

INSTITUTO FEDERAL GOIANO - CAMPUS RIO VERDE
DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
AGRÁRIAS – AGRONOMIA

RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E À TEMPERATURA
SUPRAÓTIMA EM CULTIVARES DE SOJA

Autor: Jônatas Neves de Castro
Orientador: DSc. Alan Carlos Costa

RIO VERDE - GO
Agosto – 2016

INSTITUTO FEDERAL GOIANO - CAMPUS RIO VERDE
DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
AGRÁRIAS - AGRONOMIA

RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E À TEMPERATURA
SUPRAÓTIMA EM CULTIVARES DE SOJA

Autor: Jônatas Neves de Castro
Orientador: DSc. Alan Carlos Costa

Dissertação apresentada, como parte das exigências para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS - AGRONOMIA, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias – Agronomia do Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, Linha de pesquisa em ecofisiologia de plantas cultivadas.

RIO VERDE - GO
Agosto – 2016

Castro, Jônatas Neves de

C355r Resistência ao déficit hídrico e à temperatura supraótima em cultivares de soja / Jônatas Neves de Castro. – Rio Verde. – 2016.
47 f. : il.

Dissertação (Mestrado) – Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, 2016.

Orientador: Dr. Alan Carlos Costa.

Bibliografia

1. Mecanismos de adaptação. 2. Ondas de calor. 3. Termotolerância. 4. *Glycine max* (L.). I. Título. II. Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde.

CDD: 633.34

**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA
GOIANO – CAMPUS RIO VERDE
DIRETORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
AGRÁRIAS-AGRONOMIA**

**RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E À TEMPERATURA
SUPRAÓTIMA EM CULTIVARES DE SOJA**

Autor: Jônatas Neves de Castro
Orientador: Dr. Alan Carlos Costa

TITULAÇÃO: Mestre em Ciências Agrárias-Agronomia – Área de
Concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado

APROVADA em 24 de agosto de 2016

Prof. Dr. Marco Antonio Oliva Cano
Avaliador externo
UFV – Viçosa/MG

Prof. Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva
Avaliador externo
IF Goiano – Campus Rio Verde

Dra. Caroline Müller
Avaliadora externa
IF Goiano – Campus Rio Verde

Prof. Dr. Alan Carlos Costa
Presidente da banca
IF Goiano – Campus Rio Verde

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, por ter-me agraciado com suas bênçãos, provisão e me dado força para que pudesse ter vencido mais uma etapa da minha vida.

A minha família, por ter confiado e me dado força e apoio durante todo este percurso, em especial a minha mãe Maria Rosa da Conceição e meu avô Ângelo Batista das Neves (*in memoriam*).

A minha namorada Bianca Conceição da Silva Dias, pelo apoio na conclusão dessa etapa.

Ao Instituto Federal Goiano - Campus Rio Verde e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias - Agronomia, pela privilégio de poder completar a realização deste mestrado.

A CAPES, pela bolsa e auxílio financeiro para realização do trabalho.

Ao professor Dr. Alan Carlos Costa, pela orientação e paciência que me permitiram crescimento na área pessoal e profissional.

À Dr^a. Caroline Müller, pelo incentivo e, a gigantesca paciência.

Ao amigo Gabriel Martins Almeida, pela ajuda na execução deste trabalho.

Aos integrantes do Laboratório de Ecofisiologia e Produtividade Vegetal, que de maneira direta e indireta tiveram participação no sucesso deste trabalho, em especial a Sueisla Lopes, Priscila Ferreira, Luciana Minervina, Marcio Rosa, Erick Johnny, Ailton Crispin, Dêmily Andrômeda, Thales Simioni, Robson de Oliveira, Yasmin Barros, Kelly Telles, Roberto Vidal, Fabia Barbosa e Verônica Barbosa.

Aos meus professores do programa do mestrado em ciências agrárias – agronomia, que contribuíram direta e indiretamente para minha formação profissional.

A todos aqueles que de alguma forma contribuíram para a conclusão deste trabalho.

BIOGRAFIA DO AUTOR

JÔNATAS NEVES DE CASTRO, filho de Maria Rosa da Conceição e Aldemir Aparecido Castro, nasceu no dia 11 de abril de 1991, na cidade de Primavera-do-Leste - MT.

Em janeiro de 2009, ingressou no curso de Bacharelado em Agronomia pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde – Goiás, graduando-se em março de 2014.

Em agosto de 2014, iniciou no curso de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias – Agronomia, no Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, sob a orientação do Professor Alan Carlos Costa.

ÍNDICE

	Página
ÍNDICE DE FIGURAS	VII
LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIACÕES E UNIDADES.....	IX
RESUMO.....	XI
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVO.....	5
2. MATERIAL E MÉTODOS	6
2.1. Material Vegetal e Condições de Cultivo.....	6
2.2. Avaliações	8
2.2.1. Trocas gasosas	8
2.2.2. Fluorescência e imagem da fluorescência da clorofila <i>a</i>	8
2.2.3. Determinação da fotorrespiração.....	9
2.2.4. Concentração de pigmentos cloroplastídicos	10
2.2.5. Determinação dos teores de açúcares solúveis totais, açúcares redutores, açúcares não redutores e amido.....	11
2.2.6. Taxa de extravasamento de eletrólitos.....	12
2.2.7. Temperatura foliar	12
2.2.8. Relações hídricas	12
2.2.9. Análises biométricas.....	13
2.2.10. Desenho experimental e análises estatísticas.....	13
3. RESULTADOS	14
4. DISCUSSÃO.....	23
5. CONCLUSÕES.....	28
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	29

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

- Figura 1.** Câmara de crescimento em que foram impostos os tratamentos em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas. 7
- Figura 2.** Temperatura (°C) e umidade relativa (%) diária da câmara de crescimento durante a imposição dos estresses hídrico e térmico combinados..... 7
- Figura 3.** Potencial Hídrico antemanhã (Ψ_w), potencial osmótico foliar (Ψ_{sf}), potencial de pressão (Ψ_p) e potencial osmótico radicular (Ψ_{sr}) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 14
- Figura 4.** Temperatura foliar às 8 h (A) e às 13 h (B), sob exposição de 25 e 41 °C, respectivamente, em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Linhas horizontais representam temperatura média da câmara de crescimento (25 e 41 °C). Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 15
- Figura 5.** Taxa fotossintética (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa transpiratória (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a), eficiência do uso da água (EUA) e taxa respiratória noturna (R_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 16
- Figura 6.** Rendimento quântico potencial do fotossistema II (FSII, F_v/F_m), fluorescência inicial (F_0), rendimento quântico efetivo do FSII (Y_{II}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e rendimentos quântico de dissipação não regulada (Y_{NO}) e regulada

(Y_{NPQ}) de energia do FSII em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por alta temperatura após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 17

Figura 7. Imagem da fluorescência da clorofila *a* do rendimento quântico potencial do FSII (F_v/F_m), fluorescência inicial (F_0), rendimento quântico efetivo do FSII (Y_{II}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e rendimentos quântico de dissipação não regulada (Y_{NO}) e regulada (Y_{NPQ}) de energia do FSII em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por alta temperatura após 12 dias da imposição aos tratamentos..... 18

Figura 8. Taxa total de transporte de elétrons através do FSII da fotossíntese e fotorrespiração (J_t), elétrons atribuídos às reações de carboxilação (J_c) e oxigenase (J_o) da RuBP, razão J_c/J_t , taxa do CO_2 produzido pela fotorrespiração (R_p) e razão R_p/A em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúsculas entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$) 19

Figura 9. Concentração da clorofila *a* (Cl_a , $\mu g\ mg\ MF^{-1}$, A), Clorofila *b* (Cl_b , $\mu g\ mg\ MF^{-1}$, B), clorofilas totais ($\mu g\ mg\ MF^{-1}$, C) e carotenoides ($\mu g\ mg\ MF^{-1}$, D) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 20

Figura 10. Taxa de liberação de eletrólitos (TLE, %) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 21

Figura 11. Açúcares solúveis totais (AST, $mg\ g^{-1}\ MF$), Açúcares não redutores (ANR, $mg\ g^{-1}\ MF$), Amido ($mg\ g^{-1}\ MF$) e Prolina ($\mu mol\ g^{-1}\ MF$) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 21

Figura 12. Altura de plantas (AP, m), área foliar (AF, m^2), massa seca das folhas (MSF, g), área foliar específica (AFE, $m^2\ g^{-1}\ MSF$), número de nó (NN) e massa seca do caule (MSC, g) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico moderado (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúscula entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$)..... 22

LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIACÕES E UNIDADES

		Página
<i>A</i>	Taxa fotossintética	($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
AF	Área foliar	m^2
AFE	Área foliar específica	($\text{m}^2 \text{ g}^{-1} \text{ MSF}$)
AP	Altura da planta	(m)
CC	Capacidade de campo	
C_i/C_a	Relação entre concentração interna e externa de CO_2	
<i>Cl_a</i>	Clorofila <i>a</i>	$\mu\text{g mg MF}^{-1}$
<i>Cl_b</i>	Clorofila <i>b</i>	$\mu\text{g mg MF}^{-1}$
<i>Cl_t</i>	Clorofila total	$\mu\text{g mg MF}^{-1}$
<i>E</i>	Taxa transpiratória	($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
EROs	Espécies reativas de oxigênio	
ETR	Taxa de transporte de elétrons	
EUA	Eficiência instantânea do uso da água	
<i>F_m</i>	Fluorescência máxima	
<i>F_o</i>	Fluorescência mínima	
FSII	Fotossistema II	
F_v/F_m	Rendimento quântico potencial do fotossistema II	
<i>g_s</i>	Condutância estomática	($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>J_c</i>	Elétrons atribuídos às reações de carboxilação da RuBP	
<i>J_o</i>	Elétrons atribuídos às reações de oxigenase da RuBP	

J_t	Taxa total de transporte de elétrons através do FSII da fotossíntese e fotorrespiração	
MSC	Massa seca do caule	(g planta ⁻¹)
MSF	Massa seca da folha	(g planta ⁻¹)
NADPH	Fosfato de dinucleótido de nicotinamida e adenina	
NN	Número de nós	
R1	Estádio reprodutivo 1 - Emissão das primeiras flores	
R_n	Taxa de respiração noturna	
R_p	Fotorrespiração	
Rubisco	Ribulose-1,5-bisfosfato Carboxilase - Oxigenase	
RuBP	Ribulose-1,5-bisfosfato	
T_{foliar}	Temperatura foliar	°C
TLE	Taxa de liberação de eletrólitos	(%)
V3	Estádio vegetativo 3 - Emissão do 3° Trifólio	
$Y_{(II)}$	Rendimento quântico efetivo de conversão fotoquímica de energia no PSII	
$Y_{(NO)}$	Dissipação de energia não regulada	
$Y_{(NPQ)}$	Rendimentos quântico regulada de dissipação de energia	
Ψ_p	Potencial de pressão	(MPa)
Ψ_{sf}	Potencial osmótico foliar	(MPa)
Ψ_{sr}	Potencial osmótico radicular	(MPa)
Ψ_w	Potencial hídrico	(MPa)

RESUMO

CASTRO, J. N. Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde – GO, agosto de 2016. **Resistência ao déficit hídrico e a temperatura supraótima em cultivares de soja.** Orientador: DSc. Alan Carlos Costa. Coorientadores: DSc. Adriano Jackelatis, DSc. Caroline Müller.

O aquecimento global tem provocado frequentemente instabilidade climática principalmente por déficit hídrico e temperaturas supraótima. Os efeitos negativos têm aumentando com o passar dos anos, prejudicando severamente o desenvolvimento de plantas. A soja é uma das culturas mais importantes economicamente no mundo, porém tem sofrido efeitos negativos a nível fisiológico e bioquímico, acarretando em reduções na produtividade, quando submetida ao estresse térmico e ao déficit hídrico. Nesse sentido, compreender os processos fisiológicos e bioquímicos que regulam a tolerância ao déficit hídrico e a termotolerância é de extrema importância. Objetivou-se com este estudo avaliar as respostas morfofisiológicas de cultivares comerciais de soja submetida ao estresse combinado de déficit hídrico e temperaturas supraótima, visando selecionar características morfofisiológicas que sejam indicadoras de dupla tolerância. O delineamento utilizado foi de blocos ao acaso no esquema fatorial de 3 x 2, contendo três cultivares de soja (7739 M IPRO, Anta 82 RR e Desafio 8473 RR), duas tensões hídrica (100% e 40% da capacidade campo), com cinco repetições, submetido à temperatura de 41 °C por 5 horas diárias em câmara de crescimento. Foram realizadas avaliações de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, fluorescência de imagem, concentração de pigmentos cloroplastídicos, relações hídricas, taxa de liberação de eletrólitos, temperatura foliar e biometria. Sob condições de temperatura alta e ausência de déficit hídrico, por meio da análise conjunta dos dados, constatou-se o melhor desempenho das cultivares 7739 M IPRO e Anta 82 em relação à cultivar Desafio. Sob

condições combinadas de temperatura alta e déficit hídrico a cultivar Desafio demonstrou maior estabilidade fisiológica e nas medidas biométricas com potencial para ser caracterizada com dupla tolerância a estes estresses. Características fisiológicas como trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a* e TLE são bons indicadores na seleção de cultivares de soja tolerantes ao déficit hídrico combinado com temperatura elevada.

Palavras-chave: Mecanismos de adaptação, Ondas de calor, termotolerância, *Glycine max* (L.).

ABSTRACT

CASTRO, J. N. Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde – GO, August, 2016. Resistance to drought and optimal temperature above soybean cultivars. Advisor: DSc. Alan Carlos Costa. Co-Advisors: DSc. Adriano Jackelatis, Dsc. Caroline Müller.

Global warming has often caused climatic instability mainly by drought and heat. The negative effects have increased over the years, which limit the development of plants in many areas of the world. Soybean is one of the most economically important crops in the world, but has experienced adverse effects in physiological and biochemical systems resulting in productivity reductions when subjected to heat and drought stress. In this way, understanding the physiological and biochemical processes that regulate drought and heat tolerance is of utmost importance. The objective of this study was to evaluate the morphological and physiological responses of commercial soybean cultivars subjected to combined stress of drought and heat, in order to select morphophysiological characteristics that are indicative of double tolerance. The experimental design was randomized blocks in factorial 3x2, containing three soybean cultivars (7739 M IPRO, Anta 82 RR and Desafio 8473 RR), two water conditions (100% and 40% field capacity), with five repetitions subjected to a temperature of 41 °C for 5 hours daily in growth chambers. Gas exchange, a chlorophyll fluorescence, photorespiration, chloroplastidic pigments, water relations, leaf temperature and biometric analysis were performed after 12 days of the treatments imposition. Under heat stress and absence, of hydric stress considering all data, cultivars 7739 M IPRO and Anta 82 showed the best performance. Under combined stress conditions, cultivar Desafio demonstrates greater physiological stability and growth traits, potentially characterized with double tolerance to those stresses. Physiological variables as gas

exchange, a chlorophyll fluorescence, TLE, osmotic and water potential are good indicators for selecting soybean cultivars tolerant to drought and water stress combined.

Key words: Mechanisms of adaptation, heat waves, thermotolerance, *Glycine max* (L.).

RESISTÊNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO E À TEMPERATURA SUPRAÓTIMA EM CULTIVARES DE SOJA

1. INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é uma das culturas economicamente mais importantes do mundo. No Brasil, a região que mais se destaca na produção desta cultura é a Centro-Oeste (CONAB, 2016). Essa região possui média de precipitação anual entre 1200 e 1800 mm, concentrada nas estações da primavera e verão. Entretanto, nesse período de precipitação pode ocorrer curtos períodos de déficit hídrico chamados de veranicos (MARCUIZZO et al., 2012). Essa instabilidade climática tem se tornado cada vez mais frequente não só na região Centro-Oeste, mas em escala global, e seus efeitos negativos aumentaram nos últimos anos, trazendo dificuldades para o desenvolvimento de plantas em muitas áreas agrícolas (ARMADA et al., 2015). Na safra 2014/2015, por exemplo, cultivares de soja de ciclo precoce apresentaram perdas de produtividade em função do período do déficit hídrico (CONAB, 2015). Segundo a Conab (2016), a forte estiagem ocorrida em todo Brasil na safra 2015/16, provocou queda de produção e produtividade em grande escala. O estado do Tocantins foi um dos estados mais prejudicados pela escassez de chuvas, principalmente pela ocorrência de 3 períodos de veranicos e temperaturas acima da média. No ano anterior na safra 2014/15 o estado de Goiás sofreu com o déficit hídrico, em alguns municípios o período de estiagem chegou a 30 dias (Conab, 2015).

O déficit hídrico promove a redução do potencial hídrico foliar, acarretando fechamento estomático com decréscimo na absorção de CO₂ e, conseqüentemente, diminuição da fotossíntese (CHAVES et al., 2009; PING et al., 2015). Outras implicações ocasionadas pela deficiência hídrica está no aumento da temperatura foliar, alteração nas propriedades de membranas, menor produção de matéria seca, senescência prematura, acarretando em redução de produção (FERNANDES et al., 2015; ARRUDA et al., 2015).

O déficit hídrico, acompanhado de temperaturas elevadas, tem sido um fenômeno frequente em decorrência do crescente aquecimento global (GONDIM et al., 2010; LUBOVSKÁ et al., 2014). Elevadas temperaturas, tem ocorrido, de modo geral, mediante ondas de calor, que são caracterizadas por temperaturas superiores à média histórica de um determinado período (ZUO et al, 2015; QU et al, 2016). No entanto, os estresses ocasionados por temperaturas elevadas e, pelo déficit hídrico, podem ocorrer mesmo sem as ondas de calor, sobretudo no verão.

Os efeitos isolados de temperaturas supraótima afetam a capacidade fotossintética das plantas, particularmente por afetar a permeabilidade de membranas, reduzir a concentração de pigmentos cloroplastídicos e pelo desarranjo no transporte de elétrons (RISTIC et al., 2007; ASHRAF e HARRIS, 2013). Esse desarranjo provoca maior formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) devido a inibição e/ou a inativação dos fotossistemas, o que pode promover fotoinibição, assim como inativação de proteínas e enzimas ligadas ao ciclo de Calvin (MATHUR et al., 2014). Todavia os danos na planta podem ser agravados em decorrência dos efeitos combinados de déficit hídrico e de temperatura supraótima, causando perdas substanciais em diversas áreas agrícolas (ARRUDA et al., 2015; HARSH et al., 2016). Segundo Silva et al., (2010) o efeito combinado promove maior produção de espécies reativas de oxigênio, assim como menor assimilação de CO₂ em decorrência de menor taxa fotossintética e condutância estomática, além de diminuição na atividade fotoquímica, quando comparado ao estresse isolados (Silva et al., 2010; NANKISHORE e FARRELL, 2016). Portanto, a elucidação dos mecanismos que conferem a dupla tolerância aos estresses combinados de déficit hídrico e temperaturas supraótima é crucial para diminuir as perdas de produtividade na cultura da soja (LI et al., 2013) mediante a seleção de cultivares tolerantes.

Dentre os mecanismos que permitem a manutenção do crescimento das plantas, destacam-se a eficiência no uso da água (EUA) e o ajustamento osmótico, considerados características desejáveis na busca de plantas tolerantes ao estresse combinado de déficit hídrico e temperaturas supraótima. A eficiência do uso da água é caracterizada como a quantidade de matéria seca acumulada pela quantidade de água evapotranspirada por unidade de planta (MAOT, 2001). A seleção de cultivares de soja que tenham maior EUA é uma das maneiras mais promissoras, economicamente e sustentavelmente, para aumentar a produtividade agrícola (DU et al., 2009; ROZA, 2010). Existem várias mecanismos que atuam para aumentar a EUA nas plantas, dentre estes, destacam-se o aumento da resistência estomática e o ajustamento osmótico, os quais atuam na redução da perda excessiva de água (MESSINGER et al., 2006)

O ajustamento osmótico é um mecanismo adaptativo para manutenção do potencial hídrico (Ψ_w) em células vegetais, de modo que a planta mantenha seu turgor (PINTÓ-MARIJUAN e MUNNÉ-BOSCH, 2013; WU et al., 2014). Esse ajustamento permite que a célula, mesmo em déficit hídrico, continue os processos de alongamento celular e crescimento das plantas, além de manter os estômatos parcialmente abertos e, assim, o processo de assimilação de CO_2 (ARAÚJO e DEMINICIS, 2009; MONTEIRO et al., 2014). Neste caso, plantas adaptadas às condições de déficit hídrico acumulam compostos osmoticamente ativos, tais como poliaminas, glicinbetaína, ácidos orgânicos, álcoois de açúcar, cálcio, potássio e íons de cloreto, prolina e açúcares solúveis, destacando-se a sacarose (DÍAZ et al., 2005; CVIKROVÁ et al., 2013; KHAN e KOMATSU, 2016). Associada à alta eficiência no ajustamento osmótico e uso da água, a capacidade de manter a estrutura fotossinteticamente ativa, também é importante para a seleção de cultivares de soja com dupla tolerância aos estresses ocasionados por temperaturas supraótima e déficit hídrico.

Estudos têm indicado que efeitos sinérgicos entre os estresses térmico e hídrico aumentam a intensidade dos danos metabólicos e fisiológicos e, conseqüentemente, no rendimento final das culturas (ARAÚJO e DEMINICIS; 2009; CARMO-SILVA, 2012; PRADHAN et al., 2012). Dessa forma, a compreensão dos processos fisiológicos que regulam a dupla tolerância a temperaturas supraótima e déficit hídrico tornam-se cruciais para a seleção de cultivares (DING et al., 2015; ZHANG et al., 2015), pois permitirá a caracterização, pelo menos em parte, das respostas de defesa da cultura da soja em relação aos estresses combinados de déficit hídrico e temperaturas supraótima.

Diante do exposto, trabalhou-se neste estudo com as seguintes hipóteses: 1) O estresse combinado de déficit hídrico e temperaturas supraótima promove intensificação de danos a nível morfofisiológico em cultivares de soja. 2) Características fisiológicas e morfológicas são bons indicadores na seleção de cultivares de soja tolerantes ao déficit hídrico combinado com temperatura elevada.

2. OBJETIVO

Objetivou-se com este estudo avaliar as respostas morfofisiológicas de cultivares comerciais de soja submetida ao estresse combinado de déficit hídrico e temperaturas supraótima, visando identificar cultivares tolerantes, bem como selecionar características morfofisiológicas que sejam indicadoras da dupla tolerância.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material Vegetal e Condições de Cultivo

O experimento foi conduzido no Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, no Estado de Goiás, Brasil. Foram utilizados vasos de polietileno (15L), contendo 12 Kg de substrato preparado a partir de uma mistura solo e areia (2:1), com uma planta de soja por vaso. Cada vaso continha uma base de plástico que o apoiava, e um plástico ao redor do coleto cobrindo o solo. A correção e adubação do substrato foi realizada com base na análise físico-química do substrato. Foram utilizadas plantas de três cultivares de soja: 7739 M IPRO (Monsoy Sementes, São Paulo – SP), Anta 82 RR (Geneze Sementes, São Paulo – SP) e Desafio 8473 RSF (Brasmax Sementes, Cambé - PR).

As plantas foram cultivadas em câmara de crescimento com umidade relativa de ~65%, irradiância de $\sim 650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e, temperatura de 25°C. Estando no estágio de desenvolvimento vegetativo V3 (FEHR e CAVINESS, 1977), foram então impostos o estresse combinado de déficit hídrico e alta temperatura. O tratamento térmico foi imposto mediante o aumento gradual da temperatura ambiente, a partir das 10h até atingir $41 \pm 0,5$ °C às 12h. Esta condição foi mantida por cinco horas, quando então foi reduzida gradualmente até retornar ao valor de 25°C por volta das 19h30min, permanecendo assim até novo ciclo no dia seguinte. As condições de temperatura, umidade relativa, radiação e fotoperíodo da câmara de crescimento foram controladas por meio do Software (LAB VIEW, Intalafrio, Pinhais, PR, Brasil). Além disso, a temperatura e umidade relativa foram monitoradas utilizando quatro termo-hidrômetros (SKDL-32, Skill-Tec, São Paulo, SP, Brasil) instalados no interior da câmara, conforme dados da Figura 2.

O déficit hídrico foi imposto no estágio V3 das cultivares de soja (FEHR e CAVINESS, 1977), pelo método gravimétrico mediante duas reposições hídricas no solo: com irrigação (100% da capacidade de campo, CC) e déficit hídrico (40% CC). As plantas foram impostas aos estresses combinados por 12 dias, conforme ilustrado na Figura 1.

Durante o período de condução dos experimentos, os tratos culturais foram realizados sempre que necessário.



Figura 1. Câmara de crescimento em que foram impostos os tratamentos em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas.

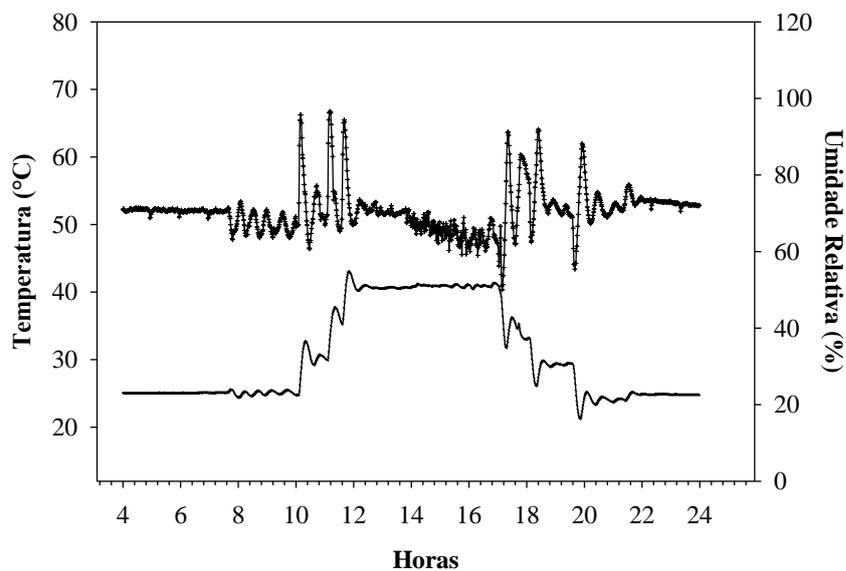


Figura 2. Temperatura (°C) e umidade relativa (%) diária da câmara de crescimento durante a imposição dos estresses hídrico e térmico combinados.

2.2. Avaliações

2.2.1. Trocas gasosas

As trocas gasosas das plantas foram avaliadas para registro das taxas fotossintética [A , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] e transpiratória [E , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$], da condutância estomática [g_s , $\text{mol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$], e da relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a). A eficiência instantânea do uso da água foi obtida pela fórmula $\text{EUA} = (A/E)$. Estas avaliações foram realizadas utilizando um analisador de gases no infravermelho portátil com fluorômetro modulado acoplado (IRGA, modelo LI6400xt, Li-Cor, Nebraska, Estados Unidos), com radiação fotossinteticamente ativa constante ($1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e temperatura do bloco de 25°C , sempre em uma folha completamente expandida no terço superior da planta, entre 8 e 10 h.

2.2.2. Fluorescência e imagem da fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi avaliada concomitantemente com as medições de trocas gasosas. As imagens da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas com auxílio do fluorômetro modulado Imaging-PAM (versão MAXI-Standard, Heinz Walz, Effeltrich, Alemanha), entre 21 e 23 h. Inicialmente foram determinadas, em folhas adaptadas há pelo menos 30 minutos de escuro, a fluorescência inicial (F_0) e a fluorescência máxima (F_m), em que F_0 é o rendimento da fluorescência mínima, excitado por uma luz vermelha modulada de baixa intensidade ($0,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e F_m é a fluorescência máxima obtida pela aplicação de um pulso de 0,8s de luz actínica saturante ($>6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A partir dos quais foi possível calcular o rendimento quântico potencial do fotossistema II (FSII) ($F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$). As variáveis da fase lenta de indução da fluorescência foram obtidas sequencialmente com a aplicação de uma iluminação actínica e um pulso de luz actínica saturante para a determinação das variáveis: fluorescência em amostra adaptada à luz antes do pulso de saturação (F) e fluorescência máxima em amostra adaptada à luz (F_m'). A partir desses parâmetros foi possível calcular a fluorescência mínima do tecido vegetal iluminado, $F_0' = F_0 / [(F_m - F_0)/F_m + (F_0/F_m)']$ (Oxborough e Baker, 1997). O rendimento quântico efetivo de conversão fotoquímica de energia no PSII, $Y_{II} = (F_m' - F)/F_m'$; e os rendimentos

quântico da dissipação de energia regulada, $Y_{NPQ} = (F/F_m') - (F/F_m)$ e da dissipação de energia não regulada, $Y_{NO} = F/F_m$, foram calculados de acordo com Genty et al. (1989) e Hendrickson et al. (2004). O Y_{II} foi utilizado ainda para estimar a taxa aparente de transporte de elétrons, $ETR = Y_{II} \cdot PAR \cdot Leaf_{ABS} \cdot 0,5$ (Bilger et al., 1995), em que PAR é o fluxo de fótons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) incidente sobre a folha; $Leaf_{ABS}$ o valor correspondente à fração de luz incidente que é absorvida pelas folhas (Ehleringer, 1981); e 0,5 o valor correspondente à fração de energia de excitação distribuída para o FSII (Laisk e Loreto, 1996).

2.2.3. Determinação da fotorrespiração

A fotorrespiração foi obtida a partir dos dados de trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*, de acordo com Epron et al. (1995) e Valentini et al. (1995). Para os cálculos assumiu-se que o fluxo de elétrons linear é levado a carboxilação e oxigenação da ribulose-1,5-bifosfato (ou seja, todos os outros processos consumindo os elétrons de luz dirigido são desprezíveis), quatro elétrons são necessários para cada ciclo de carboxilação ou oxigenação e uma molécula de CO_2 é lançada a cada dois ciclos de oxigenação por descarboxilação da glicina na fotorrespiração. Assim:

$$J_t = (F_m' - F_s) / F_m' \cdot PAR \cdot 0,454$$

$$J_c = 1/3 [J_t + 8 (A + R_1)]$$

$$J_o = 2/3 [J_t - 4 (A + R_1)]$$

$$Rp = [J_t - 4 (A + R_1)] / 12$$

Em que J_t é a taxa total de transporte de elétrons através do FSII da fotossíntese e fotorrespiração; $(F_m' - F_s) / F_m'$ é o rendimento quântico efetivo do fluxo linear de elétrons pelo FSII; PAR é o fluxo de fótons ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) incidente sobre a folha; 0,454 representa a proporção de quanta utilizados pelos centros de reação do FSII (Melis et al., 1987), respectivamente; J_c e J_o são os elétrons atribuídos às reações de carboxilação e oxigenase da RuBP, respectivamente; A é a taxa de assimilação líquida de CO_2 ; Rp é a taxa de produção de CO_2 em fotorrespiração e R_1 é a taxa de respiração mitocondrial durante o dia, estimada de acordo com Bai et al. (2008), usando a respiração noturna (R_n). R_1 foi estimada a diferentes temperaturas usando o $Q_{10} = 2,2$ (Larcher 1983) como a seguir: $R_1 = R_n Q_{10}^{(T_d - T_n)/10}$; em que T_n é a temperatura foliar no qual a R_d foi medida, e T_d é a temperatura foliar na qual a R_1 foi calculada.

2.2.4. Concentração de pigmentos cloroplastídicos

A concentração de pigmentos cloroplastídicos foi determinado por meio da extração com dimetilsulfóxido (DMSO), saturado com carbonato de cálcio (CaCO_3), mediante ajustes da metodologia descrita por Ronen e Galun (1984). Três discos foliares, com diâmetro de 5 mm, foram coletados e incubados em frascos escurecidos e vedados contendo 5 mL da solução de extração, pelo período de 24 horas a 65 °C em banho-maria. Posteriormente a absorvância da solução de extração foi determinada nos comprimentos de onda de 480, 649 e 665 nm por meio de um espectrofotômetro UV-VIS (Modelo Evolution 60S, Thermo Scientific, Madison – USA). As concentrações de clorofila *a* ($C_a = 12,19A_{665} - 3,45A_{649}$), *b* ($C_b = 21,99A_{649} - 5,32A_{665}$) e carotenoides totais ($C_t = (1000A_{480} - 2,14C_a - 70,16C_b)/220$) foram calculadas de acordo com Wellburn (1994) e expressos por área. A clorofila total foi calculada pelo somatório das concentrações das clorofilas *a* e *b*. A coleta foi realizada em torno das 16 h.

2.2.5. Determinação do teor de prolina

Aproximadamente 200 mg do tecido foliar fresco previamente macerado em nitrogênio líquido foram extraídas em etanol 80 % de acordo com a adaptação da metodologia descrita por Bates (1973). O extrato foi centrifugado a 10.000 rpm por 10 min e o sobrenadante coletado em novo tubo. Para a reação foram utilizados 250 μL do extrato, 2 mL de solução ácida de ninhidrina (1,25 g de nihidrina; 30 mL de ácido acético glacial; 20 mL de ácido ortofosfórico 6M), 2 mL de ácido acético glacial, 100 μL de glicina (125 mM) e 2,65 mL de água. As amostras serão incubadas a 90°C por 35 min e, após esse período, colocadas em gelo para paralisar a reação. À solução, foram adicionados 4 mL de tolueno, seguindo de agitação por 20s para a completa separação da prolina. O sobrenadante foi utilizado para a leitura a 515 nm em espectrofotômetro (Evolution 60S, Thermo Fischer Scientific®, Madison, Estudos Unidos) e as absorvâncias comparadas à curva-padrão de prolina (0 a 100 $\mu\text{g mL}^{-1}$). Os resultados obtidos foram expressos em micromol de prolina por grama de massa fresca ($\mu\text{mol. g MF}^{-1}$).

2.2.5. Determinação dos teores de açúcares solúveis totais, açúcares redutores, açúcares não redutores e amido

O extrato foi obtido a partir de aproximadamente 200 mg de tecido foliar embebidos em etanol 80 % e aquecido a 65 °C por 30 minutos. O extrato foi centrifugado e o sobrenadante coletado em novo tubo. Realizou-se três lavagens do material vegetal para obtenção do extrato final. O extrato etanólico foi utilizado para determinação dos açúcares solúveis totais, redutores e não redutores. O resíduo sólido da extração foi seco em estufa a 65 °C, durante 72 h, sendo posteriormente utilizado para a determinação do teor de amido. A determinação dos teores de açúcares e amido foram realizadas utilizando espectrofotômetro (Evolution 60S, Thermo Fischer Scientific[®], Madison, Estudos Unidos). Os resultados obtidos foram expressos em miligramas por grama de massa fresca (mg. g MF^{-1}).

2.2.5.1. Determinação dos teores de açúcares solúveis totais

Para a quantificação de açúcares solúveis totais foi empregado o método fenol-sulfúrico (DUBOIS et al., 1956), com leitura realizada ao comprimento de onda de 490 nm, utilizando uma curva padrão de sacarose.

2.2.5.2. Determinação dos teores de açúcares redutores

Os açúcares redutores foram determinados conforme método do ácido dinitrosalicílico, segundo Miller, (1959), ao comprimento de onda de 540 nm, utilizando uma curva padrão de glicose.

2.2.5.3. Determinação dos teores de açúcares não redutores

Os açúcares não redutores foram estimados pelas diferenças entre os teores de açúcares solúveis totais e redutores.

2.2.5.4. Determinação de amido

O amido foi determinado segundo McCready et al., (1950) ao comprimento de onda de 490 nm, utilizando uma curva padrão de sacarose de intervalo de 0 a 50 µg.

2.2.6. Taxa de extravasamento de eletrólitos

A taxa de extravasamento de eletrólitos do tecido foliar foi realizada segundo adaptação da metodologia descrita por Vasquez-Tello et al. (1990) e Pimentel et al. (2002). Foram coletados 15 discos foliares para cada repetição. Os discos foram colocados em frascos de vidro âmbar com 30 mL de água deionizada, e mantidos imersos por 24 horas no escuro, em temperatura ambiente.

Após este período foi medida a condutividade livre (CL, µS/cm), utilizando-se um medidor de condutividade digital portátil modelo CD-850. Posteriormente, os mesmos frascos foram colocados em estufa por 1 hora sob temperatura de 100 °C para posterior medida da condutividade total (CT, µS/cm). Para evitar erros nos resultados, o sensor foi lavado entre cada leitura com água deionizada. Com os resultados obtidos, foi calculada a taxa de extravasamento de eletrólitos, dada em porcentagem, por meio da seguinte fórmula: $TLE (\%) = ((CL)/(CT))*100$. A coleta foi realizada em torno das 16 h.

2.2.7. Temperatura foliar

A temperatura foliar das plantas de soja foi avaliada às 8 h e 13 h, com a câmara à 25 e 41 °C, respectivamente. Para a determinação da temperatura foliar foi utilizado um termômetro por infravermelho digital (Instrutherm, Modelo TI-920, São Paulo – SP, Brasil), à distância aproximada de 15 cm do limbo foliar.

2.2.8. Relações hídricas

O potencial hídrico de antemanhã (Ψ_{am}) foi medido por meio de uma câmara de pressão do tipo Scholander, no horário entre as 04h e 06h da manhã. Para a avaliação do potencial osmótico foliar e radicular foi realizada extração do sulco celular de folhas e

raízes e as leituras realizadas utilizando osmômetro (VAPRO 5600, Elitech, França). O potencial de pressão foi obtido por meio da subtração do valor do potencial osmótico no valor do potencial hídrico. As coletas para potencial osmótico foliar e potencial hídrico foram realizadas na antemanhã e para potencial osmótico de raiz entre as 16h e 18h h.

2.2.9. Análises biométricas

As plantas foram mensuradas durante o experimento para a determinação das variáveis biométricas: altura da planta (AP, cm) e número de nós (NN). Folhas e caules foram acondicionados em sacos de papel e secos em estufa de circulação forçada de ar (65 °C), até peso constante para obtenção da massa seca da folhas (MSF, g) e massa seca dos caules (MSC, g). Usando o software ImageJ foi calculado a área foliar (AF, cm²), e pela razão entre AF e MSF, foi obtido a área foliar específica (AFE, cm² g⁻¹ MSF). As coletas foram realizadas em torno das 17 h.

2.2.10. Desenho experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi de blocos ao acaso, em esquema fatorial 3 x 2, sendo três cultivares de soja e duas tensões hídrica, com 5 repetições. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, e as médias comparadas pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$) por meio do Sistema de Análise de Variância (SISVAR – Versão 5.4, 2010).

3. RESULTADOS

O potencial hídrico (Ψ_w) reduziu, em média 55%, em todas as cultivares sob déficit hídrico (Figura 3A). Mesmo comportamento foi observado no potencial osmótico foliar ($\Psi_{s\text{ foliar}}$) com redução média de 28% nas plantas sob déficit hídrico. (Figura 3B). O potencial de pressão (Ψ_p) não diferiu entre as cultivares e reposição hídrica (Figura 3C). Já o potencial osmótico das raízes ($\Psi_{s\text{ radicular}}$) reduziu, em média 36%, nas plantas sob déficit hídrico. (Figura 3D).

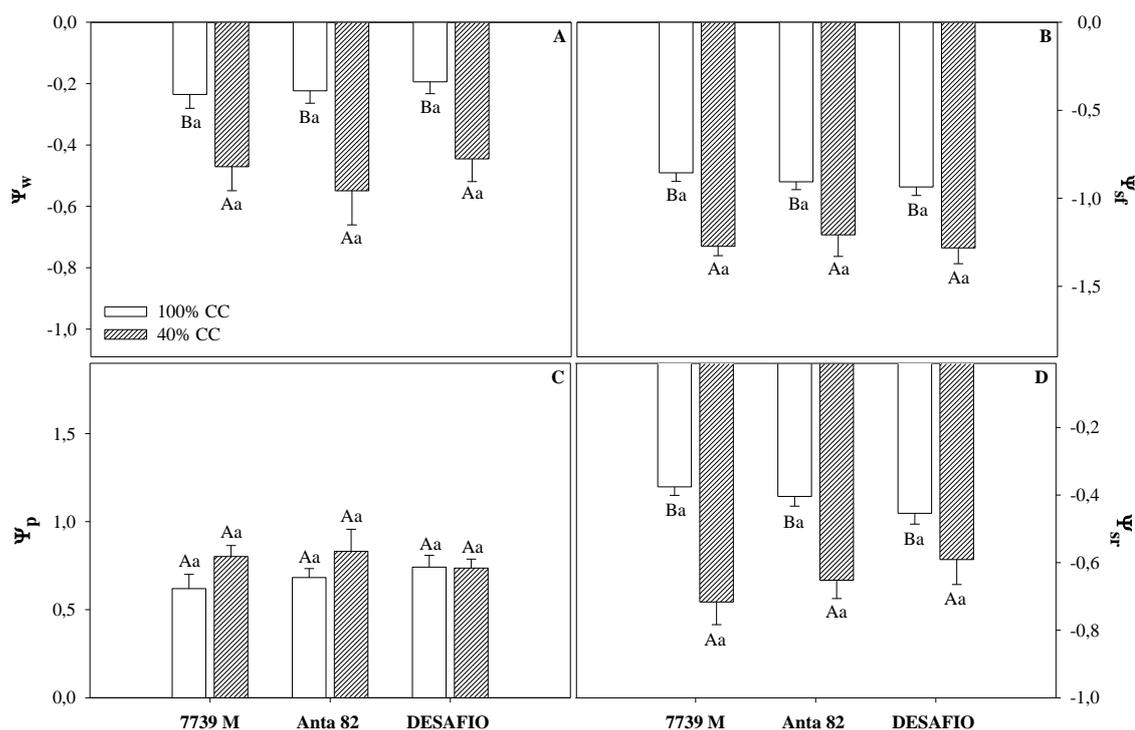


Figura 3. Potencial Hídrico antemanhã (Ψ_w), potencial osmótico foliar ($\Psi_{s\text{f}}$), potencial de pressão (Ψ_p) e potencial osmótico radicular ($\Psi_{s\text{r}}$) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

A temperatura foliar, avaliada com temperatura ambiente de 25 e 41 °C, não apresentou diferença entre cultivares e reposição hídrica (Figura 4A e 4B). A temperatura foliar das cultivares avaliadas mostrou valores médios de 4,1 °C acima da temperatura ambiente, no início da manhã (Figura 4A). No entanto, quando a temperatura alcançou 41 °C, observou-se temperatura foliar média foi de 3,6 °C abaixo da temperatura ambiente (Figura 4B).

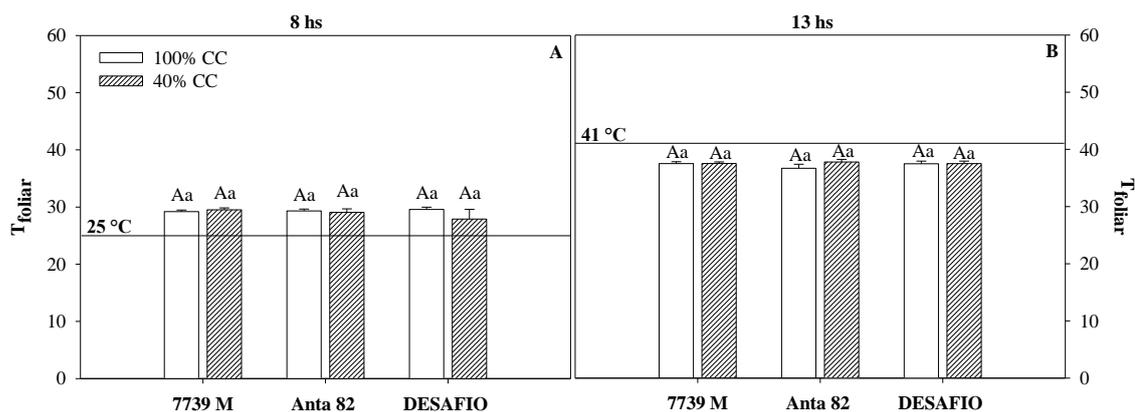


Figura 4. Temperatura foliar às 8 h (A) e às 13 h (B), sob exposição de 25 e 41 °C, respectivamente, em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Linhas horizontais representam temperatura média da câmara de crescimento (25 e 41 °C). Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

As trocas gasosas das cultivares avaliadas foram afetadas diferencialmente pela imposição dos estresses hídrico e térmico combinados. Apenas a cultivar 7739 M IPRO obteve redução significativa na taxa fotossintética (A , 27%), condutância estomática (g_s , 38%) e taxa transpiratória (E , 25%), sob déficit hídrico (Figura 5A, 5B, 5C). Não foi observada diferença, entre as cultivares sob deficiência hídrica, para A , g_s e E . As cultivares irrigadas (100% CC) 7739 M IPRO e Anta 82 apresentaram maiores valores para g_s e E , em relação à cultivar Desafio (Figura 5A, 5B, 5C). A concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a) se manteve estável, independente da cultivar e do regime hídrico (Figura 5D). A eficiência do uso da água (EUA) foi maior nas cultivares Anta 82 e Desafio em condições irrigadas e sob déficit hídrico (Figura 5E). A respiração das plantas de soja não diferiu entre as reposições hídricas e entre as cultivares sob

deficiência hídrica (Figura 5F). A cultivar 7739 M IPRO, no entanto, apresentou maiores valores de Rn em relação às cultivares irrigadas.

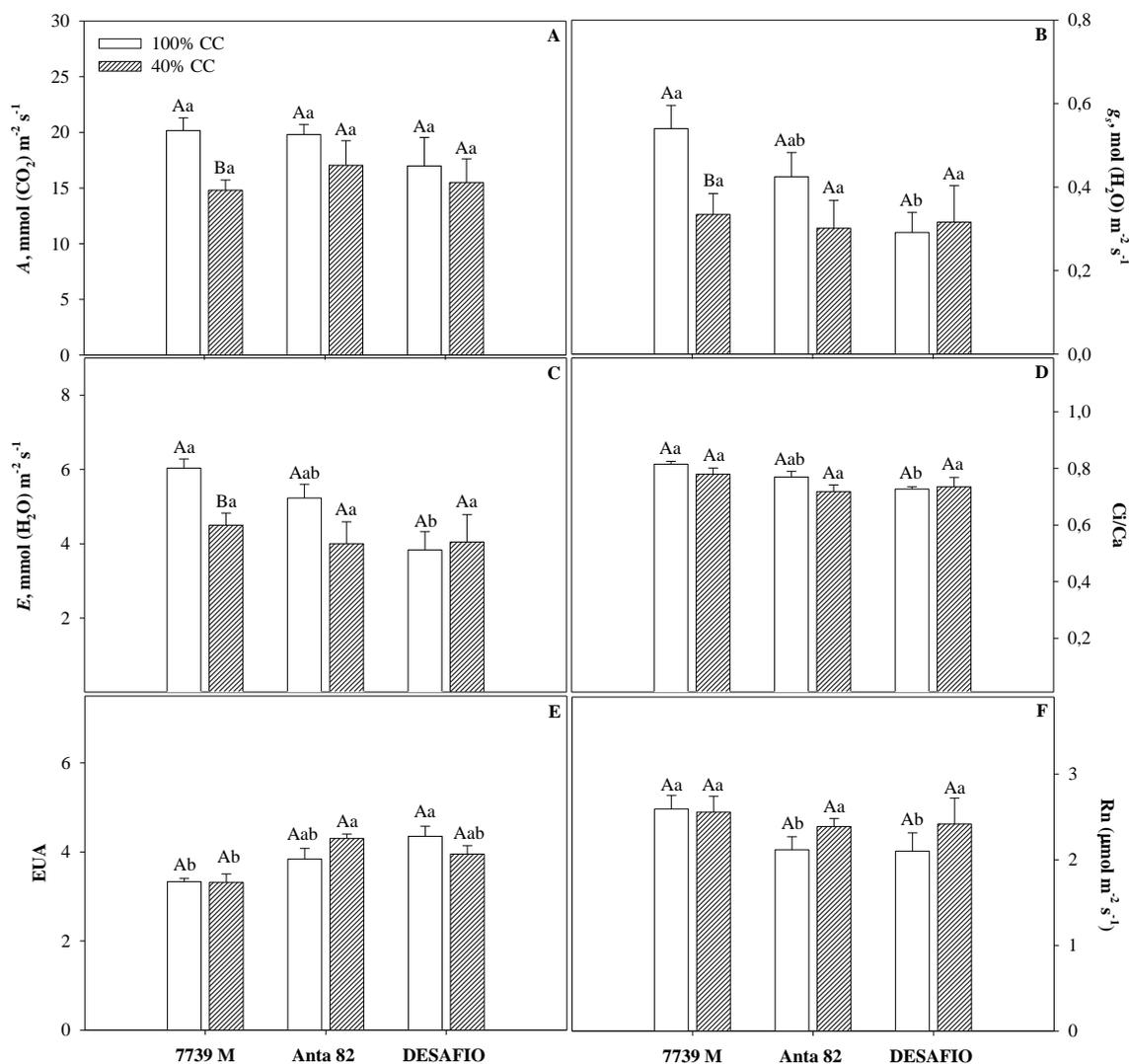


Figura 5. Taxa fotossintética (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa transpiratória (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), relação entre a concentração interna e externa de CO_2 (C_i/C_a), eficiência do uso da água (EUA) e taxa respiratória noturna (R_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

A eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) e a fluorescência inicial (F_0) não apresentaram diferenças entre as cultivares e a reposição hídrica (Figuras 6A, 6B e 7). A eficiência quântica efetiva do fotossistema II (Y_{II}) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) reduziram 18% para cultivar 7739 M IPRO e 9% para a cultivar Desafio sob deficiência hídrica, em relação ao respectivo controle (Figuras 6C,

6D e 7). Não houve diferença entre reposições hídricas para o rendimento quântico de dissipação não regulada (Y_{NO}) de energia do fotossistema II, todavia as cultivares 7739 M I PRO e Anta 82 apresentaram valores superiores considerando as plantas irrigadas (Figuras 6E e 7). O rendimento quântico de dissipação regulada (Y_{NPQ}) aumentou (24%) na cultivar 7739 M I PRO, sob déficit hídrico (Figuras 6F e 7).

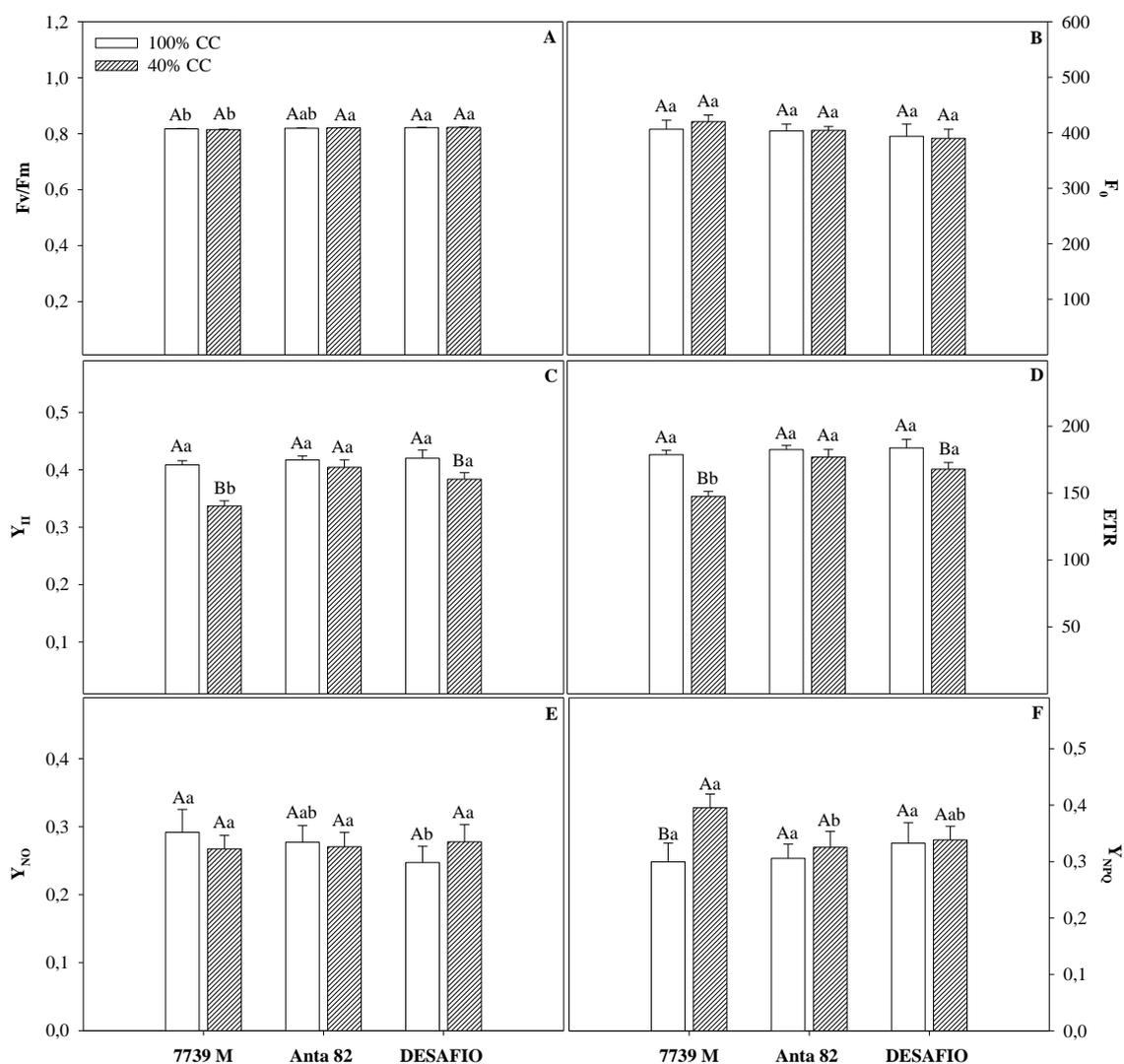


Figura 6. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (FSII, F_v/F_m), fluorescência inicial (F_0), rendimento quântico efetivo do FSII (Y_{II}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e rendimentos quântico de dissipação não regulada (Y_{NO}) e regulada (Y_{NPQ}) de energia do FSII em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por alta temperatura após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

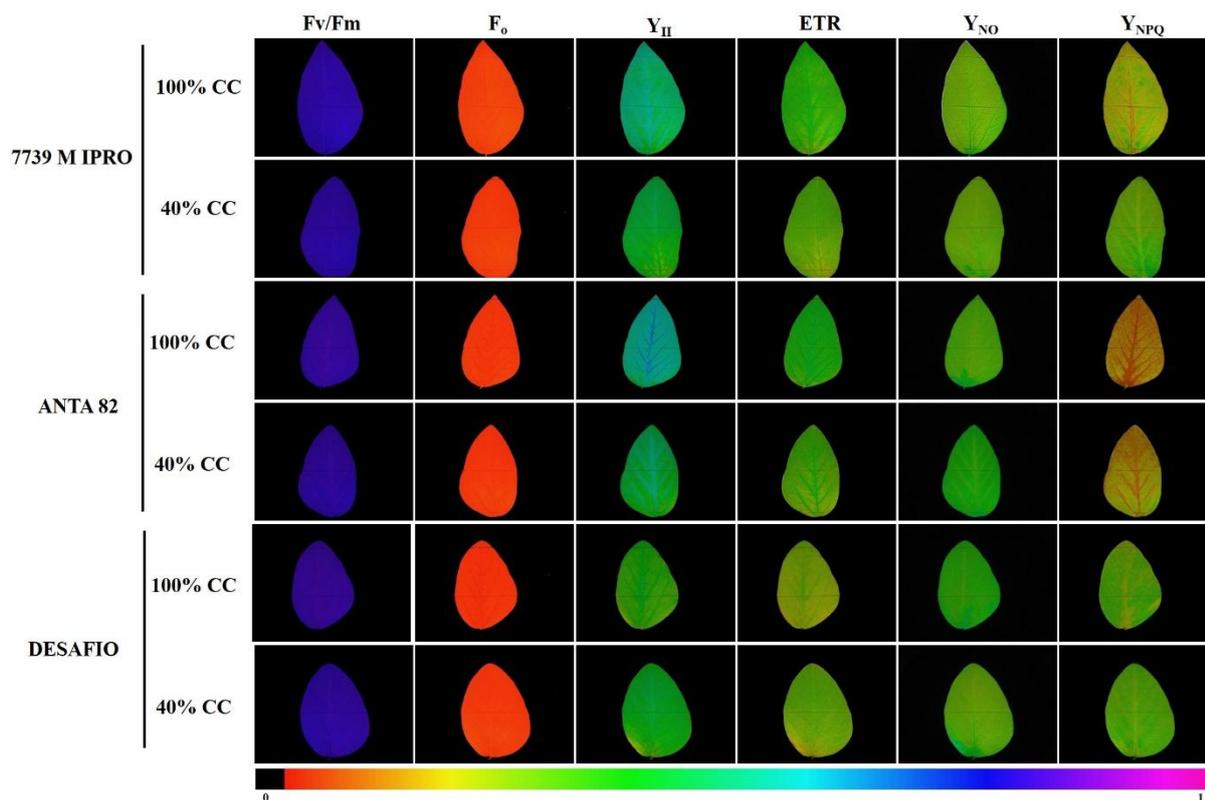


Figura 7. Imagem da fluorescência da clorofila *a* do rendimento quântico potencial do FSII (Fv/Fm), fluorescência inicial (F₀), rendimento quântico efetivo do FSII (Y_{II}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e rendimentos quântico de dissipação não regulada (Y_{NO}) e regulada (Y_{NPQ}) de energia do FSII em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por alta temperatura após 12 dias da imposição aos tratamentos.

A taxa total de transporte de elétrons através do FSII da fotossíntese e fotorrespiração (J_t) e os elétrons atribuídos às reações de carboxilação (J_c) reduziram 17% e 20%, respectivamente, na cultivar 7739 M IPRO, sob deficiência hídrica (Figura 8A e 8B). Os elétrons atribuídos às reações de oxigenase (J_o) e a taxa do CO₂ produzido pela fotorrespiração (R_I) reduziram 10% para as plantas da cultivar Desafio submetidas a 40% CC, em relação às irrigadas. As cultivares Anta 82 e Desafio apresentaram maiores valores de J_o e R_I nas plantas sob deficiência hídrica, em relação a cultivar 7739 M IPRO (Figura 8C e 8E). As cultivares 7739 M IPRO e Anta 82 apresentaram maiores valores da razão J_c/J_t quando irrigadas (Figura 8D). A razão R_I/A não diferiu para cultivares e entre as reposições hídricas (Figura 8F).

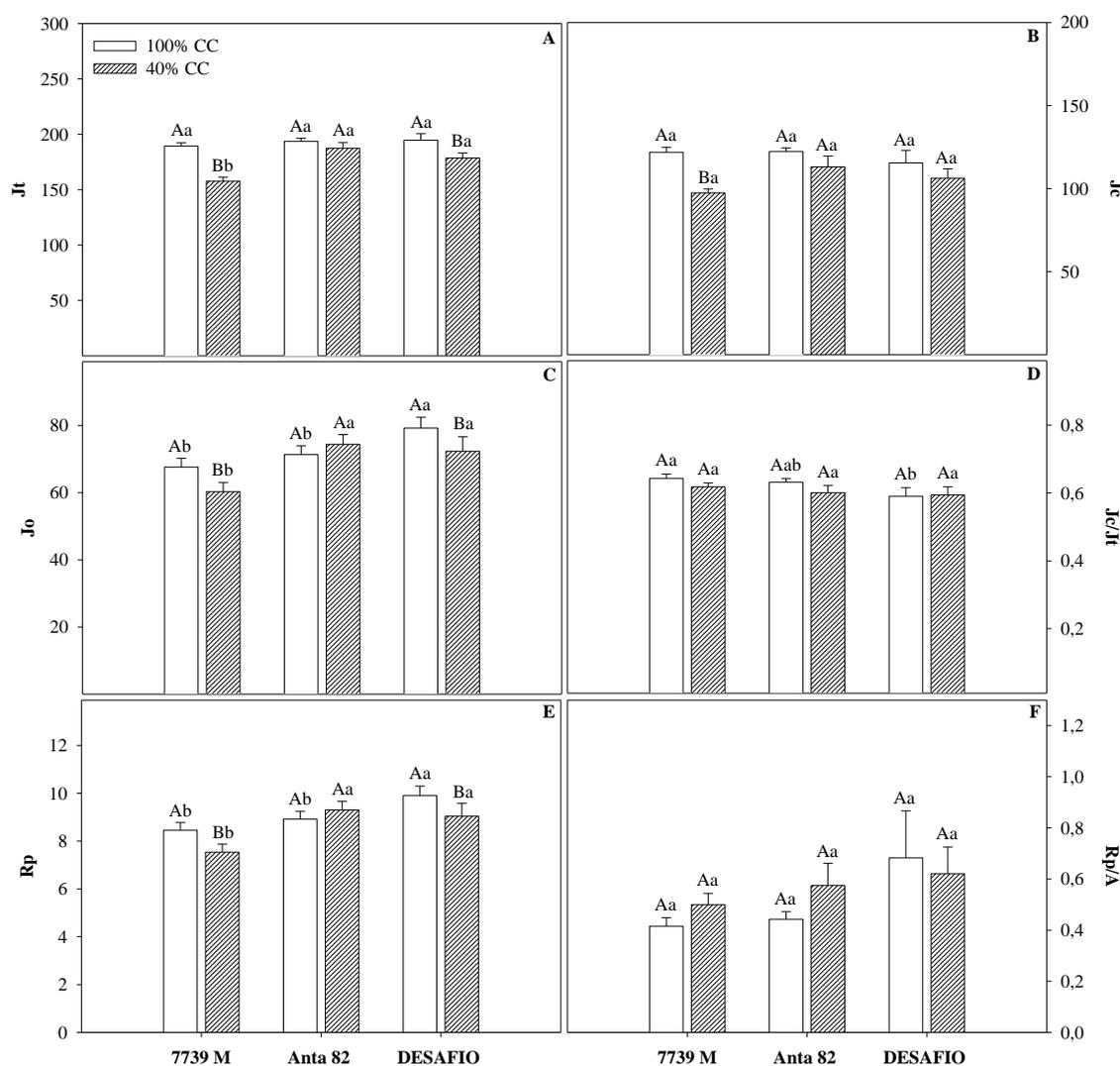


Figura 8. Taxa total de transporte de elétrons através do FSII da fotossíntese e fotorrespiração (J_t), elétrons atribuídos às reações de carboxilação (J_c) e oxigenase (J_o) da RuBP, razão J_c/J_t , taxa do CO_2 produzido pela fotorrespiração (R_p) e razão R_p/A em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

Os pigmentos fotossintéticos representados pelas clorofilas *a* e *b* e carotenoides não diferiram entre as reposições hídricas e entre as cultivares sob deficiência hídrica (Figura 9A-9D). Todavia observou-se valores superiores para a cultivar Desafio nesses parâmetros para as plantas irrigadas.

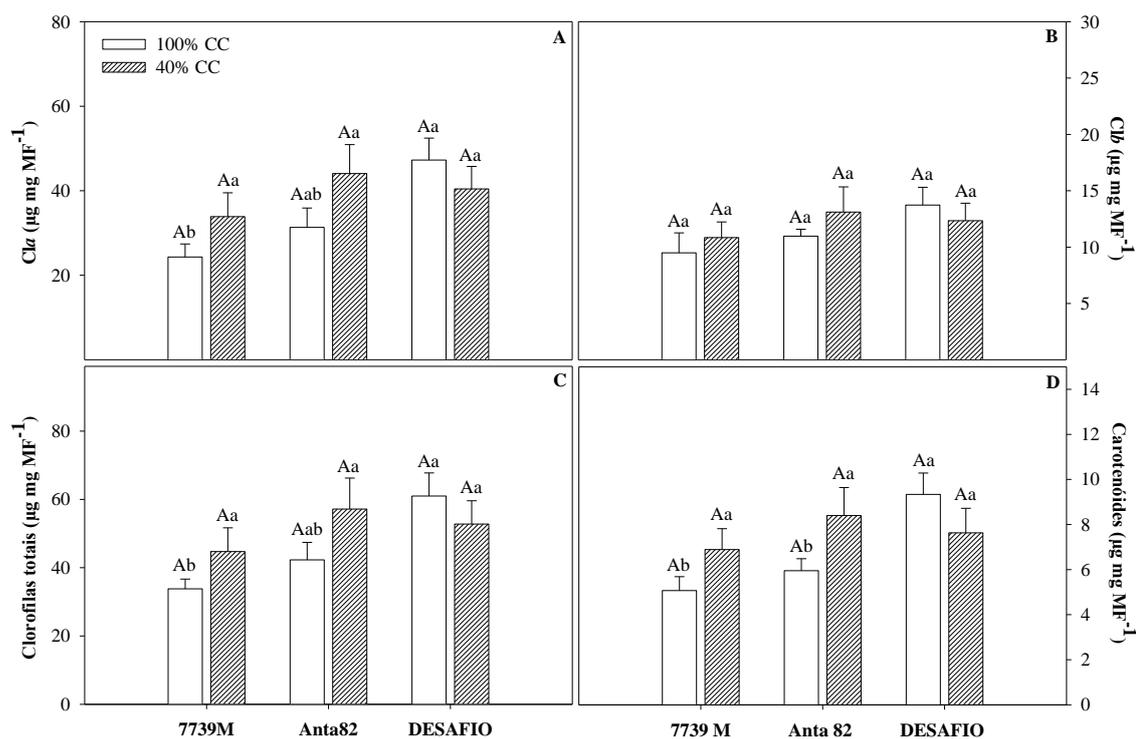


Figura 9. Concentração da clorofila *a* (Cl_a, µg mg MF⁻¹, A), Clorofila *b* (Cl_b, µg mg MF⁻¹, B), clorofilas totais (µg mg MF⁻¹, C) e carotenoides (µg mg MF⁻¹, D) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média ± EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

A taxa de extravasamento de eletrólitos (TLE) aumentou nas cultivares 7739 M IPRO (23%) e Desafio (22%) em plantas sob déficit hídrico (Figura 10). Porém, entre as cultivares, independente da reposição hídrica observou-se valores maiores de TLE para a cultivar 7739 M IPRO.

Os teores de açúcares solúveis totais (AST) e de açúcares não redutores (ANR) foram maiores na cultivar Anta 82, em relação às demais cultivares sob estresse combinado além de aumentar em 16% (AST) em relação à plantas irrigadas (Figura 11A e 11B). Sob estresse combinado, houve redução em AST (24%) e ANR (21%) para a cultivar Desafio, em relação às plantas irrigadas. A concentração de amino não diferiu para cultivares e entre as reposições hídricas (Figura 11C). A concentração de prolina, nas plantas irrigadas foi maior para a cultivar Desafio, porém quando submetida ao estresse combinado houve redução de 40% em relação às plantas irrigadas (Figura 11D).

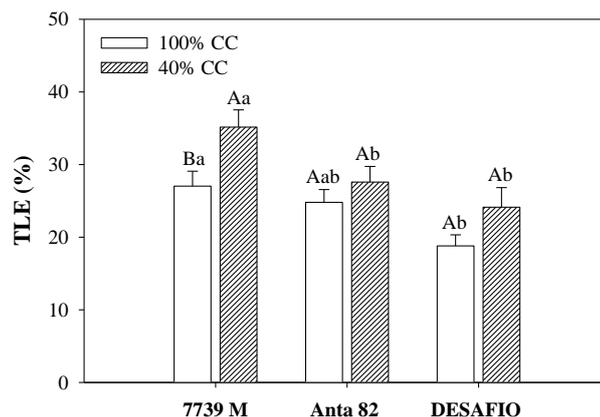


Figura 10. Taxa de liberação de eletrólitos (TLE, %) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

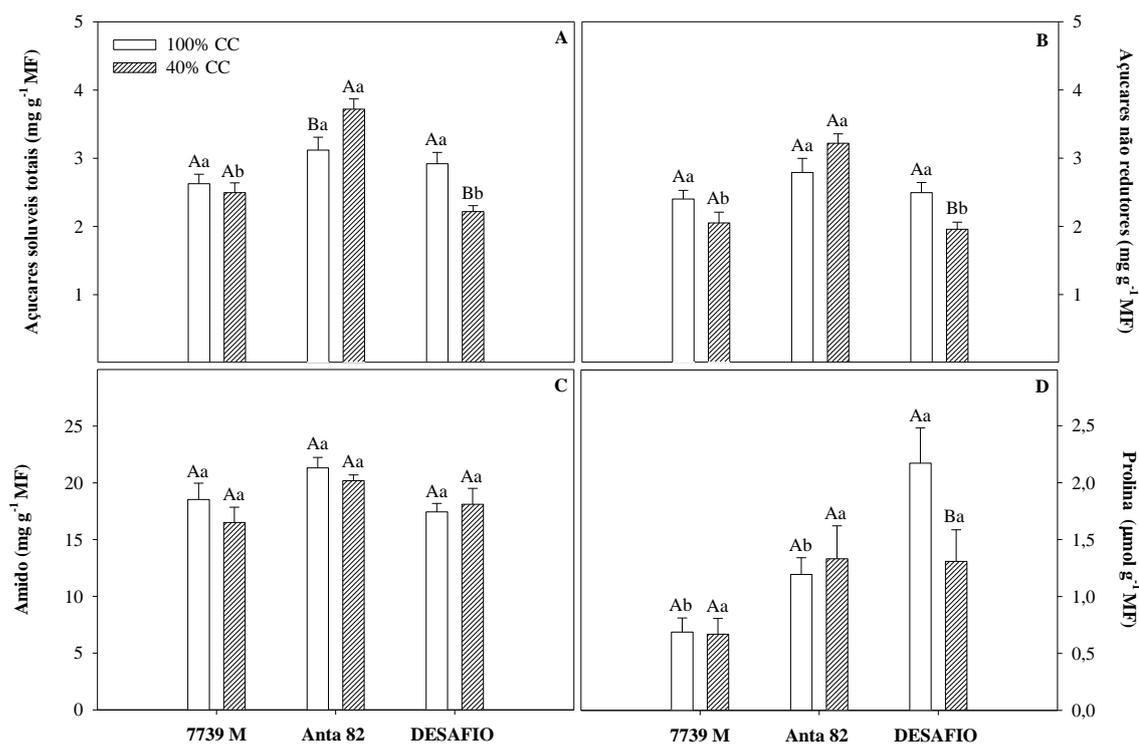


Figura 11. Açúcares solúveis totais (AST, mg g⁻¹ MF), Açúcares não redutores (ANR, mg g⁻¹ MF), Amido (mg g⁻¹ MF) e Prolina (μmol g⁻¹ MF) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média \pm EP ($n = 5$). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey ($P > 0,05$).

A cultivar 7739 M IPRO apresentou maior altura de plantas entre as plantas sob déficit hídrico (Figura 12A). A área foliar reduziu para as cultivares 7739 M IPRO (19%), Anta 82 (29%) e Desafio (14%) quando expostas ao déficit hídrico (Figura 12B). Já a área foliar específica aumentou nas cultivares 7739 M IPRO e Anta 82, em 22% e 29%, respectivamente (Figura 12D). Nestas mesmas cultivares houve redução de 39% e 51% para massa seca das folhas e do número de nós em 19 e 31 %, respectivamente (Figura 12C e 12E). Reduções na massa seca e no diâmetro do caule também foram observadas para as cultivares 7739 M IPRO, em 38 e 50%, e Anta 82, em 50 e 19%, respectivamente, sob deficiência hídrica (Figura 12F-G).

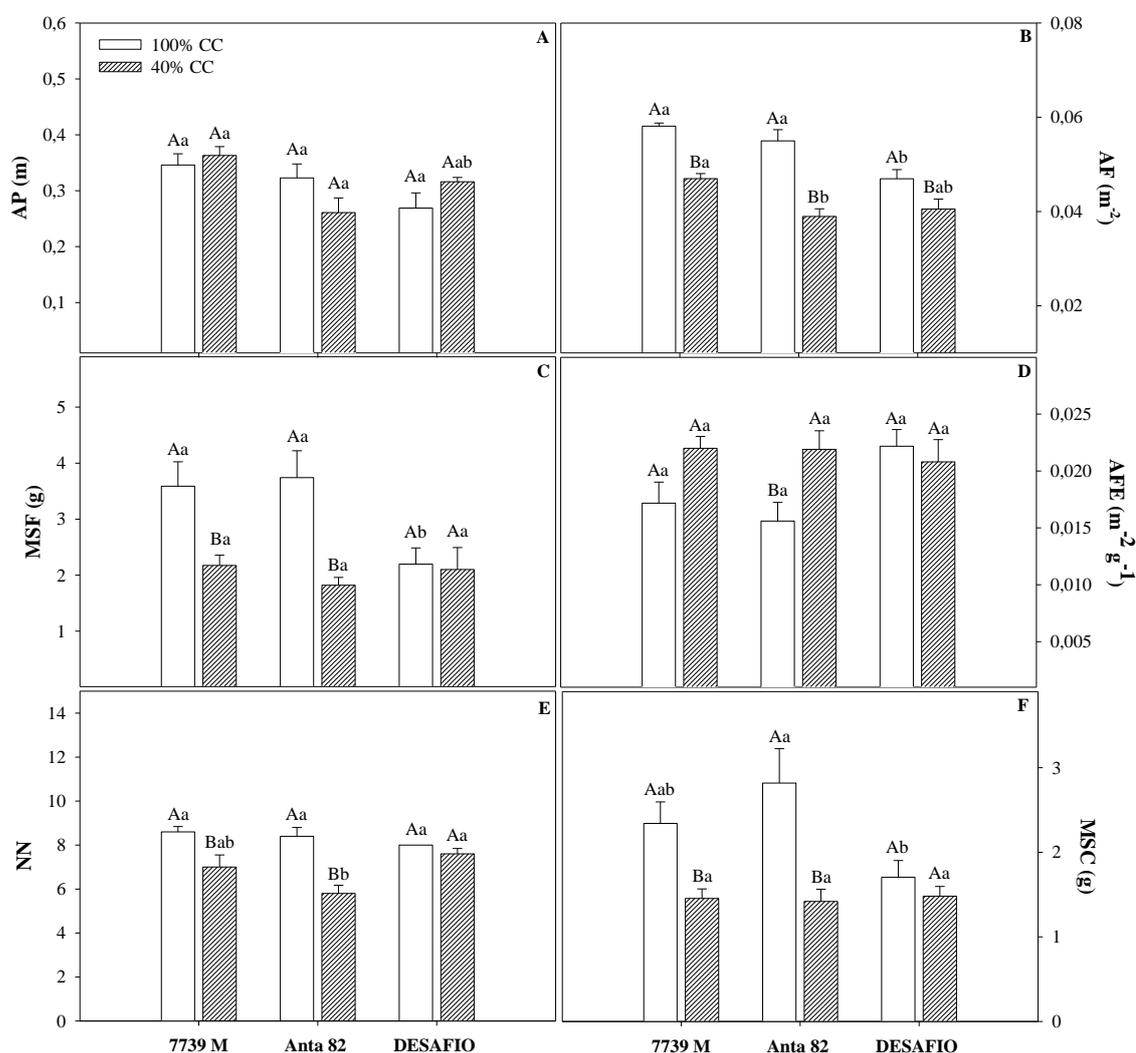


Figura 12. Altura de plantas (AP, m), área foliar (AF, m²), massa seca das folhas (MSF, g), área foliar específica (AFE, m² g⁻¹ MSF), número de nó (NN) e massa seca do caule (MSC, g) em plantas de soja irrigadas (100% CC) e sob déficit hídrico moderado (40% CC) combinados com estresse por altas temperaturas após 12 dias da imposição dos tratamentos. Barras representam média ± EP (*n* = 5). Médias seguidas da mesma letra, maiúsculas entre as reposições hídricas e minúscula entre as cultivares, não diferem entre si pelo teste Tukey (*P* > 0,05).

4. DISCUSSÃO

O comportamento da maquinaria fotossintética, em resposta aos estresses hídrico e térmico combinados, foi diferencial nas cultivares de soja avaliadas. A trocas gasosas foram alteradas de forma mais drástica na cultivar 7739 M IPRO, sob estresse combinado. A redução da A , g_s e E está possivelmente relacionada com alterações na eficiência carboxilativa da Rubisco, visto que houve manutenção da C_i/C_a e redução na J_c . O acúmulo de CO_2 na cavidade subestomática demonstra baixa eficiência carboxilativa da Rubisco, indicando alteração no Ciclo de Calvin. A diminuição da atividade, inativação ou desnaturação da ribulose-1,5-bisfosfato-carboxilase-oxigenase (Rubisco) tem sido sugerida como um dos fatores responsáveis pela diminuição da eficiência fotossintética em plantas, expostas à altas temperaturas (MARTHUR et al, 2014) e ao déficit hídrico (Silva et al., 2010; CARMO-SILVA et al, 2012). Essas alterações promovem, ainda, acúmulo de ATP e NADPH produzidos pela ATPase, na etapa fotoquímica da fotossíntese, afetando negativamente o transporte de elétrons cloroplastídico (GREER., 2015), como observado pelas reduções no Y_{II} e ETR na cultivar 7739 M IPRO exposta aos estresses combinado. ‘Em adição, a respiração tem-se sua importância na manutenção da planta, porém, na cultivar 7739 M IPRO a R_n apresentou maiores valores em relação as demais cultivares, contribuindo para menores taxas de assimilação de carbono no processo geral da fixação de CO_2 (TRIBUZY, 2005).

As diminuições da J_t e J_c , sem aumento do fluxo de elétrons atribuídos às reações de oxigenase (J_o) da RuBP e da taxa de CO_2 produzido pela fotorrespiração (R_p) nas cultivares 7739 M IPRO e Desafio sob estresse combinado, indicam ligação de elétrons a moléculas de O_2 molecular formando espécies reativas de oxigênio (EROs) que são prejudiciais as membranas celulares (APEL e HIRT, 2004; GILL e

TUTEJA, 2010). O aumento da taxa de extravasamento de eletrólitos (TLE) sobretudo para a cultivar 7739 M IPRO sob estresses combinado, sugerem que houve aumento da degradação de membranas celulares. Todavia esses danos não ocasionaram alterações na concentração de pigmentos fotossintetizantes e na eficiência de captação de energia pelo complexo antena, observada por meio da estabilidade dos valores de F_0 para todas as cultivares. Normalmente, o aumento em F_0 está associado com danos nos centros de reações ou na dissipação de energia via complexo antena (BOLHÀR-NORDENKAMPF et al., 1989; KUMAR et al., 2014). A estabilidade e manutenção dos pigmentos cloroplastídicos, e conseqüentemente do complexo antena, é requerida para melhor eficiência no processo fotossintético (DAMATA e RAMALHO, 2006), sobretudo sob condições de estresse. O indicativo de aumento da concentração de carotenoides, por outro lado, observado principalmente nas cultivares 7739 M IPRO e Anta 82 sob estresse combinado, tem sido descrito como mecanismo protetor do excesso de energia no fotossistema II. Isso ocorre uma vez que os carotenoides se ligam ao oxigênio singleto permitindo a transferência de energia de excitação (RAMEL et al., 2012; CARMODY et al., 2016), minimizando a produção de EROs.

Além dos pigmentos fotoprotetores, mecanismos de dissipação regulada (Y_{NPQ}), isto é, térmica, e não regulada (Y_{NO}) de energia, estão entre os mecanismos utilizados pelas plantas para evitar danos na maquinaria fotossintética quando expostas à estresse por déficit hídrico e temperaturas supraótima (HENDRICKSON et al., 2004; KRAMER et al., 2004). O aumento de Y_{NPQ} na cultivar 7739 M IPRO sob estresse combinado, indica que houve dissipação na forma de calor, isto é, não fotoquímica, na tentativa de evitar que com que os elétrons se ligasse ao oxigênio molecular formando EROs, e, consecutivamente, evitando possível fotoinibição. Segundo Hetherington et al (1998), a dissipação térmica está relacionada à acidificação do lúmem dos tilacoides. Essa acidificação impulsiona a conversão de violaxantina em zeaxantina no ciclo da xantofilas, que é uma das responsáveis pela dissipação de energia na forma de calor no FSII (DEMMING-ADAMS et al., 1996). A dissipação de energia não regulada auxilia na proteção contra o excesso de energia luminosa absorvida (KLUGHAMMER e SCHREIBER, 2008). As dissipações alternativas de energia, no entanto, são mecanismos protetores utilizados como primeira linha de defesa das plantas, denominados mecanismos de supressão (KRAMER et al., 2004). O aumento em Y_{NPQ} , na cultivar 7739 M IPRO sob estresse combinado, e a estabilidade de Y_{NO} em todas as

cultivares sugerem que esses mecanismos são dinâmicos nas plantas e dependem da severidade do estresse.

Os dados de temperatura foliar mensurados a 41°C demonstram média de 3,6°C abaixo da temperatura ambiente, indicando que a planta promoveu mecanismos de refrigeração foliar. Uma resposta comum em plantas sob altas temperaturas e irrigadas, é a abertura estomática para regulação da temperatura por meio da transpiração foliar (MATHUR et al, 2014), possivelmente durante momentos de temperatura supraótima houve alta taxa transpiratória. Esta regulação tem como objetivo manter a faixa ideal de temperatura para os processos metabólicos, como a fotossíntese, além de prevenir danos causados às células por meio do calor, tais como desnaturação das enzimas (CHAVES et al, 2016). O mecanismo de refrigeração foliar está associado a uma das estratégias utilizadas pelas cultivares de soja neste estudo para minimizar danos em função da alta temperaturas. O aumento da condutância estomática para promoção do resfriamento foliar promove também maior entrada de CO₂. Segundo Mathur et al (2014), o fato das plantas manterem a absorção de CO₂ e, conseqüentemente, a taxa fotossintética sob elevadas temperaturas, está vinculado a uma das possíveis estratégias de termotolerância. Em busca por cultivares tolerantes é recomendável que plantas consigam manter sua taxa fotossintética alta sob estresse combinado, como observado, principalmente, na cultivar Desafio. Em adição, em cultivares tolerantes é desejável a manutenção de maiores valores na eficiência do uso da água (EUA), como observado nas cultivares Anta 82 e Desafio sob estresse combinado. O fechamento parcial dos estômatos permitiu maior EUA. Em condições de campo, plantas com baixa EUA poderá levar ao esgotamento hídrico do solo acarretando em severos danos, como levar ao ponto de murcha permanente e conseqüentemente a morte da planta (HAN et al, 2016; MCKENZIE-GOSPSILL et al, 2016).

A manutenção hídrica das plantas foi possibilitada, ainda, pelo ajustamento osmótico. A diminuição do $\Psi_{S \text{ foliar}}$ e $\Psi_{S \text{ radicular}}$ sob estresse combinado é indicativo de ajustamento osmótico nas cultivares, na tentativa de manter a força de turgor por meio de alto Ψ_w . O ajuste osmótico é importante para não paralisar a absorção de água, além de impedir a perda de água para o solo e manter os estômatos parcialmente abertos garantindo a assimilação de CO₂, e, conseqüentemente, o seu crescimento (ARAÚJO e DEMINICIS, 2009; MONTEIRO et al., 2014). Dentre os osmólitos compatíveis, a

prolina tem sido descrita por aliviar o estresse hídrico (DÍAZ et al., 2005). Sob condições de altas temperaturas, no entanto, a prolina constitui em substância tóxica, fazendo com que a planta acumule maiores concentrações de açúcares, em especial a sacarose, como osmorregulador (RIZHSKY et al., 2004). No entanto, a diminuição de AST, ANR e prolina, observada neste estudo na cultivar Desafio, sob estresse combinado, sugere que esta cultivar utiliza outros compostos osmorreguladores não constatados aqui neste estudo. Fato este também observado pela manutenção do potencial de pressão nas folhas, que permitiu que a manutenção da alta condutância estomática e, conseqüentemente da fixação de carbono na cultivar Desafio, indicando maior tolerância aos estresses combinados. Já na cultivar Anta 82 observou-se acúmulo de AST sob estresse combinado, demonstrando mecanismo diferencial de osmorregularidade em relação à cultivar Desafio. Porém, mesmo mantendo taxas de assimilação de CO₂ e eficiência fotoquímica semelhante às plantas irrigadas, está cultivar não demonstrou eficiência na osmorregularidade, visto que houve significativas reduções nas características de crescimento, e poderia acarretar significativas reduções em parâmetros de produção.

O número de nós (NN) reflete diretamente na produtividade, visto que são regiões na planta em que são emitidas novas vagens (MUNDSTOCK e THOMAS, 2005). A cultivar Desafio sob estresse combinado apresentou maior estabilidade no NN indicando maior segurança produção, em razão de manter esse componente de produção sem alteração (ARRUDA et al., 2015). O aumento da AFE, sob condições de déficit hídrico, foi diretamente associado aos menores incrementos da MSF. Isso sugere maior alocação de biomassa em outros órgãos, possivelmente nas raízes. Essa alocação de biomassa para raiz está ligada como uma das estratégias adaptativas das plantas à deficiência hídrica (ZILIO, 2014). Dentre as cultivares avaliadas, a Desafio não apresentou variação nesta característica, assim como MSC e MSF em estresse combinado, demonstrando possível potencial produtivo sob estas condições estressantes. Associado à manutenção das trocas gasosas, esta cultivar demonstrou ter dupla tolerância. Por outro lado, a cultivar 7739 M IPRO, com maiores reduções nas taxas fotossintéticas e limitações no crescimento, demonstrou ser sensível aos estresses hídrico e térmico combinados. As características morfofisiológicas avaliadas foram importantes para o entendimento das respostas de plantas de soja à combinação de

estresse como déficit hídrico e temperaturas supraótima e assim contribuir na seleção de cultivares tolerantes.

5. CONCLUSÕES

1. Sob condições de temperatura alta e ausência de déficit hídrico, por meio da análise conjunta dos dados, constatou-se o melhor desempenho das cultivares 7739 M IPRO e Anta 82 em relação à cultivar Desafio;
2. Sob condições combinadas de temperatura alta e déficit hídrico a cultivar Desafio demonstra maior estabilidade fisiológica e nas medidas biométricas com potencial para ser caracterizada com dupla tolerância a estes estresses;
3. Características fisiológicas como trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, fotorrespiração e TLE são bons indicadores na seleção de cultivares de soja tolerantes ao déficit hídrico combinado com temperatura elevada.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v.55, p.373-399, 2004.

ARAÚJO, S, A.C.; DEMINICIS, B.B. Fotoinibição da Fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, v.7, n.4, p.463-472, 2009.

ARMADA, E.; AZCÓN, R.; LÓPEZ-CASTILHO, O.M.; CALVO-POLANCO, M.; RUIZ-LOZANO, J.M. Autochthonous arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus thuringiensis* from a degraded Mediterranean area can be used to improve physiological traits and performance of a plant of agronomic interest under drought conditions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.90, p.64-74, 2015.

ARRUDA, I.M.; MODA-CIRINO, V.; BURATTO, J.S.; FERREIRA, J.M. Crescimento e produtividade de cultivares e linhagens de amendoim submetidas a déficit hídrico. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v.45, p.146-154, 2015.

ASHRAF, M.; HARRIS, P, J.C. Photosynthesis under stressful environments: Na overview. **Photosynthetica**, v.51, n.2, p.163-190, 2013.

BAI, J.; XU, DH.; KANG, HM.; CHEN, K.; WAMG, G. Photoprotective function of photorespiration in *Reaumuria soongorica* during different levels of drought stress in natural high irradiance. **Photosynthetica**, v.46, p.232-237, 2008.

BILGER, W.; SCHREIBER, U. & BOCK, M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, v.102, p.425-432, 1995.

BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P.; BAKER, N.R.; LECHNER, E.G. Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation. **Functional Ecology**, v.3, n.4, p.497-514, 1988.

CARMODY, M.; WASZCZAK, C.; IDÄNHEIMO, N.; SAARINEN, T.; KANGASJÄRVI, J. ROS signalling in a destabilised world: A molecular understanding of climate change. **Journal of Plant Physiology**, v.203, p.69-83, 2016.

CARMO-SILVA, A.E.; GORE, M.A.; ANDRADE-SANCHEZ, P.; FRENCH, A.N.; HUNSAKER, D.J.; SALVUCCI, M.E. Decreased CO₂ availability and inactivation of Rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field. **Environmental and Experimental Botany**, v.83, p.1-11, 2012.

CHAVES, M.M.; COSTA, J.M.; ZARROUK, O.; PINHEIRO, C.; LOPES, C.M.; PEREIRA, J.S. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions—The dilemma of saving water or being cool?. **Plant Science**, v.251, p.54-64, 2016.

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, p.551-560, 2009.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). Acompanhamento da safra brasileira grãos. **Acomp. Safra bras. Grãos - Safra 2014/15**, Brasília, v.2, n.12, p.1-134, 2015.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). Acompanhamento da safra brasileira grãos. **Acomp. Safra bras. Grãos - Safra 2015/16**, Brasília, v.3, n.9, p.1-174, 2016.

CVIKROVÁ, M.; GEMPERLOVÁ, L.; MARTINCOVÁ, O.; VANKOVÁ, R. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.73, p.7-15, 2013.

DAMATTA, F.M.; RAMALHO, J.C. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.18, n.1, p.55-81, 2006.

DEMMING-ADAMS, B.; ADAMS III, W.W.; BARKER, D.H.; LOGAN, B.A.; BOWLING, D.R.; VERHOEVEN, A.S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Physiologia Plantarum**, v.98, p.253-264, 1996.

DÍAZ, P.; BORSANI, O.; MÁRQUEZ, A.; MONZA, J. Osmotically induced proline accumulation in *Lotus corniculatus* leaves is affected by light and nitrogen source. **Plant Growth Regulation**, v.45, p.223-232, 2005.

DING, L.; GAO, C.; LI, Y.; ZHU, Y.; XU, G.; SHEN, Q.; KALDENHOFF, R.; KAI, L.; GUO, S. The enhanced drought tolerance of rice plants under ammonium is related to aquaporin (AQP). **Plant Science**, v.234, p.14-21, 2015.

DU, W.; WANG, M.; FU, S.; YU, D. Mapping QTLs for seed yield and drought susceptibility index in soybean (*Glycine max* L.) across different environments. **Journal of Genetics and Genomics**, v.36, p.721-731, 2009.

EHLERINGER, J. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. **Oecologia**, v.102, p.366-370, 1981.

EPRON, D.; GODARD, D.; CORNIC, G.; GENTY, B. Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistances to CO₂ transfer in the leaves of two tree species

(*Fagus sylvatica* L. & *Castanea sativa* Mill.). **Plant, Cell and Environment**, n.18, p.43-51, 1995.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E. Stages of soybean development. **Ames: Iowa State University of Science and Technology**, v.80, p.1-12, 1977.

FERNANDES, F.B.P.; LACERDA, C.F.; ANDRADE, E.M.; NEVES, A.L.R.; SOUSA, C.H.C. Effect of soil management on water deficit, gas exchange and cowpea yield in the semi-arid region. **Revista Ciência Agrônômica**, v.46, n.3, p.506-5015, 2015.

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

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, p.909-930, 2010.

GONDIM, T. M.S.; CAVALCANTE, L.F.; BELTÃO, N. E.M. Aquecimento global: Salinidade e consequências no comportamento vegetal. **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fribosas**, v.14, p.37-54, 2010.

GREER, D.H. Temperature-dependent responses of the photosynthetic and chlorophyll fluorescence attributes of apple (*Malus domestica*) leaves during a sustained high temperature event. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.97, p.139-146, 2015.

HAN, J.; MENG, H.; WANG, S.; JIANG, C.; LIU, F.; ZHANG, W.; ZHANG, Y. Variability of mesophyll conductance and its relationship with water use efficiency in cotton leaves under drought pretreatment. **Journal of Plant Physiology**, v.194, p.61-71, 2016.

HARSH, A.; SHARMA, Y.K.; JOSHI, U.; RAMPURIA, S.; SINGH, G.; KUMAR, S.; SHARMA, R. Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). **Annals of Agricultural Science**, v.61, p.57-64, 2004.

HENDRICKSON, L.; FURBANK, R. T.; CHOW, W. S. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. **Photosynthesis Research**, v.82, p.73-81, 2004.

HETHERINGTON, S.; SMILLIE, R.M. DAVIES, W.J. Photosynthetic activities of vegetative and fruiting tissues of tomato. **Journal of Experimental Botany**, v.49, n.324, p.1173-1181, 1998.

KHAN, M.N.; KOMATSU, S. Proteomic analysis of soybean root including hypocotyl during recovery from drought stress. **Journal of Proteomics**, v.144, p.39-50, 2016.

KLUGHAMMER, C.; SCHREIBER, U. 2008. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the saturation pulse method. **PAM Application Notes** 1, 27–35.

KRAMER, D. M.; JHONSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G. E. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. **Photosynthesis Research**, v.79, p.209-218, 2004.

KUMAR, K.S.; DAHMS, H.; LEE, J.; KIM, H.; LEE, W.C.; SHIN, K. Algal photosynthetic responses to toxic metals and herbicides assessed by chlorophyll a fluorescence. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.104, p.51-71, 2014.

LAISK, A.; LORETO, F. Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. **Plant Physiology**, v. 110, p.903-912, 1996.

LARCHER, W. 1983. *Physiological Plant Ecology*. Berlin, 513p, 1983.

LI, Y.F.; WU, Y.; HERNANDEZ-ESPINOSA, N.; PENÑ, R.J. Heat and drought stress on durum wheat: Responses of genotypes, yield, and quality parameters. **Journal of Cereal Science**, v.57, p.398-404, 2013.

LUBOVSKÁ, Z.; DOBRÁ, J.; STORCHOVÁ, H.; WILHELMOVÁ, N.; VANKIVÁ, R. *Cytokinin oxidase/dehydrogenase* overexpression modifies antioxidant defense against heat, drought and their combination in *Nicotiana tabacum* plant. **Journal of Plant Physiology**, v.171, p.1625-1633, 2014.

MARCUZZO, F, F.N.; CARDOSO, M, R.D.; FARIA, T.G. Chuvas no cerrado da região centro-oeste do Brasil: análise histórica e tendência futura. **Ateliê Geográfico**, v.6, n.2, p.112-130, 2012.

MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: Response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v.137, p.116-126, 2014.

MCKENZIE-GOPSILL, A.G.; LUKENS, L.; LEE, E.; SWANTON, C.J. Does the presence of neighbouring weeds alter the expression of adaptive plasticity to subsequent drought stress in soybean?. **Field Crops Research**, v.192, p.144-153, 2016.

MELIS, A.; SPANGFORT, M.; ANDERSSON, B. Light-absorption and electron-transport balance between photosystem II and photosystem I in spinach chloroplasts. **Photochemistry and Photobiology**, v.45, p.129-136, 1987.

MESSINGER, S.M.; BUCKLEY, T.N.; MOTT, K.A. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO₂. **Plant Physiology**, v.140, p.771-778, 2006.

Ministério do Ambiente e do Ordenamento do Território (MAOT). **Programa Nacional para o Uso Eficiente da Água**. Lisboa, 2001. 206p.

MONTEIRO, J.G.; CRUZ, F, J.R.; NARDIN, M.B.; SANTOS, D, M.M. Crescimento e conteúdo de prolina em plântulas de guandu submetidas a estresse osmótico e à putrescina exógena. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.49, n.1, p.18-25, 2014.

MOREIRA, M.G. Soja – Análise de conjuntura agropecuária. **DERAL**, v.41, p.3313-4035, 2012.

MUNDSTOCK, C.M.; THOMAS, A.L. **Soja - Fatores que afetam o crescimento e o rendimento de grãos**. Porto Alegre: Iglu, 2005. 31p.

NANKISHORE, A.; FARRELL, A.D. The response of contrasting tomato genotypes to combined heat and drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v.202, p.75-82, 2016.

OXBOROUGH, K.; BAKER, N.R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components – calculation of qP and Fv'/Fm' without measuring Fo' . **Photosynthesis Research**, v.54, p.135-142, 1997.

PIMENTEL, C.; SARR, B.; DIOUF, O.; ABOUD, A.C.S.; MACAULEY, H. R. Tolerância protoplasmática foliar à seca, em dois genótipos de caupi cultivados em campo. **Revista Universidade Rural Série Ciências da Vida**, v.22, p.07-14, 2002.

PING, M.A.; TUAN-HUI, B, A.I.; FENG-WANG, M.A. Effects of progressive drought on photosynthesis and partitioning of absorbed light in apple trees. **Journal of Integrative Agriculture**, v.14, n.4, p.681-690, 2015.

PINTÓ-MARIJUAN, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. **Trends in Plant Science**, v.18, n.12, 2013.

PRADHAN, G.P.; PRASAD, P, V.V.; FRITZ, A.K.; KIRKHAM, M.B.; GILL, B.S. Effects of drought and high temperature stress on synthetic hexaploid wheat. **F. Plant Biology**, v.39, p.190-198, 2012.

QU, L.; CHEN, J.; DONG, G.; JIANG, S.; LI, L.; GUO, J.; SHAO, C. Heat waves reduce ecosystem carbon sink strength in a Eurasian meadow steppe. **Environmental Research**, v.144, p.39-48, 2016.

RAMEL, F.; BIRTIC, S.; CUINE, S. P.; TRIANTAPHYLIDES, C.; RAVANAT, J.; HAVAUX, M. Chemical Quenching of Singlet Oxygen by Carotenoids in Plants. **Plant Physiology**, v.158, p.1267-1278, 2012.

RISTIC, Z.; BUKOVNIK, U.; PRASAD, V. Correlation between heat stability of thylakoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress. **Crop Science**, v.47, p.2067-2073, 2007.

RIZHISKY, L.; LIANG, H.; SHUMAN, J.; SHULAEV, V.; DAVLETOVA, S.; MITTLER, R. When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. **Crop Science**, v.134, p.1683-1696, 2004.

RONEN, R.; GALUN, M. Pigment extraction from lichens with demithyi, sulfoxide (DMSO) and estimation of chlorophyll degradation. **Environmental and Experimental Botany**, v.24, p.239-245, 1984.

ROZA, F. A. **Alterações morfofisiológica e eficiência de uso da água em plantas de *Jatropha curcas* L. submetidas à deficiência hídrica.** 2010. 67 f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) apresentada a Universidade Estadual de Santa Cruz – Ilhéus, 2010.

SILVA, E.N. FERREIRA-SILVA, S.L.; VIÉGAS, R.A.; SILVEIRA, J.A. The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. **Environmental and Experimental Botany**, v.69, p.279-285, 2010.

TRIBUZY, E.S. **Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na amazônia central.** 2005. 84f. Tese (PPG em Ecologia de Agroecossistemas) apresentada a Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, 2005.

VALENTINI, R.; EPRON, D.; DE ANGELIS, P.; MATTEUCCI, G.; DREYER, E. In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell and Environment**, v.18, p.631-640, 1995.

VASQUEZ-TELLO, A.Y.; ZUILY-FODIL, A.T.; PHAM THI, J.; VIEIRA, S. Electrolyte and Pi leakages and soluble sugar content as physiological tests for screening resistance to water stress in *Phaseolus* and *Vigna* species. **Journal of Experimental Botany**, v.41, p.827-832, 1990.

VERSLUES, P.E.; JUENGER, T.E. Drought, metabolites, and Arabidopsis natural variation: a promising combination for understanding adaptation to water-limited environments. **Plant Biology**, v.14, p.240-245, 2011.

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 Plant Physiology**, v.144, n.3, p.307-313, 1994.

WU, S.; HU, C.; TAN, Q.; NIE, Z.; SUN X. Effects of molybdenum on water utilization, antioxidative defense system and osmotic-adjustment ability in winter wheat (*Triticum aestivum*) under drought stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.83, p.365-374, 2014.

ZHANG, T.; LIN, X.; SASSENATH, G.F. Current irrigation practices in the central United States reduce drought and extreme heat impacts for maize and soybean, but not for wheat. **Science of the Environment**, v.508, p.331-342, 2015.

ZILIO, M. **Crescimento e partição de biomassa de cultivares de soja submetida à restrição hídrica em diferentes estádios fenológicos**. 2014. 193f. Dissertação (PPG em Produção Vegetal) apresentada a Universidade do Estado de Santa Catarina - Lages, 2014.

ZUO, J.; PULLEN, S.; PALMER, J.; BENNETTS, H.; CHILESHE, N.; MA, T. Impacts of heat waves and corresponding measures: a review. **Journal of Cleaner Production**, v.92, p.1-12, 2015.