja responde conforme a severidade da restrição hídrica, onde maiores restrições implicam em menor número destas estruturas. Em estudos sobre a fenotipagem de raízes de soja no enfrentamento da seca, a capacidade de sustentar o fornecimento de fotossintato aos nódulos, bem como à maior biomassa destes tem sido indicada com traços relevantes para a seleção (King e Purcell, 2001; Fenta et al., 2014; Kunert et al. 2016). Nesse contexto, a manutenção da MSN dos T50, T75 e T100, e do NN dos T50 e T75 em médias equivalentes, são respostas positivas da cv. *brs Tracajá* na condição de estresse aplicada no presente estudo.

Em pesquisa com cultivares de oliveiras sob restrição hídrica, as reduções na AFE foram explicadas por aumento na densidade ou espessura do tecido foliar, condições essas que resultam do aumento no custo da assimilação fotossintética (Ennajeh et al, 2010). Um

mesófilo mais espesso aumenta a difusão dos gases e conseqüentemente a disponibilidade para o aproveitamento pelo parênquima clorofiliano.

Em trabalho com feijão, a capacidade de manter maiores áreas foliares frente a seca foi considerada aspecto positivo. O referido estudo defende que maiores áreas foliares têm camadas mais espessas de ar ao redor de suas superfícies, criando um isolamento térmico que diminui a perda de água (Ghanbari et al., 2013). Por outro lado, e de igual modo ao descrito para a cv. de soja *brs Tracajá*, pesquisa com *Amaranthus* spp. verificou que sob estresse a proporção entre o crescimento da parte aérea e raiz foi preservada, mesmo nos tratamentos de maior restrição (Liu e Stutzel, 2004), os autores sugerem ainda que a semelhança no ajuste osmótico nas células das raízes e das folhas seja a causa de tal proporcionalidade.

Tabela 1 Número de nódulos (NN), volume de raiz (VR), Área Foliar Total (AFT) e Área Foliar Específica (AFE) dos T25, T50, T75 e T100, cv. *brs Tracajá*, São Luís, MA. Médias entre tratamentos seguidas por mesma letra não diferem a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Tratamento	NN	VR (cm ³)	AFT (cm ²)	AFE (cm ² /g)
T25	147,53 c	61,73 c	1503,85 c	105,88 b
T50	489,00 b	214,00 b	6825,11 b	133,47 a
T75	789,20 a	300,66 a	8455,24 ab	123,02 a
T100	964,40 a	329,13 a	9456,89 a	124,37 a

Nas duas campanhas para o Índice SPAD, os tratamentos não diferiram (Tabela 2) e apresentaram médias gerais de 33,7 e 35,5 para as campanhas 1 e 2. Do mesmo modo, não foram registradas diferenças para a relação Fv/Fm e o PI (Tabela 2), com médias

gerais de 0,80 e 0,81 para a primeira variável e de 4,9 e 5,6 para a última. O PI apresentou ainda acréscimo significativo de 30% na campanha 2 do T75 em relação a campanha 1.

As menores médias de taxa fotossintética líquida (A) (Tabela 2) foram do T25, com valores entre 7 e 9. Apresentou média equivalente nos T50, T75 e T100 nas duas campanhas, com valores entre 17 e 30. Registrou-se ainda para a variável aumento de 11% na campanha 2 do T50 em relação a campanha 1.

As menores taxas de transpiração (E) (Tabela 2) e condutância estomática (gs) (Tabela 2) ocorreram no T25. As médias de 'E' dos T50 e T75 foram equivalentes entre si na primeira campanha e estatisticamente iguais ao T100 na segunda. A equidade na 'E' dos T50, T75 e T100 na campanha 2, foram condicionadas a redução de 31% na média da variável no T100 se compara a campanha 1.

Quanto a condutância estomática (gs), na primeira campanha ambos os tratamentos diferiram entre si, sendo T75 inferior a T50. Na campanha 2, portanto, os T100 e T50 alcançaram médias próximas ($p \geq 0.05$) e os T75 e T50 foram respectivamente, os de médias intermediária e menor.

As maiores EUA (Tabela 2) foram registradas para o T75 e justificadas pela maior diferença entre a atividade fotossintética e a água transpirada durante tal atividade. A EIUA (Tabela 2) por sua vez, foi maior no T25, que manteve o maior controle na abertura dos estômatos.

Tendo em vista que não houve diferença entre tratamentos para as variáveis de Índice SPAD, Fv/Fm e PI, ambas de caráter não estomático, atribui-se as diferenças verificados neste estudo a fatores estomáticos (Roohi et al., 2013). Em contrapartida, Cerezini et al (2017) em pesquisa com as cultivares R-01 e R-02 sob restrição hídrica, verificou redução significativa no índice SPAD, onde a faixa da variável incluindo a condição de seca e normais foi de 19 a 23.

Canfalone e Dujmovich (1999) pontuaram que a soja sob restrição hídrica moderada tende a reduzir a eficiência na área de interceptação luminosa, por redução na área foliar, e a aumentar de modo compensatório a eficiência no uso da radiação. Nesse contexto, apesar da restrição máxima na irrigação do T25, a continuidade da atividade fotossintética das repetições do tratamento, e o ajuste na área foliar, sugerem estratégias para minimizar / enfrentar a severidade da restrição imposta.

Pesquisa com a cv. 'BMX Apolo RR' apontou que solos em potenciais hídricos inferiores a $-0,026\text{MPa}$ desencadeiam limitação na condutância estomática e conseqüentemente na assimilação fotossintética em soja. Nesse caso, as limitações na assimilação fotossintética líquida frente à seca em plantas C_3 como a soja são normalmente associadas ao aumento nas resistências a difusão de vapor de água e CO_2 através do estômato e mesófilo (Chavarria et al., 2015).

O T25 manteve o menor grau de g_s do estudo, contudo, apesar do controle estomático o tratamento não transpirou o mínimo necessário a satisfatória assimilação fotossintética líquida. O dossel pouco desenvolvido deve ter exposto a superfície foliar do tratamento a temperaturas superiores se comparada aos demais (Figura 4). De acordo com Shah e Paulsen (2003), a combinação dos estresses hídrico e térmico reduzem ainda mais o crescimento e atividade fotossintética porque atuam de modo inverso, enquanto a escassez hídrica aumenta a EUA, o estresse térmico tende a diminuí-la.

Tabela 2 Intensidade de verde (SPAD), fluorescência da clorofila (Fv/Fm), Índice Fotossintético (PI), taxa fotossintética líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s), eficiência instantânea no uso da água (EUA) e eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) dos T25, T50, T75 e T100. Em campanhas aos 30 DAT (1) e 67 DAT (2), *brs Tracajá*, São Luís, MA. Médias seguidas por letras diferentes maiúsculas na coluna e minúsculas na linha, diferem a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Variável	Tratamentos				
	Campanha	T25	T50	T75	T100
SPAD	1	35,3 Aa	33,2 Aa	33,3 Aa	33,1 Aa
	2	36,0 Aa	35,0 Aa	35,8 Aa	35,0 Aa
Fv/Fm	1	0,79 Aa	0,81 Aa	0,80 Aa	0,81 Aa
	2	0,80 Aa	0,80 Aa	0,81 Aa	0,81 Aa
PI	1	5,2 Aa	5,2 Aa	4,6 Ba	4,7 Aa
	2	5,1 Aa	5,1 Aa	6,0 Aa	6,1 Aa
A ($\mu\text{mol} [\text{CO}_2] \text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	1	8,9 Ac	17,4 Bb	19,1 Aab	20,8 Aa
	2	7,9 Ab	19,4 Aa	18,0 Aa	18,7 Aa
E ($\text{mmol} [\text{H}_2\text{O}] \text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	1	4,9 Ac	7,2 Ab	7,2 Ab	10,5 Aa
	2	4,0 Ab	7,7 Aa	7,4 Aa	8,0 Ba
gs ($\text{mol} \text{m}^2 \text{s}^{-1}$)	1	0,13 Ad	0,36 Ab	0,29 Ac	0,43 Aa
	2	0,12 Ab	0,34 Aa	0,30 Aab	0,38 Ba
EUA	1	1,81 Ac	2,5 Aab	2,7 Aa	2,1 Abc
	2	2,0 Ab	2,5 Aa	2,4 Ba	2,3 Aab
EIUA	1	85,8 Aa	50,2 Bbc	65,8 Ab	47,8 Ac
	2	68,3 Aa	59,2 Aab	61,4 Aab	51,3 Ab

A CHR até os 38 DAT, não foi significativamente afetada por aplicação da restrição hídrica, sendo que a variável manteve média em torno de $3,8 \times 10^{-10} \text{m}^3 \cdot \text{s}^1 / \text{MPa} / \text{volume de raiz (cm}^3)$ para a cultivar. Essa resposta evidencia a capacidade de manutenção do genótipo na arrecadação de água por parte das raízes sob restrição hídrica até os 38 DAT.

De acordo com Suku et al. (2013), considerando um gradiente de potencial hídrico estável, a CHR pode ser alterada por duas vias, uma por aumento da superfície área da raiz e a outra por aumento das propriedades intrínsecas (transporte por unidade de área). De acordo com os valores de Potencial hídrico foliar (Ψ_w), não houve diferença significativa entre tratamentos nos turnos antemanhã e ao meio dia (Figura 3).

Segundo Griffin et al (1989), mudanças no potencial hídrico do solo causam alterações similares no potencial hídrico foliar na cultura da soja. Tal comportamento é descrito em espécies mesófilas como a soja. Sinclair et al. (2008), em pesquisa comparativa entre genótipos de soja, apontam como positivas as limitações na condutância de água nos tecidos foliares e radiculares frente a altos valores de DPV. Nesses termos, mesmo em condição de redução da capacidade hídrica, a soja Tracajá apresentou controle entre a condutividade hidráulica e foliar de água, mostrando potencial de EUA, a partir do tratamento 50% (Figura 3C).

O Ψ_w variou entre tratamentos apenas no turno antemanhã (Figura 3B), com a menor e maior média registradas para o T25, com média 61 % menor que o T100. Ao meio dia, ambos os tratamentos reduziram seus potenciais hídricos em 46%.

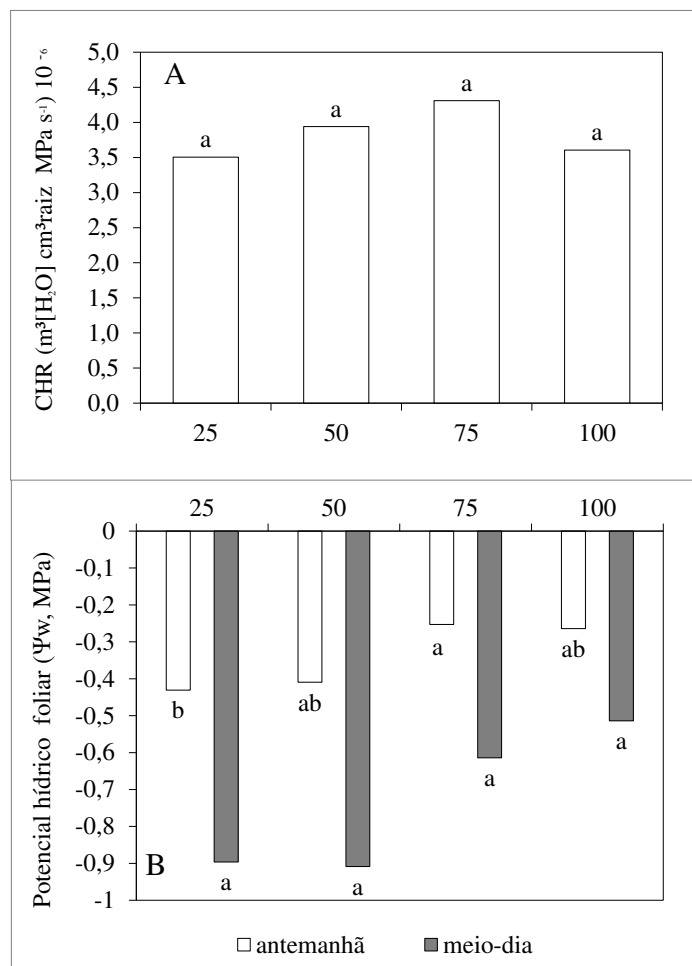


Figura 3 Condutividade hidráulica de raiz (CHR, A) e potencial hídrico foliar (Ψ_w , B) dos T25, T50, T75 e T100. Médias entre tratamentos seguidas por mesma letra não diferem a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Anatomia de raiz, caule e folha

A anatomia da raiz dos tratamentos revelou redução significativa no diâmetro médio dos vasos do tratamento 25 (Tabela 3), mais especificamente, justificada por porcentagens maiores de vasos de diâmetros até 20 μm e menores de vasos com diâmetro acima de 40 μm . Os vasos de diâmetro entre 20 e 40 μm tiveram distribuição proporcional em ambos os tratamentos, enquanto os maiores que 50 μm predominaram em T50, T75 e CC.

Ao relacionar a área total dos vasos às áreas totais do xilema da raiz (vasos/xilema, Tabela 3), o tratamento 75 apresentou a maior abertura ao transporte vertical de água

entre os tratamentos. Tal resultado aliado a porcentagem superior de vasos maiores que 50 μ m justificam a maior tendência do tratamento para a CHR (Figura 3A). As maiores porcentagens de vasos de diâmetro maiores no T75 e CC (Tabela 3) aliadas a baixa correlação da CHR x VR dos tratamentos (Figura 3B), sugerem que nos tratamentos em questão, o diâmetro teve papel superior ao volume no transporte de água nos tratamentos sob maior irrigação. Por outro lado, relação oposta atuou sobre os tratamentos de menor irrigação, onde o VR limitou expressivamente a CHR (Figura 3A).

No caule (Tabela 3), considerando tanto em termos de espessura como de área, a proporção dos tecidos cortical, floemático bem como a relação entre os tecidos condutores não foram alterados. O esclerênquima do floema correspondeu a proporções de áreas equivalentes entre tratamentos, contudo, a espessura da região média da nervura foi maior para o T25. O xilema por outro lado, apresentou espessuras proporcionais em ambos os tratamentos e área superior ($p \geq 0,05$) no T75 comparado ao T25.

Na nervura central da folha (Tabela 3), a maior proporção e espessura de córtex ocorreram no T25, o esclerênquima apresentou área total equivalente em ambos os tratamentos, contudo, teve maior espessura no T75 e menor no T50. Dos tecidos condutores, as maiores proporções de espessura e área do xilema foram descritas no T75 e na CC e as menores no T25, o floema apresentou espessuras e áreas proporcionais em ambos os tratamentos.

Em trabalho com sorgo sob restrição hídrica, foram verificados aumento no diâmetro do xilema e das faixas de esclerênquima (Salih et al., 1999). Anatomicamente e sob restrição hídrica trabalhos com soja identificaram redução no diâmetro dos vasos da raiz (Makbul et al. 2011).

Em pesquisa com soja, Prince et al. (2017) identificaram relação positiva e significativa entre a maior transpiração e o diâmetro do xilema, sugerindo uma alternativa

mais prática a seleção de cultivares, no estudo em questão a maior condutância hidráulica esteve correlacionada a maior transpiração.

Tabela 3 Espessura (μm) e área (μm^2) de tecidos da raiz, caule e nervura central foliar nos percentuais de irrigação 25% (T25), 50% (T50), 75% (T75) e 100% (CC) da capacidade de campo. Médias seguidas por letras diferentes na linha, diferem a 5% pelo teste de Tukey.

		Tratamentos			
		25	50	75	100
Raiz	Diâmetro médio de vaso (μm)	29,9 b	39,7 a	42,0 a	42,2 a
	Até 20 μm (%)	25,1 a	2,7 b	3,8 b	1,9 b
	>20 a 30 μm (%)	30,2 a	21,5 a	19,2 a	21,2 a
	>30 a 40 μm (%)	23,6 a	30,8 a	27,4 a	26,0 a
	>40 a 50 μm (%)	13,7..b	27,0 a	21,4 ab	23,0 ab
	>50 μm (%)	7,5 b	18,0 ab	28,1 a	28,0 a
	Vasos/xilema ($\mu\text{m}^2/\mu\text{m}^2$)	0,19 ab	0,12 b	0,23 a	0,18 ab
Caule	Córtex (μm , %)	19,7 a	16,6 a	17,6 a	16,0 a
	Escl. do floema (μm , %)	9,9 a	7,7 ab	7,4 b	7,7 ab
	Floema (μm , %)	15,0 a	17,9 a	13,5 a	16,3 a
	Xilema (μm , %)	55,5 a	57,8 a	61,5 a	60,0 a
	Floema/xilema ($\mu\text{m}/\mu\text{m}$)	0,27 a	0,32 a	0,23 a	0,28 a
	Córtex (μm^2 , %)	25,0 a	21,3 a	18,8 a	20,4 a
	Escl. do floema (μm^2 , %)	10,6 a	9,6 a	9,0 a	8,7 a
	Xilema (μm^2 , %)	46,0 b	47,3 ab	56,3 a	52,0 ab

	Floema/xilema ($\mu\text{m}^2/\mu\text{m}^2$)	0,40 a	0,46 a	0,30 a	0,38 a
	Córtex (μm , %)	37,9 a	34,8 ab	33,4 b	35,1 ab
	Escl. do floema (μm , %)	13,0 ab	12,0 b	13,7 a	12,3 ab
	Floema (μm , %)	12,2 a	12,7 a	12,2 a	11,8 a
	Xilema (μm , %)	37,7 b	40,4 ab	40,7 a	40,8 a
	Floema/xilema ($\mu\text{m}/\mu\text{m}$)	0,33 a	0,32 a	0,30 a	0,29 a
Folha-nervura central	Córtex (μm^2 , %)	49,2 a	45,4 ab	44,3 b	45,6 ab
	Escl. do floema (μm^2 , %)	14,3 a	15,2 a	16,5 a	15,3 a
	Floema (μm^2 , %)	11,0 a	12,9 a	11,6 a	11,2 a
	Xilema (μm^2 , %)	25,3 b	26,3 ab	27,4 a	27,7 a
	Floema/xilema ($\mu\text{m}^2/\mu\text{m}^2$)	0,43 ab	0,49 a	0,42 ab	0,40 b

Os xilemas da raiz de ambos os tratamentos foram igualmente corados e constituídos de parênquima xilemático no qual estavam dispostos os elementos de vaso (Figura 4), com formatos variando entre esféricos e ovalados, não sendo identificadas diferenças nesse aspecto entre os tratamentos.

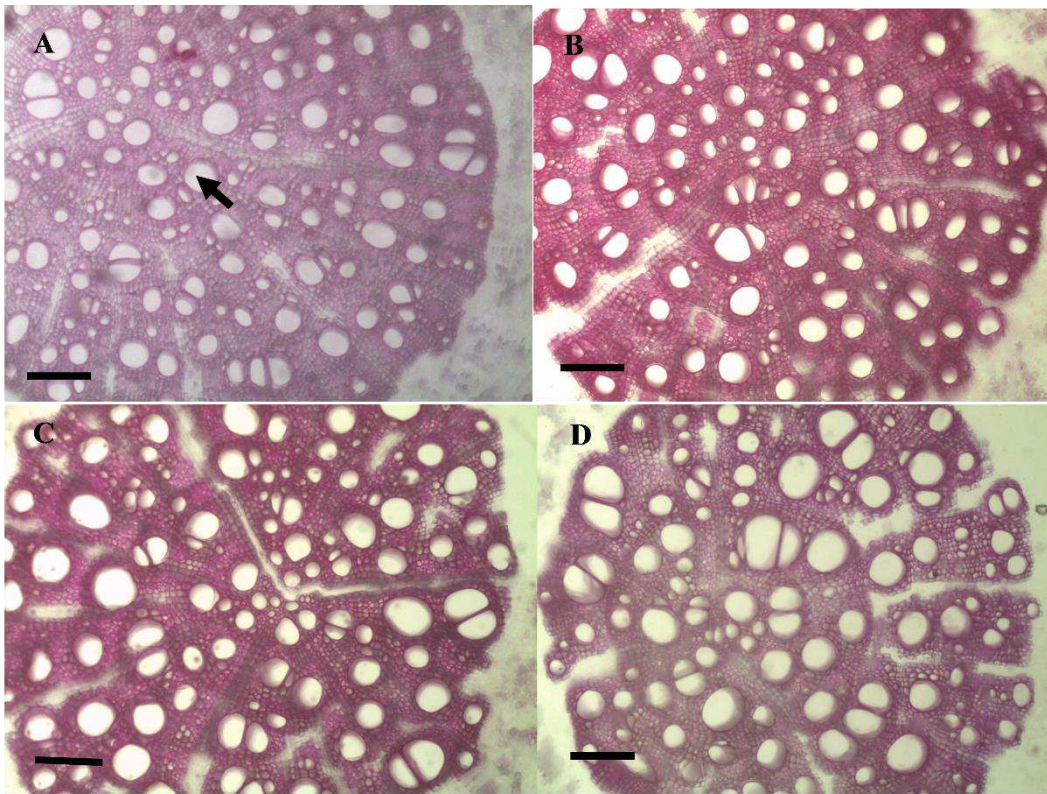


Figura 4 Corte transversal do xilema da raiz dos tratamentos 25 (A), 50 (B), 75 (C) e 100 (D). Seta indicando elemento de vaso. Barra=100 μ m.

No caule, ambos os tratamentos apresentaram a sequência córtex, esclerênquima, floema e xilema (Figura 5). Além disso, ao comparar as lâminas de caule e folha do tratamento, verificou-se no xilema do T75 vasos virtualmente maiores (Figura 5 e 6).

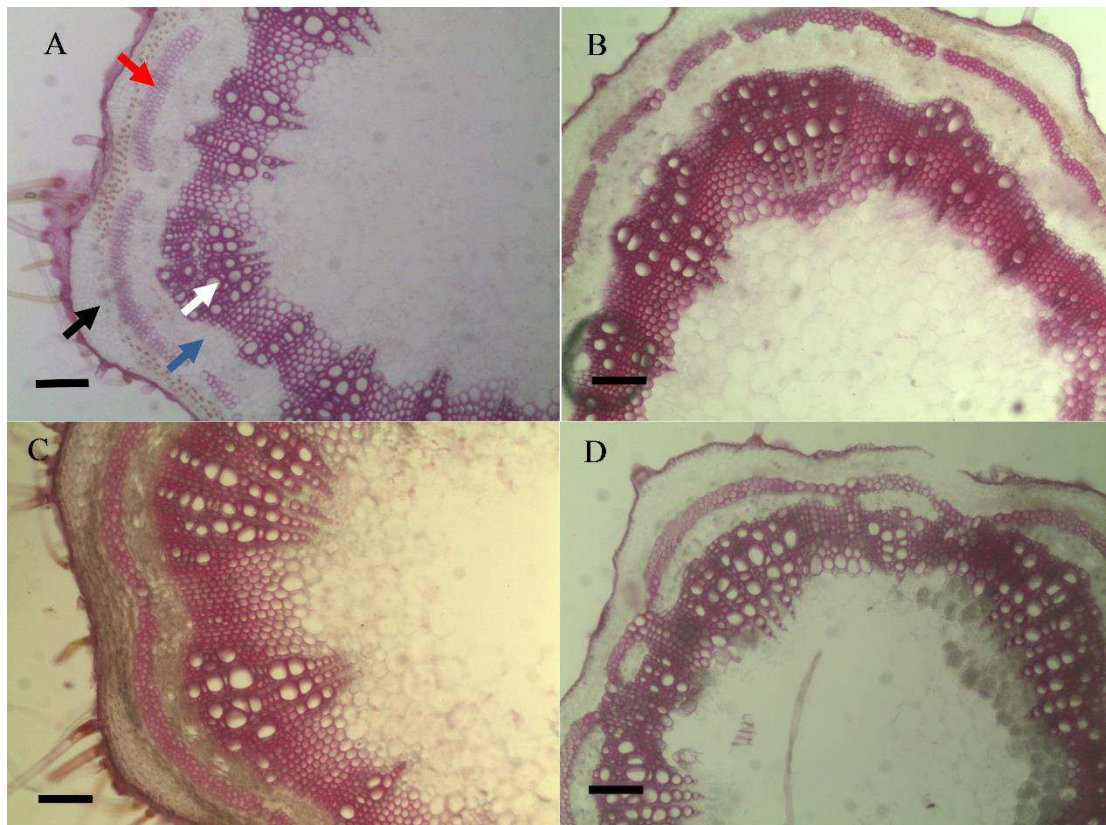


Figura 5 Corte transversal do caule dos tratamentos 25 (A), 50 (B), 75 (C) e 100 (D). Setas indicando córtex (preta), esclerênquima do floema (vermelha), floema (azul) e xilema (branca) Barra=100 μ m.

Na nervura central das folhas, a sequência dos tecidos foram as mesmas identificadas para o caule e ambas estão de acordo com a literatura da espécie (Mangena et al., 2018).

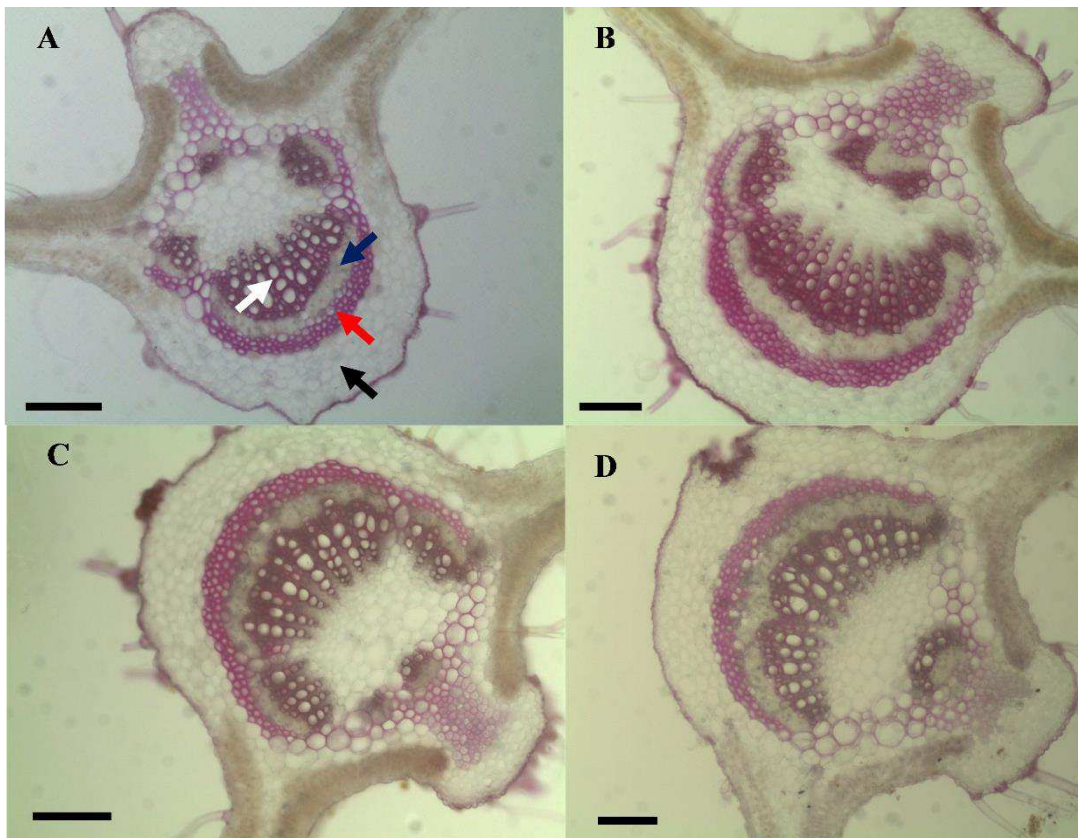


Figura 6 Corte transversal da nervura central da folha dos tratamentos 25 (A), 50 (B), 75 (C) e 100 (D). Setas indicando córtex (preta), esclerênquima do floema (vermelha), floema (azul) e xilema (branca) Barra=100 μ m.

CONCLUSÃO

A ontogenia e o diâmetro do caule apresentaram variação significativa entre os tratamentos na maior parte das medidas tomadas. Apesar da redução severa na massa fresca dos órgãos do T25, tal redução se deu de modo proporcional entre os órgãos. A área foliar total foi ajustada em todos os tratamentos conforme a restrição, contudo apenas o T25 apresentou área foliar específica significativamente menor, evidenciando a adaptação diferencial do genótipo no estresse mais severo.

Em relação às variáveis fisiológicas, o T75 teve o melhor desempenho nas medidas de trocas gasosas. A fluorescência da clorofila e o índice SPAD não foram alterados pela aplicação dos tratamentos, do mesmo modo que as medidas de condutividade hidráulica de raiz (CHR) aos 32 dias após a restrição (DAR). As medidas de potencial hídrico foliar (Ψ_w foliar) antemanhã refletiram a condição hídrica do solo, enquanto ao meio dia, o decréscimo na variável foi equivalente entre os tratamentos. Quanto a organização na composição dos tecidos da nervura central foliar e caule não foram identificadas distinções entre os tratamentos.

A análise anatômica apontou adaptações no T25, definidas pela maior espessura do esclerênquima no caule e o menor diâmetro médio dos vasos do xilema da raiz.

REFERÊNCIAS

- Balardin, R. S., Silva, F. D., Debona, D., Corte, G. D., Favera, D. D., & Tormen, N. R. (2011). Tratamento de sementes com fungicidas e inseticidas como redutores dos efeitos do estresse hídrico em plantas de soja. **Ciência Rural**, *41*(7), 1120-1126.
- Basal, O., & Szabó, A. (2018). Physiological traits and yield of three soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes as affected by water deficiency. **Acta Agraria Debreceniensis**, (74), 11-15.
- Basal, O., & Szabó, A. (2018). Physiological traits and yield of three soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes as affected by water deficiency. **Acta Agraria Debreceniensis**, (74), 11-15.
- Canfalone, A., & Dujmovich, M. N. (1999). Influência do “déficit” hídrico sobre a eficiência da radiação solar em soja. **Current Agricultural Science and Technology**, *5*(3).

- Cerezini, P., Fagotti, D. D. S. L., Pípolo, A. E., Hungria, M., & Nogueira, M. A. (2017). Water restriction and physiological traits in soybean genotypes contrasting for nitrogen fixation drought tolerance. **Scientia Agricola**, *74*(2), 110-117.
- Chavarria, G., Durigon, M. R., Klein, V. A., & Kleber, H. (2015). Restrição fotossintética de plantas de soja sob variação de disponibilidade hídrica. **Ciência Rural**, *45*(8), 1387-1393.
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of botany**, *103*(4), 551-560.
- Chowdhury, J. A., Karim, M. A., Khaliq, Q. A., Ahmed, A. U., & Khan, M. S. A. (2016). Effect of drought stress on gas exchange characteristics of four soybean genotypes. **Bangladesh Journal of Agricultural Research**, *41*(2), 195-205.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. Acomp. safra bras. grãos, v. 3, n.9 Safra 2015/16 -Nono levantamento, Brasília, p. 1-174, 2016.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. Acomp. safra bras. grãos, v. 6, n.5 Safra 2018/19 -Quinto levantamento, Brasília, p. 1-125, 2019.**JUNHO**
- Doussan, C., Pagès, L., & Vercambre, G. (1998). Modelling of the hydraulic architecture of root systems: an integrated approach to water absorption—model description. **Annals of botany**, *81*(2), 213-223.
- El-Husny, J. C., de ANDRADE, E. B., de ALMEIDA, L. A., Klepker, D., & Meyer, M. C. (2003). BRS tracajá: cultivar de soja para a região sul do Pará. **Embrapa Amazônia Oriental-Comunicado Técnico (INFOTECA-E)**.
- Ennajeh, M., Vadel, A. M., Cochard, H., & Khemira, H. (2010). Comparative impacts of water stresses on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, *85*(4), 289-294.

- Farias, J. R. B., Nepomuceno, A. L., & Neumaier, N. (2007). Ecofisiologia da soja. **Embrapa Soja-Circular Técnica (INFOTECA-E)**.
- Fenta, B., Beebe, S., Kunert, K., Burridge, J., Barlow, K., Lynch, J., & Foyer, C. (2014). Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. **Agronomy**, *4*(3), 418-435.
- Figueiredo, F. A. M. M. de Assis, de Araújo Carneiro, J. G., Penchel, R. M., Campostrini, E., de Lima Thiebaut, J. T., & Barroso, D. G. (2014). Condutividade hidráulica de raiz e capacidade fotossintética de mudas clonais de eucalipto com indução de deformações radiculares. **Ciência Florestal**, *24*(2), 277-287.
- Galmes, J., Ochogavía, J. M., Gago, J., Roldán, E. J., Cifre, J., & Conesa, M. À. (2013). Leaf responses to drought stress in Mediterranean accessions of *Solanum lycopersicum*: anatomical adaptations in relation to gas exchange parameters. **Plant, Cell & Environment**, *36*(5), 920-935.
- Ghanbari, A. A., Shakiba, M. R., Toorchi, M., & Choukan, R. (2013). Morpho-physiological responses of common bean leaf to water deficit stress. **European Journal of Experimental Biology**, *3*(1), 487-492.
- Griffin, B. S., Shilling, D. G., Bennett, J. M., & Currey, W. L. (1989). The influence of water stress on the physiology and competition of soybean (*Glycine max*) and Florida beggarweed (*Desmodium tortuosum*). **Weed Science**, *37*(4), 544-551.
- Hirasawa, T., Nakahara, M., Izumi, T., Iwamoto, Y., & Ishihara, K. (1998). Effects of pre-flowering soil moisture deficits on dry matter production and ecophysiological characteristics in soybean plants under well irrigated conditions during grain filling. **Plant production science**, *1*(1), 8-17.

- Kevekordes, K. G., McCully, M. E., & Canny, M. J. (1988). Late maturation of large metaxylem vessels in soybean roots: significance for water and nutrient supply to the shoot. **Annals of botany**, *62*(2), 105-117.
- King, C. A., & Purcell, L. C. (2001). Soybean nodule size and relationship to nitrogen fixation response to water deficit. **Crop Science**, *41*(4), 1099-1107.
- KOCACINAR, F.; SAGE, R. F. Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 12, p. 2015-2026, 2003.
- Kunert, K. J., Vorster, B. J., Fenta, B. A., Kibido, T., Dionisio, G., & Foyer, C. H. (2016). Drought stress responses in soybean roots and nodules. **Frontiers in plant science**, *7*, 1015.
- Ludlow, M. M., & Wilson, G. L. (1971). Photosynthesis of tropical pasture plants I. Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature, and leaf-air vapour pressure difference. **Australian Journal of Biological Sciences**, *24*(3), 449-470.
- Makbul, S., GÜLER, N. S., DURMUŞ, N., & GÜVEN, S. (2011). Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. **Turkish Journal of Botany**, *35*(4), 369-377.
- Mangena, P. (2018). Water stress: Morphological and anatomical changes in soybean (*Glycine max* L.) plants. V, Andjelkovic.(eds.) *Plant, Abiotic Stress and Responses to Climate Changes*, London: InTech Open, 9-31.
- Marquez-Garcia, B., Shaw, D., Cooper, J. W., Karpinska, B., Quain, M. D., Makgopa, E. M., ... & Foyer, C. H. (2015). Redox markers for drought-induced nodule senescence, a process occurring after drought-induced senescence of the lowest leaves in soybean (*Glycine max*). **Annals of botany**, *116*(4), 497-510.

- MCFARLANE, I.; O'CONNOR, E. World soybean trade: growth and sustainability. **Modern Economy**, v.5, n.5, p. 580-588. 2014.
- Meng, D., & Fricke, W. (2017). Changes in root hydraulic conductivity facilitate the overall hydraulic response of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to salt and osmotic stress. **Plant physiology and biochemistry**, 113, 64-77.
- Naves-Barbiero, C.C., Franco A.C., Bucci S.J., Goldstein G. (2000) Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 12:119-134.
- Food and Agriculture Organization (FAO) Staff. (2015). OECD-FAO Agricultural Outlook, 2015-2024. OECD.
- Oya, T., Nepomuceno, A. L., Neumaier, N., Farias, J. R. B., Tobita, S., & Ito, O. (2004). Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars. **Plant Production Science**, 7(2), 129-137.
- Prince, S. J., Murphy, M., Mutava, R. N., Durnell, L. A., Valliyodan, B., Shannon, J. G., & Nguyen, H. T. (2017). Root xylem plasticity to improve water use and yield in water-stressed soybean. **Journal of experimental botany**, 68(8), 2027-2036.
- Roohi, E., TAHMASEBI, S. Z., MODARES, S. S., & SIOSEH, M. A. (2013). Comparative study on the effect of soil water stress on photosynthetic function of triticale, bread wheat, and barley.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- SCHLESINGER, S.; NUNES, S. P.; CARNEIRO, M. S. A agricultura familiar da soja na região sul e o monocultivo no Maranhão: duas faces do cultivo da soja no Brasil: a soja na agricultura familiar: os casos de Planalto (PR) e Três de Maio (RS): a expansão e os impactos da soja no Maranhão. Fase, 2008.
- Shah, N. H., & Paulsen, G. M. (2003). Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. **Plant and Soil**, 257(1), 219-226.

Sinclair, T. R., Zwieniecki, M. A., & Holbrook, N. M. (2008). Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean. **Physiologia Plantarum**, *132*(4), 446-451.

SINGH, Ram J.; HYMOWITZ, T. Soybean genetic resources and crop improvement. **Genome**, v. 42, n. 4, p. 605-616.1999.

Steudle, E., & Peterson, CA (1998). Como a água passa pelas raízes? **Journal of experimental Botany** , *49* (322), 775-788.

Suku, S., Knipfer, T., & Fricke, W. (2013). Do root hydraulic properties change during the early vegetative stage of plant development in barley (*Hordeum vulgare*)?. **Annals of botany**, *113*(3), 385-402.

Vadez, V. (2014). Hidráulica de raízes: o lado esquecido das raízes na adaptação à seca. **Field Crops Research** , *165* , 15-24.

Wang, W., Wang, C., Pan, D., Zhang, Y., Luo, B., & Ji, J. (2018). Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence images of soybean (*Glycine max*) seedlings. **International Journal of Agricultural and Biological Engineering**, *11*(2), 196-201.