

CARLOS SEBASTIÃO MACHADO JÚNIOR

DÉFICIT HÍDRICO EM TIPOS DE CRESCIMENTO DA SOJA

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia – Mestrado, área de concentração em Fitotecnia, para obtenção do título de “Mestre”.

Orientador

Prof. Dr. Cláudio Ricardo da Silva

UBERLÂNDIA

MINAS GERAIS – BRASIL

2015

CARLOS SEBASTIÃO MACHADO JÚNIOR

DÉFICIT HÍDRICO EM TIPOS DE CRESCIMENTO DA SOJA

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia – Mestrado, área de concentração em Fitotecnia, para obtenção do título de “Mestre”.

APROVADA em 23 de Fevereiro de 2015

Prof. Dr. Roberto Terumi Atarassi

UFU

Profa. Dra. Maria Cristina Sanchez

UFU

Dr. Ivandro Bertan

Syngenta

Prof. Dr. Cláudio Ricardo da Silva

ICIAG-UFU

(Orientador)

UBERLÂNDIA

MINAS GERAIS – BRASIL

2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

M149d Machado Júnior, Carlos Sebastião, 1983-
2015 Déficit hídrico em tipos de crescimento da soja / Carlos Sebastião
Machado Júnior. - 2015.
56 f. : il.

Orientador: Cláudio Ricardo da Silva.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Agronomia.
Inclui bibliografia.

1. Agronomia - Teses. 2. Soja - Teses. 3. Fisiologia - Teses. 4.
Clorofila - Teses. I. Silva, Cláudio Ricardo da. II. Universidade Federal
de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. III. Título.

CDU: 631

AGRADECIMENTOS

Sou grato à todos os colegas da pós-graduação em agronomia da UFU, por terem sido bons companheiros e por ajudar nas horas necessárias; à própria UFU, por ter me aceito como pós-graduando; à Capes, pelo fornecimento da bolsa; à todos os professores do Instituto de Ciências Agrárias e à minha família pelo suporte emocional e moral.

SUMÁRIO

RESUMO.....	iii
ABSTRACT.....	iv
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1 Tipos de crescimento e sua influência nas características agronômicas.....	3
2.2 Déficit hídrico na soja.....	4
2.3 Respostas fisiológicas da soja em relação ao déficit hídrico.....	7
2.4 Características de uma planta tolerante ao déficit hídrico.....	10
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3.1 Área experimental.....	13
3.2 Tratamentos.....	17
3.3 Avaliações.....	18
3.3.1 Trocas gasosas.....	18
3.3.2 Potencial hídrico do xilema.....	19
3.3.3 Índice de clorofila.....	20
3.3.4 Medidas de fluorescência da clorofila das folhas.....	20
3.3.5 Massa seca.....	22
3.4 Análises estatísticas.....	22
4 RESULTADOS.....	23
4.1 Condições ambientais no interior da casa de vegetação.....	23
4.2 Trocas gasosas e potencial de água no xilema.....	24
4.2.1 Assimilação de CO ₂ (A).....	24
4.2.2 Condutância Estomática (gs).....	26
4.2.3 Transpiração (E).....	27
4.2.4 CO ₂ interno (Ci).....	28

4.2.5 Eficiência do uso da água (EUA).....	29
4.2.6 Potencial hídrico do xilema (Ψ).....	30
4.3 Índice de clorofila e Fluorescência da clorofila “a” das folhas.....	28
4.3.1 Índice de clorofila.....	29
4.3 Medidas de fluorescência da clorofila “a”.....	31
4.3.3 Fluxo relativo de elétrons (ETR).....	33
4.3.4 Coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ).....	33
4.4 Massa seca radicular.....	34
4.5 Massa seca aérea.....	35
5 DISCUSSÃO.....	36
6 CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS.....	42

RESUMO

CARLOS SEBASTIÃO MACHADO JÚNIOR. Déficit hídrico em tipos de crescimento da soja. 2015. 48p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fitotecnia) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.¹

Estudos envolvendo o impacto do déficit hídrico na fisiologia da soja são abundantes, mas os que envolvam os tipos de crescimento determinado e indeterminado são escassos. Considerando que as respostas do tipo de crescimento para com o déficit hídrico podem ser de grande valor para o aperfeiçoamento de programas de melhoramento promovendo a resistência à seca, o objetivo deste trabalho foi avaliar as diferenças fisiológicas e de biomassa de cultivares de soja do tipo de crescimento indeterminado e determinado sob déficit hídrico. Seis cultivares, sendo três de tipo determinado e três de tipo indeterminado foram submetidas a três níveis de déficit hídrico, na fase reprodutiva principalmente, em casa de vegetação. As medidas de trocas gasosas, potencial de água no xilema, nível de clorofila, fluorescência da clorofila A e massa seca foram avaliadas durante a imposição do déficit hídrico, na manhã e na tarde. Diferenças nas trocas gasosas de ambos os tipos foram encontradas em condições atmosféricas menos limitantes, sendo que o tipo indeterminado mostrou maiores níveis de condutância estomática, transpiração e assimilação de carbono, o que levou a maiores consumos de água, porém sem ganhos na biomassa. O alto consumo de água no tipo indeterminado no período da manhã levou a potenciais mais baixos à tarde, quando as condições são mais críticas. O déficit hídrico não foi capaz de alterar os níveis de clorofila e suas propriedades de fluorescência.

Palavras-chave: *Glycine max*, fisiologia, trocas gasosas, clorofila, fluorescência, resistência à seca, tipo determinado, tipo indeterminado.

¹Orientador: Cláudio Ricardo da Silva – UFU

ABSTRACT

MACHADO-JÚNIOR, CARLOS SEBASTIÃO. Impact of water stress in soybean growth types. 2015. 48p. Uberlândia: UFU, 2015. 48p. Dissertation (Master Program Agronomy/Crop Science) – Federal University of Uberlândia, Uberlândia.¹

Studies involving the impact of water stress on soybean physiology are abundant, but the studies about determinate and indeterminate growth types are scarce. Considering that the responses of growth types to water stress are of great value to guide drought resistance breeding programs, the aim of this study was to evaluate soybean physiologic parameters and biomass of a determinate and indeterminate growth type under water stress. Six cultivars, been three of determinate growth type (D) and three of indeterminate growth type (I) were submitted to three water stress levels, in the reproductive stage mostly, under greenhouse conditions. The measures of leaf gas exchange, leaf water potential, relative chlorophyll content, chlorophyll A fluorescence and biomass were evaluated during water stress condition, and during two periods, in the morning and in the afternoon. Differences in leaf gas exchanges of both soybean growth types were found between periods of evaluation, the indeterminate growth type (I) presented the greatest values for stomatal conductance, transpiration and CO₂ assimilation, leading to higher water consumption, however with no impact on soybean biomass. The great water consumption in the morning leads to lower water potentials at afternoon, when the conditions are more critical. The water stress was not able to change the chlorophyll fluorescence or levels in both soybean growth types.

Keywords: *Glycine max*, gas exchanges, chlorophyll, fluorescence, water stress resistance, determinate type, indeterminate type.

¹Major Professor: Cláudio Ricardo da Silva – UFU

1 Introdução

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] é uma cultura cujos grãos são ricos em lipídeos e proteínas (MAEHLER et al., 2003). Originária de clima temperado e com ampla adaptação aos climas subtropicais e tropicais. Considerada uma das mais importantes leguminosas cultivadas no mundo, com uma produção mundial de 241,84 milhões de toneladas, sendo que o Brasil é atualmente o segundo produtor mundial de soja, com uma produção 65,84 milhões de toneladas (FAO, 2012). A produção nacional cresce a cada ano, sendo que na safra 2013 a produção alcançou 81,35 milhões de toneladas (IBGE, 2014).

No entanto, a ocorrência de adversidades climáticas é o principal fator de insucesso no cultivo da cultura da soja e tais estresses abióticos, como a seca, podem reduzir significativamente os rendimentos das lavouras, restringindo as latitudes e os solos onde as culturas podem ser cultivadas (FARIAS et al., 2001).

O estresse causado por deficiência hídrica provoca a presença de plantas pouco desenvolvidas (FARIAS et al., 2007) e pouco produtivas (ECK et al., 1987), diminuição da fitomassa, altura e tamanho das folhas (DORNBOS; MULLEN, 1991), diminuição da área foliar (SINCIK et al., 2008), alteração da fenologia (DESCLEAUX e ROUMET, 1996), aumento da susceptibilidade a patógenos e pragas (HUBERTY; DENNO, 2004), comprometimento da fotossíntese e da germinabilidade de sementes (OYA et al., 2004), redução da eficiência de utilização da radiação (CONFALONE; DUJMOVICH, 1999) e declínio da fixação simbiótica de nitrogênio atmosférico (SINCLAIR et al., 2007). Porém, o efeito do estresse hídrico na soja depende do estágio fenológico em que ocorre, sendo que os estádios de desenvolvimento inicial e no período entre a floração e o enchimento de grãos são mais susceptíveis ao déficit hídrico (MECKEL et al., 1984).

A cultura da soja pode ser classificada de acordo com o seu tipo de crescimento, em tipo determinado e tipo indeterminado. Cultivares de tipo determinado, típicas de cultivos no sul dos Estados Unidos e Brasil, tem o crescimento vegetativo paralisado após o florescimento ao passo que as do tipo indeterminado, que são cultivadas mais ao norte dos Estados Unidos, mantêm atividade vegetativa após o florescimento (NOGUEIRA et al., 2009). Entretanto, nos últimos anos a busca por cultivares de soja com crescimento indeterminado tem aumentado significativamente no Brasil (PERINI et al., 2012). Isto ocorre em função da necessidade de semeaduras precoces que

possibilitem a semeadura do milho safrinha e a redução dos danos provocados pela ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi*).

A influência do tipo de crescimento nas características agronômicas e na produtividade da cultura há muito tem sido pesquisada. Wilcox e Sedyama (1981), avaliando linhagens provenientes de parentais de soja indeterminada e determinada, concluíram que as linhagens de tipo determinada combinavam ótima produção em conjunto com resistência ao acamamento. Cober e Morrison (2009) verificaram que as diferenças na produção de grãos são mais afetadas no tipo indeterminado por ter maiores índices de acamamento. Perini et al. (2012) avaliaram os componentes da produção de tipos determinado e indeterminado visando à seleção indireta para maior produtividade de grãos e concluíram que os tipos não diferem quanto aos componentes de produção, exceto pela altura da planta na maturidade, que é maior no tipo indeterminado.

Com relação à tolerância ao déficit hídrico, alguns autores relataram que as cultivares do tipo indeterminado apresentam melhor capacidade de se recuperar do déficit hídrico, pois continuam a crescer após o florescimento inicial, mantendo potencial para produzir novas flores e vagens após o período de déficit hídrico (VILLALOBOS-RODRIGUES; SHIBLES, 1985; HEATHERLY; ELMORE, 2004).

Tanaka e Shiraiwa (2009) observaram diferenças morfofisiológicas nas folhas desses dois tipos de crescimento. Segundo os autores, o tipo indeterminado tem maior condutância estomática do que o tipo determinado em condições de boa disponibilidade hídrica e atribuíram isso à alta densidade de estômatos nas folhas. Ainda relataram que as características de trocas gasosas devem ser levadas em consideração para um programa de melhoramento voltado à tolerância ao déficit hídrico e que as cultivares de tipo determinado teriam murchamento mais lento que as de tipo indeterminado, fazendo desta característica uma boa ajuda em programas de melhoramento. Contudo Tanaka e Shiraiwa (2009) não avaliaram como as plantas respondem caso sejam expostas ao déficit hídrico.

Considerando as respostas do tipo de crescimento em função ao déficit hídrico podem ser de grande valor no aperfeiçoamento de programas de melhoramento visando a resistência à seca, o objetivo deste trabalho foi avaliar as trocas gasosas, potencial de água na folha, índice de clorofila, fluorescência da clorofila e biomassa de cultivares de soja do tipo indeterminado e determinado sob déficit hídrico, conduzidas em casa de vegetação no início do florescimento.

2 Revisão de Literatura

2.1 Tipos de crescimento e sua influência nas características agronômicas

As cultivares de soja podem ser classificadas em dois tipos de crescimento: determinado e indeterminado. No tipo determinado, o meristema apical detém a sua diferenciação em novas folhas após a indução floral, enquanto que no tipo indeterminado a produção de folhas continua por algum tempo após a indução floral, que ocorre baseada na duração do fotoperíodo (TANAKA; SHIRAIWA, 2009). No tipo indeterminado os meristemas apicais do caule e dos ramos mantêm a produção de nós e trifólios até que a demanda fotossintética motivada pela formação de vagens causa a interrupção da produção de biomassa vegetativa, e em contraste, o tipo determinado interrompe a produção de biomassa vegetativa no momento, ou logo após a indução floral, fazendo com que os meristemas se tornem inflorescências reprodutivas (TIAN et al., 2010).

O crescimento indeterminado é considerado uma vantagem para tolerar o déficit hídrico (DH), isso porque a planta teria a capacidade de continuar a crescer e produzir novas estruturas, após o fim do período de déficit (ELSTON; BUNTING, 1980). Mas em condições especiais de cultivo, como em casas de vegetação, o tipo de crescimento pode ser afetado, passando de indeterminado a determinado, fazendo com que a capacidade de recuperação seja comprometida (VILLALOBOS-RODRIGUEZ; SHIBLES, 1985).

Hartwig e Edwards (1970) ao realizarem múltiplos cruzamentos de linhagens com diferentes características morfológicas encontraram que o tipo de crescimento indeterminado induzia a menores produções por propiciar o acamamento. No entanto, Perini et al. (2012) ao avaliar os componentes da produção de tipos determinado e indeterminado, objetivando à seleção indireta para maior produtividade de grãos, não verificaram diferenças quanto aos componentes de produção, exceto para a altura das plantas na maturidade. Concluíram que a produtividade máxima da soja está relacionada ao número de grãos por planta e não é dependente do tipo de crescimento.

Tanaka e Shiraiwa (2009) relataram que o tipo indeterminado exibia maior densidade estomática e maior quantidade de células epidermais por unidade de área foliar assim como o comprimento das células-guarda, massa foliar por área e tamanho da folha tendem a ser maiores no tipo indeterminado.

Os estudos envolvendo o tipo de crescimento da soja e suas respostas ao DH são escassos, mas podem ser complementados com estudos em outras espécies cultivadas. Boutraa e Sanders (2001) ao imporem déficit hídrico em duas cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) nos estádios de florescimento e enchimento de grãos relataram que a cultivar de tipo indeterminado foi capaz de manter maior produção por conseguir compensar a senescência e abscisão foliar, as quais foram intensificadas pela imposição do DH, com um novo crescimento.

Emam et al. (2010) verificaram o cultivo de dois tipos de feijão em um solo com disponibilidade hídrica de 75% a 100 da capacidade de água disponível e ao estudar a altura, área foliar e massa de vagens verificaram que o tipo indeterminado teve altura e área foliar maior, mas perde para o tipo determinado na massa de vagens, levando-os a concluir que o tipo determinado seria o mais indicado para áreas de cultivo em sequeiro por ter maior índice de colheita. Mas afirmaram também onde há situações de menor disponibilidade de água, ambos os tipos são susceptíveis ao DH sem diferenças significativas.

Anyia e Herzog (2004) avaliaram as trocas gasosas e a eficiência do uso da água (EUA) de 10 genótipos de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* L.) submetidos a um potencial de água no solo de -75kPa e relataram redução na biomassa causada pela diminuição das trocas gasosas foliares e baixa área foliar, mas relatam que a EUA teve aumento em dois genótipos e declínio nos demais.

Diallo et al. (2001) relataram que a micorrização de plantas de feijão-caupi não afeta o potencial osmótico, a condutância estomática e a transpiração sob DH, no entanto relataram que a condutância estomática e a transpiração eram maiores na fase vegetativa e baixa durante a fase reprodutiva.

2.2 Déficit hídrico na soja

Quando o solo está úmido a água tem um alto potencial e está livre para se mover e ser absorvida pelas raízes, ao passo que em solos secos a água tem baixo potencial e está fortemente ligada por capilaridade e forças adsorventes na matriz do solo e é menos disponível para a cultura (ALLEN et al., 1998). Quando o potencial da água do solo cai abaixo de certo limiar, e a água do solo não pode ser mais transportada rapidamente através das raízes para responder à demanda transpirativa, aceita-se que a cultura está sob déficit hídrico (ALLEN et al., 1998).

A estabilidade na produção de grãos é altamente correlacionada com a disponibilidade hídrica. A safra 2013/2014 de soja foi sensivelmente afetada pelo DH, principalmente nos estados brasileiros de São Paulo e Minas Gerais, onde a produtividade das lavouras de soja baixou 11,5% e 27,9%, porém, os efeitos na produção foram largamente compensados pelo forte incremento de área nesta safra, um aumento de 18% e 10,4% respectivamente, fazendo com que as perdas causadas chegassem a 2,3% e 14,9% (CONAB, 2014). O Paraná, o segundo estado produtor da oleaginosa, apresentou reduções recordes de produtividade, derivado do longo período onde a lavoura foi afetada pela ausência de chuvas e elevadas temperaturas em fases importantes do seu desenvolvimento (CONAB, 2014).

Os efeitos do DH são mais severos entre os estádios R2 (final do florescimento) e R5 (início do enchimento de grãos) (HASKETT et al., 2000). Em plantas de soja sob déficit hídrico (DH) o caule não se desenvolve, podendo causar o abortamento de flores e de vagens, mas a maior consequência é a redução do crescimento das folhas, o que leva a um menor índice de área foliar, resultando em perdas na biomassa e em menor número de vagens por planta (JALEEL et al., 2009). A parte benéfica da redução de crescimento é a diminuição no ritmo de transpiração, levando à economia de água até o fim do ciclo da cultura (TARDIEU, 2013).

Um DH muito intenso na fase final de floração e na formação de vagens pode ocasionar o abortamento de quase todas as flores restantes e vagens recém-formadas, além de uma segunda florada normalmente infértil e em retenção foliar pela ausência de demanda por fotoassimilados, sendo que a situação pode se agravar se houver excesso de chuvas durante a fase de maturação, propiciando a manutenção do verde das hastes e vagens e o favorecimento da retenção foliar, mesmo em plantas com carga satisfatória e sem danos produzidos por pragas (EMBRAPA, 2007).

O nível de perda na produção agrícola da soja depende de muitos fatores, porém o que mais se destaca é a época de ocorrência. Eck et al. (1987) determinaram o efeito do déficit hídrico em vários estádios de crescimento de soja de tipo indeterminado no intuito de avaliar a adaptabilidade a ambientes de baixa disponibilidade hídrica. Relataram que durante a imposição do DH a EUA não aumentou, e a perda na produção foi de 46% para déficits entre os estádios R1-R5 (florescimento inicial e enchimento de grãos).

Além da perda na produção, a viabilidade das sementes geradas em plantas sob déficit hídrico é prejudicada. Dornbos e Mullen (1991) investigaram o efeito do DH na

germinação e vigor de sementes, impondo déficit hídrico moderado e severo entre os estádios R5 e R7 (início do enchimento de grãos e início da maturidade fisiológica) de uma cultivar de tipo indeterminado e relataram que o déficit aumentou a proporção de sementes pequenas e diminuindo a porcentagem de germinação e vigor à medida que o déficit se tornou mais severo, porém em menor proporção do que a queda da produção e número de sementes.

O DH produz um efeito diferencial sobre o crescimento e produção de biomassa na cultura da soja, segundo o momento e a severidade do estresse (CONFALONE; DUJMOVICH, 1999). Os autores relatam que na cultura da soja, em boas condições, a eficiência do uso da radiação solar permanece relativamente constante nas diferentes fases fenológicas, mas que sob DH a soja tende a maximizar a eficiência de utilização da radiação e a diminuir a eficiência de interceptação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA). Tanguilig et al.(1987) ao compararem os efeitos do DH na soja com as culturas do milho e do arroz relataram que o crescimento foliar, transpiração e absorção de nutrientes declinavam mais no arroz do que em milho e soja, e concluíram que estas duas ultimas culturas tinham melhor habilidade em manter o turgor celular.

A transição dos estádios vegetativos para os reprodutivos na soja depende da indução floral nos meristemas apicais e axilares ocorrendo somente quando os dias são mais curtos que um período crítico (HEATHERLY; ELMORE, 2004). Após a indução floral, a temperatura determina o tempo necessário para o surgimento das flores, mas o déficit hídrico causa alterações nesta fenologia (DESCLAUX; ROUMET, 1996). Os autores estudaram como o momento no qual o déficit hídrico era aplicado e afetava o desenvolvimento fenológico. Perceberam que o DH disparava um sinal que fazia anteceder a mudança da fase vegetativa para a reprodutiva; retardava o surgimento de nós; acelerava o surgimento de flores e vagens, sendo que, na fase reprodutiva cada estágio tinha uma duração mais curta que a outra.

Kron et al. (2008) realizaram um estudo na hipótese que um déficit hídrico moderado (não-letal) aplicado a um determinado estágio da soja poderia aumentar a tolerância a futuros déficits hídricos. Em seu experimento, os tratamentos de DH duraram até o primeiro sinal de murcha das folhas, que ocorreu aproximadamente seis dias após a interrupção da irrigação. Nesse período o potencial de água nas folhas foi de -1,0MPa. O DH foi introduzido nos estádios V1 (primeiro trifólio completamente desenvolvido), V4(quarto trifólio completamente desenvolvido) e R1 (início do florescimento). Os resultados indicaram que um leve DH no estágio V4 aumenta a

tolerância a um futuro DH, enquanto que um leve DH em R1 diminuiu sua tolerância, corroborando com Hirasawa et al. (1998) ao demonstrarem que plantas de soja submetidas ao déficit hídrico antes do florescimento tinham maior produção de grãos do que aquelas que sofreram o déficit após o florescimento devido a um sistema radicular previamente desenvolvido.

O sistema radicular é capaz de continuar crescendo a potenciais de água mais baixos do que o nível limitante da parte aérea. Creelman et al. (1990) sugerem que essa característica é resultante de um diferente nível de sensibilidade para com o ácido-abscísico (ABA) no hipocótilo e nas raízes, assim como uma diferença de concentração de ABA em comparação à parte aérea.

2.3 Respostas fisiológicas da soja em relação ao déficit hídrico

Dentre as principais características afetadas pelo DH na soja cita-se a membrana citoplasmática, fotossíntese, funcionamento dos estômatos (HOPKINS; HÜNER, 2009), a eficiência do uso da água (EUA), a assimilação de carbono (A), o potencial de água no xilema (Ψ) e a fixação de nitrogênio (MANAVALAN et al., 2009). Ao nível celular, o DH leva à desidratação com implicações para as membranas citoplasmáticas (LILJENBERG, 1992). Jaleel et al. (2009) verificaram que o DH danifica a membrana através da alteração da bicamada lipídica, levando a uma perda de seletividade e produção de radicais de oxigênio livre. Estes radicais são em sua maior parte produzidos nos cloroplastos e com isso a atividade fotossintética fica comprometida (CÁZARES et al., 2010).

Além do dano na membrana citoplasmática, o DH afeta a fotossíntese pelo fechamento dos estômatos, cortando o suprimento de dióxido de carbono atmosférico (CO_2) como também pelos efeitos deletérios causados aos fotossistemas (HOPKINS; HÜNER, 2009). Outras respostas fisiológicas ao DH incluem a diminuição da atividade da enzima Rubisco (FLEXAS et al., 2006), sinalização molecular que leva ao fechamento estomático, repressão do crescimento celular e ativação da respiração e acumulação de osmólitos (ISHIBASHI et al., 2011).

A fotossíntese da soja é linearmente relacionada com a condutância estomática, sendo que quanto mais intenso é o DH, menor é a condutância estomática, fotossíntese e transpiração (MUNGER et al., 1987). O fechamento estomático reduz a perda de água pela planta, mas também aumenta a temperatura foliar (TARDIEU, 2013). O mesmo

autor afirma que o aumento da temperatura foliar pode levar ao estresse térmico, causando danos aos fotossistemas.

O DH ocasiona um grande dano aos pigmentos fotossintéticos, sendo que a proporção de clorofila *a* e clorofila *b* é alterada, onde a clorofila *b* é reduzida mais intensamente (ASHRAF; HARRIS, 2013). Ohashi et al. (2006) relataram que a massa seca foi reduzida em 30%, em conjunto com uma redução da expansão do caule durante a noite, mas relataram também que a eficiência do fotossistema II e o transporte de elétrons não foi afetado pelo DH.

Fenta et al. (2012) impuseram um déficit hídrico de 18 dias em três cultivares de soja, sendo uma delas considerada tolerante ao déficit hídrico. Relatam que o nível de fotossíntese caiu no segundo dia após a imposição do déficit, porém o fluxo do transporte de elétrons (ETR) começou a cair significativamente após 10 dias de déficit hídrico. Concluíram também que a diferença mais marcante entre as cultivares estudadas era a EUA, especificamente na capacidade de manter esta eficiência por períodos prolongados de déficit hídrico.

A transpiração é um componente vital para a manutenção da água na planta e é de particular importância no estudo de possíveis interações de elevadas concentrações de CO₂ e suprimento de água em termos de uso da planta e EUA (MADHU; HATFIELD, 2014). Buttery et al. (1993) ao avaliarem a densidade estomática de folhas de soja relataram que plantas com alta densidade estomática eram mais capazes de tomar vantagem em situações de aumento de disponibilidade hídrica elevando o potencial de produção, enquanto as plantas com baixa densidade estomática não respondiam bem à irrigação, porém eram tolerantes ao DH, mas com baixa produção.

A fotossíntese e a transpiração são controladas pela mesma estrutura na planta, o estômato, o que leva muitos estudos a tentar compreender os mecanismos de controle biológico envolvendo as trocas gasosas (YU et al., 2004). Ribas-Carbo et al. (2005) consideram que uma condutância estomática maior que 0,2 mol H₂O m⁻² s⁻¹ demonstra uma situação de boa disponibilidade hídrica e valores abaixo de 0,1 mol H₂O m⁻² s⁻¹ demonstra uma situação de déficit severo, enquanto os valores entre estes dois limiares caracterizam uma situação de estresse moderado.

Lambers et al. (2008) afirmam que a condutância estomática depende da disponibilidade de água no solo e da pressão de vapor de água no ar. Bunce (1999) afirmou que o fechamento e a abertura estomática são mais influenciados pelo potencial de água na folha do que o potencial de água na raiz ou no solo. Liu et al. (2005)

avaliaram os fatores das partes aéreas e subterrâneas no controle das trocas gasosas da soja durante um déficit hídrico progressivo e relataram que sob DH moderado a condutância estomática era controlada pela presença de ácido abscísico proveniente da raiz, e que o potencial de água na folha afetava a condutância estomática apenas sob DH mais severo.

A eficiência do uso da água (EUA) é geralmente definida como a quantidade de biomassa acumulada por unidade de água usada (MANAVALAN et al., 2009). Lambers et al. (2008) acrescentam uma definição em parâmetros fisiológicos onde a EUA é a razão entre o ganho de carbono fotossintético e a perda da água na transpiração (A/E). Também definem a razão de fotossíntese (A) e a condutância estomática (A/g_s) como eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), sendo que suas variações são características de como os estômatos são controlados (COMSTOCK; EHLERINGER, 1992).

A EUA pode aumentar na fase vegetativa da soja quando a disponibilidade hídrica diminui (NEYSHABOURI; HATFIELD, 1986; LIU et al., 2005; YU et al., 2004), e também pode aumentar quanto à concentração de CO_2 atmosférico for elevada (MADHU; HATFIELD, 2014). No entanto, a variação da EUA está mais relacionada com a variação da condutância estomática (EARL, 2002). O mesmo autor relatou em seu trabalho que genótipos de soja com alta EUA demonstraram manter baixos níveis de CO_2 intracelular resultante de uma redução da condutância estomática. Yu et al. (2004) afirmam que para que a cultura da soja seja capaz de manter um alto nível de assimilação de CO_2 ela precisa manter os estômatos abertos por mais tempo.

Li et al. (2013) analisaram como o aumento dos níveis de CO_2 atmosférico pode afetar a produção de grãos e trocas gasosas na soja. Verificaram que o aumento de CO_2 elevou a assimilação de carbono (A), biomassa e EUA em plantas estressadas, mas não teve efeito na produção de grãos, pois a alocação de fotoassimilados não foi aumentada para as vagens. Concluíram que para tomar vantagem de altas concentrações de CO_2 a soja precisa ser cultivada em boas condições de disponibilidade hídrica.

A maneira como as plantas controlam o potencial de água nas folhas faz com que possam ser classificadas de duas maneiras: plantas isohídricas, onde o potencial de água não é demasiadamente afetado por déficit de água no solo, estando a soja incluída nesta classificação, e plantas anisohídricas, onde o potencial de água varia substancialmente conforme o dia, podendo-se citar nesta categoria a cultura do girassol (LAMBERS et al., 2008). Tardieu e Simonneau (1998) sugerem que o comportamento

isohídrico está ligado a uma interação entre informações químicas e hidráulicas, enquanto que o comportamento anisohídrico está ligado a esta falta de interação.

Kirda et al. (1989) verificaram que a fixação de nitrogênio era o parâmetro mais afetado pelo DH, seguido pelo crescimento da planta. Purcell et al. (1997) relataram que cultivares com maior tolerância ao DH e maiores níveis de EUA seriam capazes de sustentar uma maior produção de biomassa e manter o deslocamento de fotoassimilados para os nódulos da raiz e manter a atividade da nitrogenase, suprimindo a demanda de nitrogênio pela planta.

Augé et al. (1992) relataram que plantas de soja e feijão-caupi micorrizadas são capazes de manter maiores condutâncias estomáticas a menores potenciais de água no solo e afirmaram que raízes contendo micorrizas são capazes de captar água mais eficientemente, enquanto que Bertolli et al. (2012) afirmaram que o feijão-caupi possui uma melhor capacidade de controle estomático que a soja, mantendo o conteúdo de água relativa e possuir uma melhor recuperação da fotossíntese.

2.4 Características de uma planta tolerante ao déficit hídrico

A adaptação ao estresse abiótico é um traço controlado por muitos genes diferentes (LOPES et al., 2011). Muito esforço tem sido feito para se identificar os traços associados à tolerância ao DH na soja, mas pode-se classificar estes traços em duas categorias: traços relacionados às raízes, onde se encontram a morfologia e plasticidade radicular e fixação de nitrogênio; e traços relacionados à parte aérea, onde se encontram a condutância estomática, condutância epidérmica, pubescência foliar, eficiência do uso da água (EUA) e ajustamento osmótico (MANAVALAN et al., 2009). Tardieu (2013) também afirma que é possível manter a produção pela estratégia da fuga, que consiste em adaptar o ciclo da cultura para o período de melhores condições climáticas.

O sistema radicular afeta o nível de transpiração por vários meios, no qual se destacam o comprimento da raiz, profundidade radicular e condutividade hidráulica das raízes (TARDIEU, 2013). Benjamin e Nielsen (2005) verificaram a resposta do sistema radicular de ervilha (*Pisum sativum* L.), grão-de-bico (*Cicer arietinum* L.) e soja sob DH e relataram que a soja não teve a distribuição radicular afetada, mas o grão-de-bico e a ervilha tiveram um aumento da distribuição radicular a profundidades maiores do solo.

Relataram também que a relação área-massa radicular foi maior para o grão-de-bico ($40\text{-}80\text{ m}^2\text{ kg}^{-1}$) e para a ervilha ($35\text{-}40\text{ m}^2\text{ kg}^{-1}$) do que a soja ($3\text{-}7\text{ m}^2\text{ kg}^{-1}$) e concluem que, do ponto de vista radicular, a cultura da ervilha seria a mais adequada dentre as três espécies estudadas para a produção em climas semiáridos, devido a uma boa adaptação do sistema radicular.

Uma forma de se minimizar os efeitos do DH é a manipulação da arquitetura do sistema radicular de maneira que a distribuição das raízes no solo melhore a captura de água e nutrientes (DORLODOT et al., 2007). Lopes et al., (2011) afirmaram que os efeitos do déficit hídrico podem ser evitados mudando-se os padrões de alocação de carbono para a formação de um sistema radicular mais profundo antes que a disponibilidade hídrica fique limitada, sem no entanto levar a penalidades na produção de grãos. Por outro lado, Passioura (1972) afirma que é possível aumentar a resistência ao DH selecionando-se genótipos com menores diâmetros do xilema radicular, aumentando a resistência hidráulica e com isso levando à conservação de água durante os estádios iniciais e disponibilizando mais água para estádios mais avançados da cultura, como o período de enchimento de grãos.

Patterson e Hudak (1996), ao analisarem a massa seca e acumulação de nitrogênio em uma cultivar comum e uma cultivar de soja tolerante ao DH afirmaram que uma cultivar de soja que contenha um germoplasma capaz de manter a turgidez celular, e com isso manter as funções foliares e nodulares das raízes, são capazes de diminuir a queda de produção causada pelo DH. Firmano et al. (2009) consideraram a hipótese de que suplementações de fósforo poderiam aumentar a tolerância das plantas ao déficit hídrico, mas relataram que houve apenas uma redução parcial dos efeitos danosos do DH e que apenas a biomassa do sistema radicular respondeu à aplicação de fósforo.

A condutância estomática está diretamente ligada à transpiração e é considerada como um dos principais elementos a levar a tolerância ao DH (BLUM, 2009). Dentre os traços associados à condutância estomática estão: fenologia, sensibilidade ao fotoperíodo, plasticidade, manutenção de área foliar, tolerância ao calor, ajustamento osmótico, vigor precoce, profundidade do sistema radicular e densidade de raízes (LEPORT et al., 1998; MANAVALAN et al., 2009). O tipo de crescimento também pode ser associado à condutância estomática, já que Tanaka e Shiraiwa (2009) demonstraram uma correlação entre a densidade estomática e o tipo de crescimento na soja, no qual o tipo indeterminado possui maior densidade de estômatos do que a de tipo

determinado. Os autores sugerem também que ambos os tipos possuem diferentes estratégias para o uso da água e que o tipo determinado pode ser de grande ajuda para programas de melhoramento visando a tolerância ao DH, ao tornar as cultivares menos propensas ao murchamento. Tardieu (2011) afirma que a condutância estomática tem seu efeito mais positivo quando o DH está no limiar entre o moderado e o severo, mas acaba se tornando negativo quando as condições climáticas são mais favoráveis.

A manutenção do crescimento foliar sob DH permite melhor aproveitamento da radiação, com isso aumentando a fotossíntese, mas também aumentando a transpiração e o consumo de água do solo, tornando esta característica apropriada para DH de nível moderado, mas não para DH severo (TARDIEU, 2013). A maior parte das características associadas à tolerância ao DH têm duplo efeito, podendo ser positivo em situações severas e negativo em situações moderadas (TARDIEU, 2011).

O aumento da EUA parece ser um traço ideal para elevar a tolerância ao DH e onde a disponibilidade hídrica é limitada (WRIGHT; NAGESWARA, 1994; TARDIEU, 2013). A EUA diminui quando a demanda evaporativa aumenta, porque a transpiração é alta para a alta demanda evaporativa de um determinado nível de fotossíntese (TARDIEU, 2013). A seleção de cultivares com maiores índices de EUA tem levado à diminuição da produção das culturas, isso porque a maximização da EUA leva à redução da transpiração, que é diretamente relacionada à produção de fitomassa (UDAYAKUMAR et al., 1998).

Tardieu (2013) afirma que o fator positivo de uma alta EUA pode levar a menores produções em ambientes moderadamente favoráveis e se tornar um fator negativo sob condições favoráveis. Blum (2009) afirma que se o DH fosse capaz de induzir baixos níveis de transpiração sem que a fotossíntese e a produção de biomassa fossem comprometidas, então a EUA seria um traço bem desejado na produção agrícola. No entanto, o autor afirma que se deveria buscar o uso efetivo da água (UEA), fazendo com que a planta seja capaz de absorver mais água, mantendo uma alta condutância estomática para não prejudicar a assimilação de carbono atmosférico. Sincik et al. (2008) afirmaram que os índices de EUA diminuía quando a disponibilidade de água aumentava, e correlacionou as altas produtividades de soja a baixos níveis de EUA. Patterson (1995) afirma que uma maior habilidade de captura da água pela cultura iria diminuir o impacto da competição com plantas infestantes.

A estratégia da fuga (TARDIEU, 2013) consiste em adaptar o ciclo de uma cultura para certo período, o que pode levar ao seu encurtamento e com isso diminuindo

a demanda de água e evitando-se déficits severos, porém esta estratégia tem o viés de se reduzir a produção de fitomassa durante o ciclo. Siddique et al. (2001) afirmaram que o florescimento, a formação de vagens, enchimento de grãos precoce junto de um rápido fechamento do dossel e alta produção de biomassa em culturas de leguminosas leva a um maior deslocamento de matéria seca para os grãos, o qual eleva o índice de colheita e a EUA. Um aumento no índice de colheita tem sido uma das principais características para se aumentar a produção, mesmo em ambiente com disponibilidade hídrica limitada (TURNER, 1997).

3 Material e métodos

3.1 Área experimental

O experimento foi realizado em casa de vegetação, localizada na fazenda experimental Capim Branco (18,88°S, 48,34° W, 900 m de altitude), pertencente ao Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) no período de outubro de 2014 a janeiro de 2015. A casa de vegetação possui 22m de comprimento por 6 m de largura. Internamente contém cinco bancadas de 18 x 0,8 m com 1 m de altura (Figura 1), das quais foram utilizadas três bancadas centrais. As bancadas possuem sistema de irrigação por gotejamento (Figura 2) controlado eletronicamente (“*timer*”) que permitem a automação dos horários das irrigações. Os gotejadores apresentam uma vazão de 7,2 l h⁻¹ e coeficiente de uniformidade de distribuição de 98%.



Figura 1. Casa de vegetação e bancadas

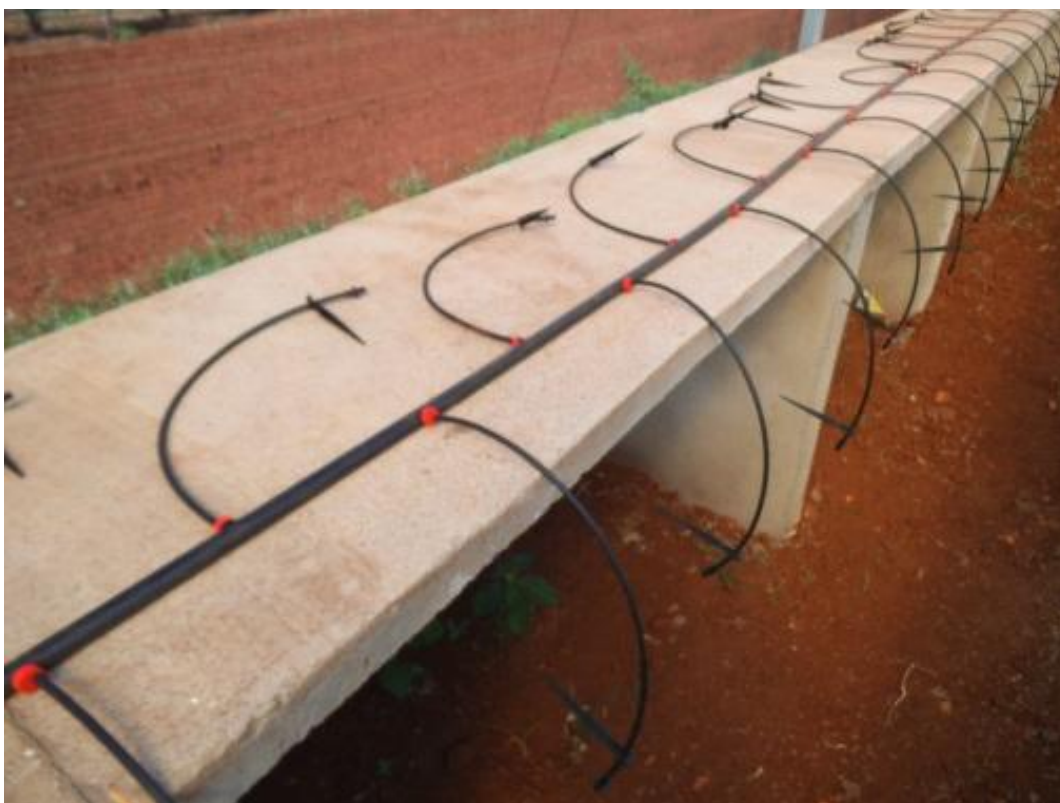


Figura 2. Detalhe do sistema de irrigação por gotejamento.

Foram utilizados vasos plásticos de 12 dm³ (n.5) preenchidos com uma mistura de areia fina, terra e substrato orgânico Plantmax® na proporção 1:1:1, gerando um

substrato de textura franco-arenosa, com 4% de matéria orgânica (Figura 3). A análise química do substrato resultou em: pH 8,1; teor de fósforo = 234, 1 mg dm⁻³; Teor de potássio = 780 mg dm⁻³; teor de cálcio = 5cmolc dm⁻³; teor de magnésio = 1,9cmolc dm⁻³; saturação por bases 9,89.

A semeadura foi realizada no dia 08 de Outubro de 2014 com cinco sementes por vaso. Após o estágio VC (primeira folha cotiledonar) as plantas foram desbastadas deixando-se apenas duas plantas por vaso (Figura 4). As sementes foram tratadas com fungicidas, inseticidas e fertilizante líquido (Maxim XL®, Cruiser® e Néctar®) de acordo com as especificações do fabricante, sendo 2 ml kg⁻¹ de sementes da primeira e 1 ml kg⁻¹ de sementes para as duas últimas. A partir do estágio V2 (dois trifólios completamente desenvolvidos, figura 5) os vasos foram adubados com fertilizante NPK Nutrigramas® de formulação 20-10-10 mais micronutrientes, na quantidade de 2,6 g por vaso a cada decêndio.



Figura 3. Vasos plásticos n.5 com substrato franco-arenoso e detalhe dos gotejadores.



Figura 4. Plantas de soja em crescimento inicial, antes do desbaste.



Figura 5. Plantas de soja em estágio V2, logo após a aplicação do fertilizante.

Os dados meteorológicos no interior da casa de vegetação foram obtidos com uma estação meteorológica automática (modelo Vantage Pro2. Davis Hayward, CA. EUA) programada para realizar leituras a cada dez minutos. Informações sobre a temperatura do ar (0,5C° de acurácia), irradiância solar (5% de acurácia), umidade relativa do ar (3% de acurácia) foram coletadas. Posteriormente, com base nos dados de

temperatura e umidade relativa do ar foi calculado o déficit de pressão de vapor através da equação 1, de acordo com Allen et al. (1998).

$$\Delta e = e_s - e_a \dots \dots \dots \text{Eq. 1}$$

Em que:

Δe : déficit de pressão de vapor (kPa);

e_s : pressão de vapor na saturação (kPa);

e_a : pressão parcial de vapor (kPa).

Durante a condução do experimento também foram feitas aplicações com fungicidas (Carbendazim, Difenconazol e Propiconazol) e inseticida (Piriproxifem) para o controle do oídio (*Microsphaera diffusa*) e da mosca-branca (*Bemisia tabaci*).

3.2 Tratamentos

Os tratamentos consistiram na combinação do tipo de crescimento (determinado e indeterminado) e três níveis de déficit hídrico (controle, moderado e severo), com seis repetições e seis cultivares, sendo três de tipo determinado e três de tipo indeterminado.

As cultivares de tipo determinado foram a UFUS-Xavante, a UFUS-Carajás e a MG/BR 46 (Conquista), pertencente aos grupos de maturação 8.2, 8.1 e 8.1 (ALLIPRANDINI et al., 2009) respectivamente. As cultivares de tipo indeterminado foram a UFUS-6901, a BRSMG 772 e a BRSMG 7525, pertencente aos grupos de maturação 7.0, 7.7 e 7.5 (ALLIPRANDINI et al., 2009).

Os níveis DH foram baseados em avaliações de tensão de água no vaso, mantendo-se uma tensão de 5 a 15 kPa para o tratamento controle. No tratamento moderado, a quantidade de água aplicada correspondeu à metade do nível controle. No tratamento severo correspondeu a um quarto do controle.

Foram utilizados 24 tensiômetros de 20 cm de comprimento em uma repetição de cada vaso, distribuídos nas três bancadas para o acompanhamento da tensão de água no substrato. A leitura da tensão foi feita através de manômetro de punção digital (Blumat Digital SoilMoisture Sensor, Weninger, GmbH&Co KG, Kunststoff, Alemanha).

O déficit hídrico foi aplicado aos 44 dias após a emergência (DAE) quando as plantas se encontravam entre os estádios V8 (oito trifólios completamente desenvolvidos) a R3 (início da formação de vagens) e foi finalizado 57 DAE. A avaliação do estado fenológico foi feita de acordo com a escala de Fehr e Caviness (1977). O delineamento experimental foi de distribuição inteiramente casualizada (DIC), consistindo de um esquema fatorial 3 x 6 em faixas, com seis repetições (Figura 6).



Figura 6. Delineamento do experimento. DH: déficit hídrico.

3.3 Avaliações

Logo após a imposição do DH, em dois dias escolhidos conforme as condições meteorológicas (terceiro e décimo segundo dia, quando não houve chuva) foram feitas as seguintes avaliações:

3.3.1 Trocas Gasosas

As trocas gasosas, mais especificamente a assimilação de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração foliar (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e CO_2 intracelular (C_i , ppm) foram avaliadas com o analisador de gás infravermelho (“Infra Red Gas Analyzer” IRGA, modelo LCA-4, Analytical

Development Co., Hoddesdon, Inglaterra) em um dos trifólios do terço médio de cada repetição (Figura 7). Cada análise de trocas gasosas foi feita nos horários da manhã ($\pm 8:00h$) e à tarde ($\pm 14:00h$) do terceiro dia e décimo segundo dia de imposição do déficit hídrico. No intuito de diminuir as variações dos parâmetros de trocas gasosas no correr da análise, visto que as condições ambientais variam com o passar do dia, foi estipulado um período de uma hora de duração para cada análise, e em virtude disso, apenas as cultivares Carajás (tipo determinado) e BRSMG772 (tipo indeterminado) foram avaliadas em quatro repetições de cada nível de déficit hídrico.



Figura 7. Analisador de gás infra-vermelho (IRGA)

A eficiência do uso da água (EUA) foi calculada a partir da razão entre a assimilação e a transpiração foliar (A/E) de acordo com Li et al. (2013).

3.3.2 Potencial hídrico do xilema

O potencial hídrico do xilema (Ψ) foi medido antes do amanhecer (“predawn”) às $\pm 5:00h$ e no período da tarde ($\pm 14:00h$) com o uso de uma câmara de pressão tipo Scholander (model 3005F01; Soil Moisture Equipment Corporation, Santa Barbara, CA, USA). As avaliações foram feitas nas mesmas repetições usadas para a medição de

trocas gasosas. Para tanto, um dos trifólios do terço superior foi destacado da planta e levado para o interior da câmara de pressão para ter seu potencial medido (Figura 8).



Figura 8. Câmara de pressão, usada para a medição do potencial hídrico do xilema (SCHOLANDER et al., 1964).

3.3.3 Índice de Clorofila

O índice de clorofila foi feito nas mesmas plantas avaliadas nas trocas gasosas e o potencial hídrico do xilema. Para tanto, foi utilizado um medidor portátil eletrônico clorofiLOG (CFL-1030, Falker Automação Agrícola, Porto Alegre, RS, BR), que fornecem medições relativas do total de clorofila (0 a 100) mas que correlaciona-se linearmente com o teor de clorofila total (ARGENTA et al., 2001; RIGON et al., 2012).

3.3.4 Medidas de fluorescência da clorofila das folhas

A fluorescência da clorofila foi avaliada nas mesmas plantas onde foram avaliadas as trocas gasosas com um medidor de fluorescência modulada de pulso (Mini-PAM, Walls, Effeltrich, Alemanha). Foram avaliadas a fluorescência mínima (F_0), fluorescência máxima (F_m) da clorofila no fotossistema II (FSII) em condições de escuro adaptado para obtenção da eficiência máxima do FSII (F_v/F_m), e em condições de luminosidade natural para a obtenção da eficiência efetiva de excitação e captura pelos centros abertos do FSII ($\Delta F/F_m'$). O coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ) e o fluxo relativo de elétrons (ETR) foram calculados de acordo com Krause e Weis (1991) pelas equações 1 e 2. A condição de escuro adaptado foi estabelecida após 30 minutos de escuro simulado com pinça metálica para folhas (DLC-8, Figura 9).

$$\text{NPQ} = (F_m - F_m') / F_m' \dots\dots\dots \text{Eq. 2}$$

$$\text{ETR} = Y' * L * 0,42 \dots\dots\dots \text{Eq. 3}$$

em que:

L: radiação fotossinteticamente ativa, avaliada ao nível da folha;

0,42: o fator de correção que considera a absorção necessária de dois quanta para o fluxo de um único elétron e a média estimada de reflexão de luz ($0,5 \times 0,84$, KRAUSE e WEIS, 1991).

As medidas de fluorescência da clorofila foram feitas três vezes ao dia, sendo três medidas de escuro adaptado aproximadamente às $\pm 5:30\text{h}$, $\pm 9:00\text{h}$ e $\pm 14:30\text{h}$, e às de luminosidade natural aproximadamente às $\pm 9:00\text{h}$ e $\pm 14:30\text{h}$.



Figura 9. Análise de fluorescência adaptado ao escuro com a utilização do medidor de ganho fotossintético de amplitude modulada de pulso (Mini-PAM) e presilhas.

3.3.5 Massa seca

Foram avaliadas a massa seca das partes aérea e radicular após o término da aplicação do DH (58 dias após emergência) de duas repetições de cada cultivar (n=6), sendo que estas repetições não foram sujeitas à análise de potencial de água no xilema, visto que esta análise é destrutiva e prejudicaria os valores de biomassa. As plantas foram colhidas separando-se a raiz da parte aérea na altura do hipocótilo e postas para secar em estufa a 65 °C por quatro dias até obter-se uma massa constante.

3.4 Análises estatísticas

Os dados foram sujeitos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk e análise de variância pelo teste de F e significância pelo teste de Tukey, sendo para isso utilizado o software Assistat (SILVA e AZEVEDO, 2009). O quadro de análise de variância das trocas gasosas, potencial de água no xilema, clorofila e fluorescência está presente na Tabela 1 enquanto que as avaliações de massa seca na Tabela 2.

Tabela 1. Quadro de análise de variância para trocas gasosas, potencial de água no xilema, clorofila e fluorescência.

Coeficiente de variação	Grau de liberdade
DH	2
Tipo	1
DH * Tipo	2
Resíduo	18
Total	23

Tabela 2. Quadro de análise de variância para massa seca aérea e radicular.

Coeficiente de variação	Grau de liberdade
DH	2
Tipo	1
DH * Tipo	10
Resíduo	18
Total	35

4 Resultados

4.1 Condições ambientais no interior da casa de vegetação

A temperatura média para o período do experimento foi de 25 °C, sendo que no período de aplicação do DH a temperatura variou de 15 a 33 °C. A Umidade Relativa variou de 30 a 40 % nos 10 primeiros dias, porém após este período ela se manteve em limiares superiores a 50% e inferiores a 90%, mostrando uma média de 60% para o período de execução do experimento. O déficit de vapor de pressão se manteve acima de 2,5 kPa nos 10 primeiros dias, sendo que após este período ela se manteve entre 0,5 e 1,5 kPa, levando a uma média de 1,1 kPa. A radiação solar registrada variou de 7 MJ m⁻²dia⁻¹ nos dias mais ensolarados até 2 MJ m⁻²dia⁻¹ nos dias mais nublados, sendo que se manteve na média de 5,38 MJ m⁻²dia⁻¹. Os dados de temperatura, déficit de vapor de

pressão e radiação durante as avaliações de trocas gasosas e fluorescência da clorofila podem ser observados na Tabela 3.

Tabela 3. Condições ambientais durante a coleta de dados. T: temperatura média; Δe : déficit de pressão de vapor; I: irradiância.

Dias de DH	T (°C)	$\Delta e(kPa)$	I ($W\ m^{-2}$)
3º dia, manhã	23,4	0,75	123
3º dia, tarde	32,8	2,48	442
12º dia, manhã	23,2	0,76	262
12º dia, tarde	25,6	1,14	287

4.2 Trocas gasosas e potencial de água no xilema

A significância dos tratamentos e suas interações podem ser vistas na Tabela 4. Para facilitar a compreensão, os parâmetros que tiveram significância da interação DHxTipo são mostrados em gráficos, enquanto os que tiveram significância para apenas um dos fatores são mostrados em tabelas.

Tabela 4. Significância dos parâmetros de trocas gasosas e potencial de água no xilema (Ψ). DH: déficit hídrico; Tipo: tipo de crescimento.

	Assimilação	Condutância	Transpiração	CO ₂ Interno	EUA	Ψ
3º dia, manhã	DHxTipo*	DHxTipo**	DHxTipo**	DH*	DH*	DH*
3º dia, tarde	DH**	DH*	DH*	ns	DH*	TIPO*
12º dia, manhã	DHxTipo*	DHxTipo**	DHxTipo*	DH**	DH*	DH**
12º dia, tarde	DHxTipo*	DH**	DH**	ns	DH*	TIPO**

*F significativo a 5%

**F significativo a 1%

4.2.1 Assimilação de CO₂ (A)

Houve significância para o DH na tarde do 3º dia, sendo que nas demais coletas houve significância para a interação DH x Tipo. Na manhã do 3º dia, o tipo determinado controle teve uma menor assimilação ($3,41\ \mu mol\ CO_2\ m^{-2}s^{-1}$) que o seu equivalente do

tipo indeterminado sob o mesmo regime hídrico ($5,53 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). O tipo determinado sob DH severo foi o que teve a menor taxa ($2,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que o tipo indeterminado severo teve a maior taxa de assimilação ($6,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Na tarde do 3º dia o tratamento controle teve a maior taxa de ($8,57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que os tratamentos moderado e severo tiveram as menores taxas ($2,4$ e $1,97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Figura 10).

Os dados coletados no 12º dia não coincidiram muito com os dados do 3º dia, possivelmente devido às diferenças de temperatura, déficit de pressão de vapor e radiação. Na manhã do 12º dia o tipo determinado sob tratamento moderado teve a maior taxa ($9,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) seguido pelos tratamentos do tipo indeterminado (em níveis decrescentes de $6,84$; $6,17$ e $5,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para os tratamentos severo, moderado e controle, respectivamente), não havendo diferença significativa entre estes últimos. O tipo determinado severo foi o que teve a taxa mais baixa de todas ($2,43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na manhã do 12º dia. Na coleta da tarde do 12º dia, o tipo determinado controle obteve a maior taxa de assimilação ($8,52 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que o moderado e o severo tiveram taxas menores ($2,97$ e $2,43 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). No tipo indeterminado os tratamentos controle e severo obtiveram as maiores taxas ($4,88$ e $4,64 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que o tratamento moderado teve uma taxa menor ($1,42 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Figura 10).

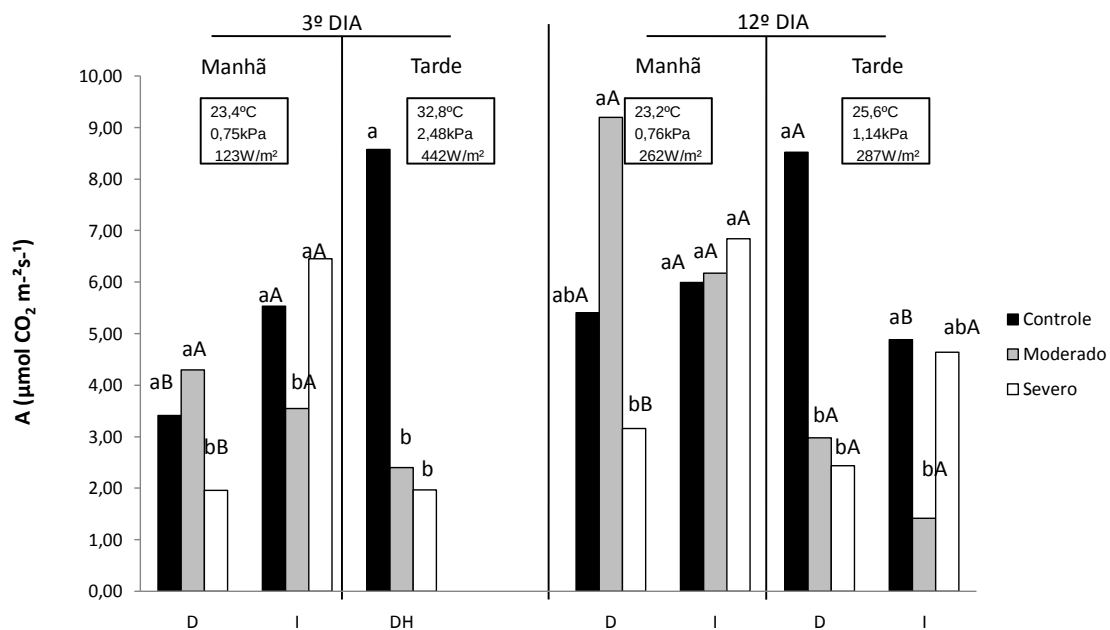


Figura 10. Taxa de assimilação de Carbono (A), em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Letras minúsculas referem-se ao efeito do DH e letras maiúsculas referem-se ao tipo de crescimento (D = determinado; I = indeterminado). Colunas demonstrando as mesmas letras não são significativamente diferentes a Teste de F < 5%.

4.2.2 Condutância Estomática (gs)

Houve significância para a interação DH x Tipo apenas para as coletas da manhã, sendo que à tarde houve significância apenas para com o DH. Na manhã do 3º dia o tipo determinado apresentou taxas decrescentes de condutância (0,22, 0,10 e 0,02 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que o tipo indeterminado teve um decréscimo significativo do controle para o moderado (0,17 e 0,04 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e um aumento no severo (0,21 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Este padrão não foi muito similar ao encontrado na manhã do 12º dia, sendo que o tipo determinado não registrou uma queda acentuada do controle para o moderado (0,27 e 0,25 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), porém houve uma queda alta para o severo (0,03 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que no tipo indeterminado houve uma alta condutância estomática no controle (0,41 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e baixos valores no moderado e no severo (0,13 e 0,10 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$). A condutância estomática nas coletas à tarde foi maior para o controle (0,34 e 0,46 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e menores para o moderado e severo (0,04 e 0,05 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Figura 11).

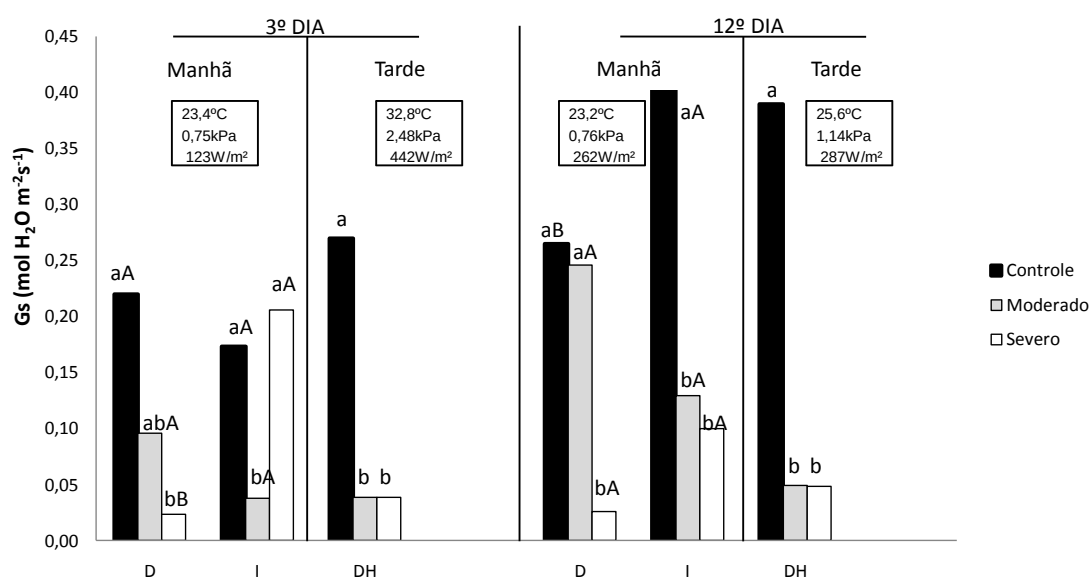


Figura 11. Condutância Estomática (g_s) em $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Letras minúsculas referem-se ao efeito do déficit hídrico (DH) e letras maiúsculas referem-se ao tipo de crescimento (D = determinado; I = indeterminado). Colunas demonstrando as mesmas letras não são significativamente diferentes a Teste de $F < 5\%$.

4.2.3 Transpiração (E)

Houve significância para a interação DH x Tipo apenas para as coletas da manhã, sendo que à tarde houve significância apenas para com o DH. Na manhã do 3º dia o tipo determinado apresentou taxas decrescentes de transpiração (1,49; 1,13 e 0,47 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que o tipo indeterminado teve um decréscimo significativo do controle para o moderado (1,62 e 0,69 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e um aumento no severo (1,92 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Este padrão não foi muito similar ao encontrado na manhã do 12º dia, sendo que o tipo determinado registrou uma elevação da transpiração do controle para o moderado (1,63 e 1,96 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), porém houve uma diminuição no severo (0,58 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), enquanto que no tipo indeterminado houve uma alta condutância estomática no controle (2,05 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e baixos valores no moderado e no severo (1,44 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

A transpiração nas coletas à tarde tiveram padrões similares, sendo maior para o controle (3,68 no 3º dia e 2,67 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no 12º dia) e baixas para o moderado (0,97 no 3º dia e 0,70 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no 12º dia) e severo (1,15 no 3º dia e 0,79 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ no 12º dia) (Figura 12).

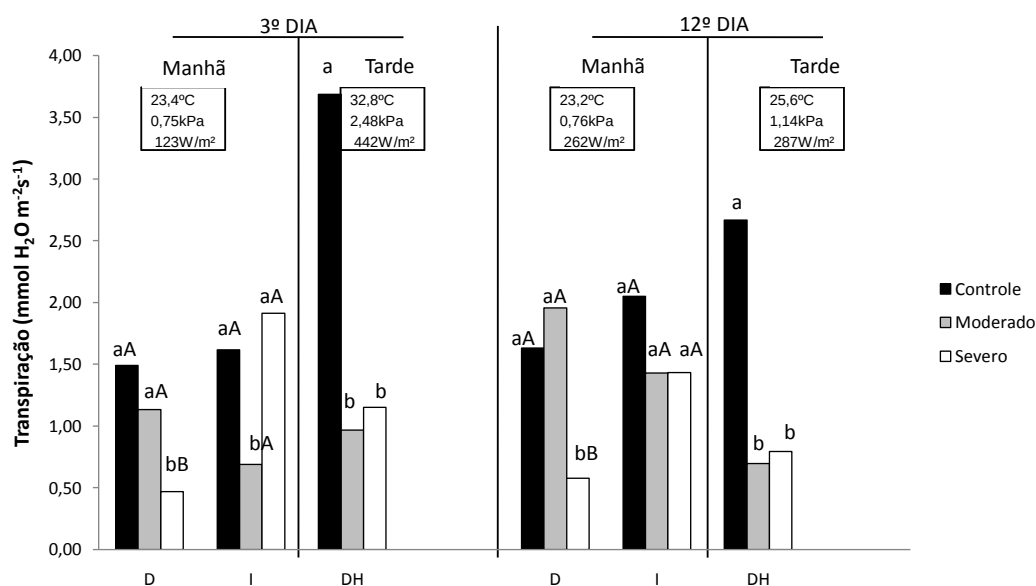


Figura 12. Transpiração, em $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Letras minúsculas referem-se ao efeito do DH e letras maiúsculas referem-se ao tipo de crescimento (D = determinado; I = indeterminado). Colunas demonstrando as mesmas letras não são significativamente diferentes a Teste de F < 5%.

4.2.4 CO₂ interno (Ci)

Não houve significância para com o Tipo nas coletas matinais, mas houve significância para com o DH. O tratamento controle apresentou o maior nível de CO₂, de 358 ppm no 3º dia e 325 ppm no 12º dia. Os tratamentos moderado e severo apresentaram taxas de 266 ppm e 284 ppm no 3º dia e 269 e 213 no 12º dia. Não houve qualquer significância para com os níveis de CO₂ interno nas coletas à tarde, sendo que à tarde do 3º dia mostrou valores de 213 ppm a 325 ppm (média geral de 367 ppm) e na tarde do 12º dia os valores variaram de 219 a 311 ppm (média de 261 ppm) (Tabela 5).

Tabela 5. Níveis de CO₂ interno em trifólios de soja, em ppm.

	CO ₂ interno (ppm)		
	Controle	Moderado	Severo
3º dia, manhã	358 a	266 b	284 b
3º dia, tarde	277 ns	416 ns	409 ns
12º dia, manhã	325 a	269 b	213 c
12º dia, tarde	311 ns	252 ns	219 ns

Letras diferentes na linha diferem entre si a teste de F <5%.Ns: não significativo

4.2.5 Eficiência do uso da água (EUA)

Não houve significância para com o tipo de crescimento, mas houve para com o DH. O controle apresentou uma variação de 2,48 a 3,11 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$. O moderado apresentou uma variação de 2,14 a 4,47 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ e o severo apresentou uma variação de 1,58 a 5,12 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ (Tabela 6).

Tabela 6. Valores de EUA, em $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$.

	EUA ($\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$)		
	Controle	Moderado	Severo
3º dia, manhã	2,86 b	4,47 a	3,77 ab
3º dia, tarde	2,32 a	2,14 a	1,58 a
12º dia, manhã	3,11 b	4,51 a	5,12 a
12º dia, tarde	2,48 b	3,31ab	4,63 a

Letras diferentes na linha diferem entre si a teste de F <5%.

4.2.6 Potencial hídrico do xilema (Ψ)

Nas coletas do “predawn” houve significância para com o DH, enquanto que nas coletas à tarde houve significância para com o tipo de crescimento.

No “predawn”, o controle mostrou potenciais de -0,09 e -0,10 MPa. O moderado mostrou valores de -0,19 e -0,12 MPa e o severo teve -0,18 e -0,30 MPa.

À tarde o tipo determinado apresentou potenciais de -0,34 e -0,26 Mpa, enquanto que o tipo indeterminado mostrou valores de -0,47 e -0,36 MPa (Tabela 7).

Observando os sintomas visuais, percebeu-se que as plantas submetidas ao nível controle não chegavam a apresentar murcha das folhas em qualquer momento do dia, já as plantas submetidas ao nível moderado apresentavam folhas murchas apenas à tarde (± 1200) e as plantas submetidas ao nível severo apresentavam murcha o dia todo.

Tabela 7. Potencial de água da folha ao predawn e à tarde, em MPa.

Ψ	Potencial de água na folha (MPa)		
	Controle	Moderado	Severo
Predawn 3º dia	-0,09 a $\pm 0,035$	-0,19 b $\pm 0,051$	-0,18 b $\pm 0,077$
Predawn 12º dia	-0,10 a $\pm 0,03$	-0,12 a $\pm 0,066$	-0,30 b $\pm 0,15$
	Determinado	Indeterminado	
Tarde, 3º dia	-0,34 a $\pm 0,106$	-0,47 b $\pm 0,103$	
Tarde, 12º dia	-0,26 a $\pm 0,086$	-0,36 b $\pm 0,146$	

Letras diferentes na linha diferem entre si a teste de F <5%.

4.3 Índice de clorofila e Fluorescência da clorofila “a” das folhas

A significância dos tratamentos e suas interações podem ser vistas na tabela 8.

Tabela 8. Significância dos níveis de clorofila e parâmetros de fluorescência:

	Clorofila	Fv/Fm	$\Delta v/Fm'$	ETR	NPQ
3º dia, manhã	ns	ns	DH*	ns	ns
3º dia, tarde		ns	DH*	DH*	ns
12º dia, manhã	ns	ns	DH*	DHxTipo *	DH**
12º dia, tarde		ns	ns	ns	TIPO*

*F significativo a 5%

**F significativo a 1%

ns: não significativo

4.3.1 Índice de clorofila

Não houve significância nos níveis de clorofila para os fatores de DH e tipo de crescimento. Porém o índice de clorofila variou de 25 a 45, sendo que o menor valor foi encontrado no tipo determinado sob tratamento severo no 3º dia, enquanto que o maior valor foi encontrado no tipo indeterminado ao 12º dia (Figura 13).

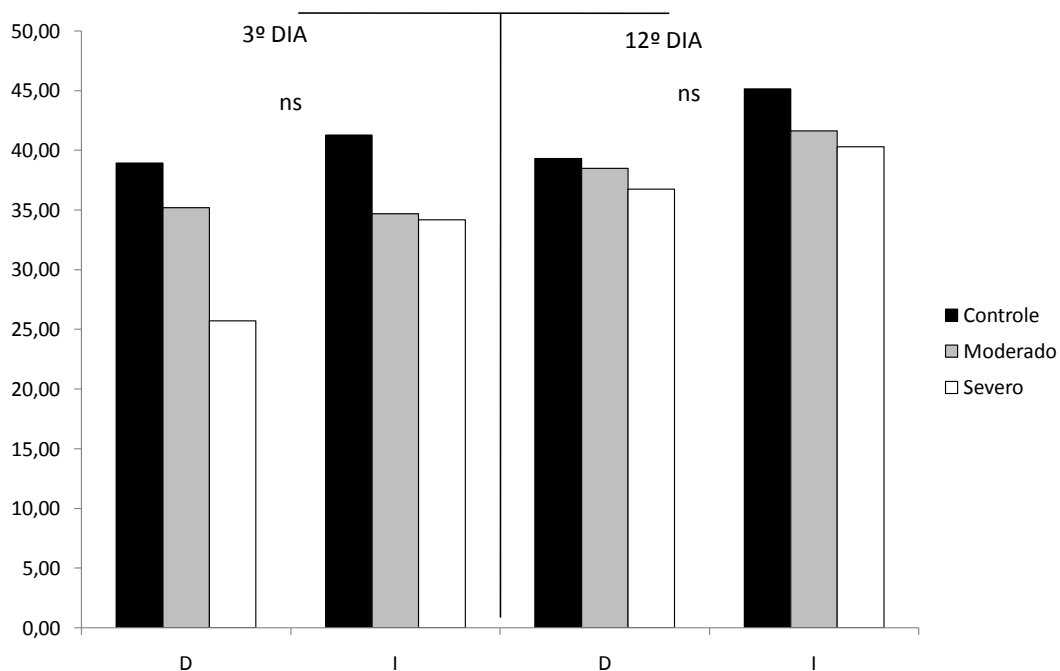


Figura 13. Índice de clorofila, em índice Falker

4.3.2 Medidas de fluorescência da clorofila “a”

O rendimento quântico potencial avaliado pela razão F_v/F_m , após a adaptação do trifólio ao escuro variou entre 0,82 e 0,87 entre as plantas nos diferentes tratamentos, sendo que não houve significância para com os dados coletados (Figura 14). Quanto ao $\Delta F/F_m'$ houve significância para com o déficit hídrico nas coletas do 3º dia e na manhã do 12º dia, porém não houve significância para a tarde do 12º dia. Na manhã do 3º dia os tratamentos Controle e Moderado apresentaram valores mais altos (0,8) do que o tratamento Severo (0,7) e este padrão foi similar na manhã do 12º dia. Na tarde do 3º dia houve uma leve queda (0,7 a 0,62) em relação à manhã e na tarde do 12º dia a média ficou em 0,79 (Figura 15).

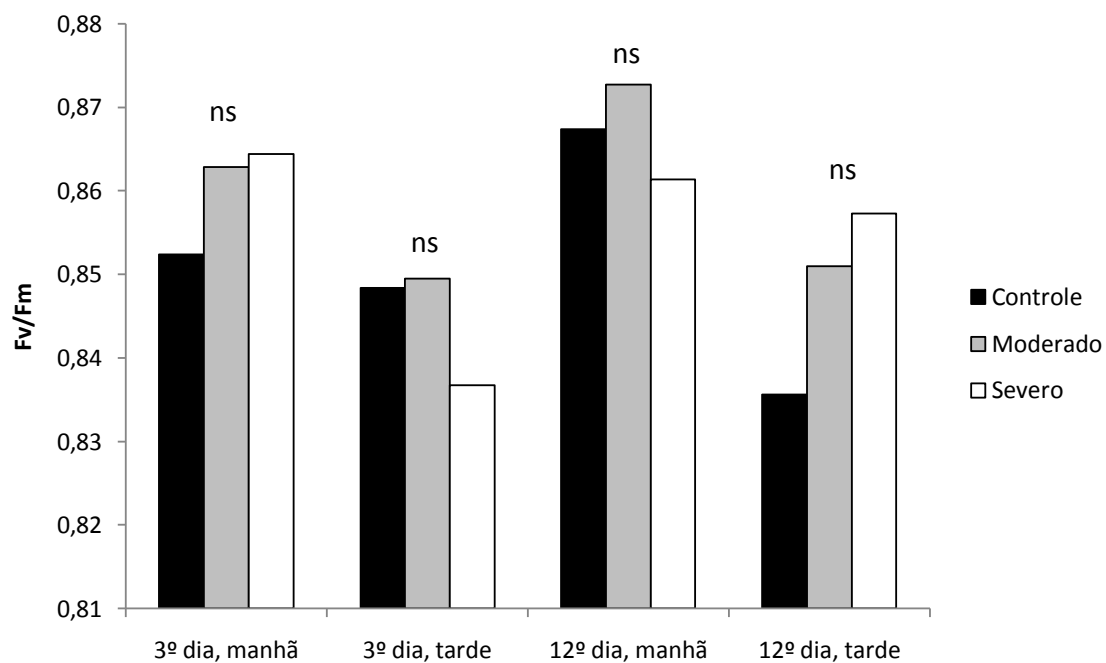


Figura 14. Eficiência do PSII (F_v/F_m) em trifólios de soja submetidos a diferentes regimes hídricos.

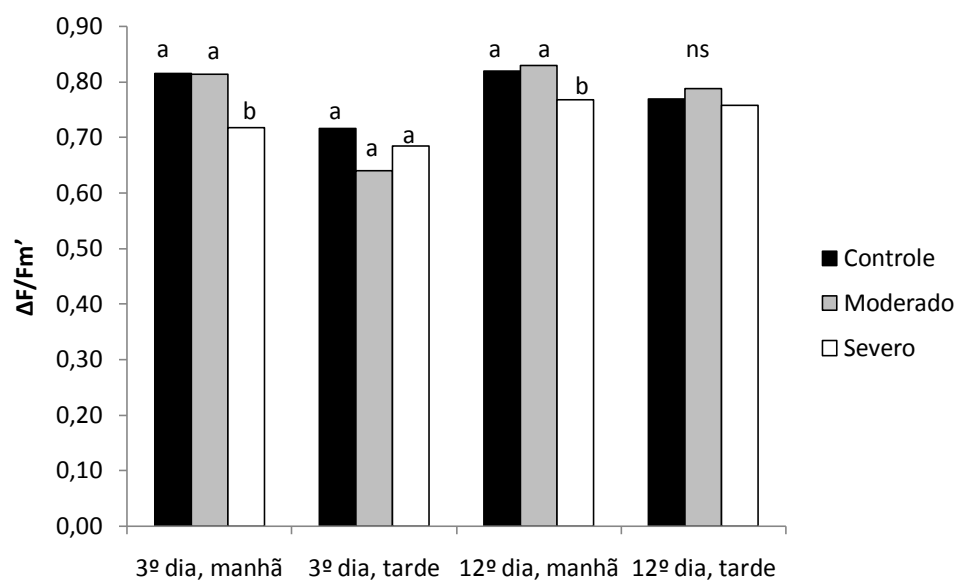


Figura 15. Eficiência de excitação e captura pelos centros abertos do FSII ($\Delta F/F_m'$) em trifólios de soja submetidos a diferentes regimes hídricos. Letras minúsculas referem-se ao efeito do déficit hídrico. Colunas com letras iguais não são significativamente diferentes a Teste de $F < 5\%$.

4.3.3 Fluxo relativo de elétrons (ETR)

Não houve significância para com o fluxo relativo de elétrons na manhã do 3º dia (média de $14,46 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Na tarde do 3º dia houve significância apenas para o DH, sendo que o controle apresentou níveis mais altos ($66,54 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) que o moderado ($41,25 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e o severo ($29,40 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Na manhã do 12º dia houve significância para a interação DH x Tipo, sendo que o tipo determinado apresentou taxas de $12,13 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o controle, $12,83 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o moderado e $21,38 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o severo e o tipo indeterminado apresentou taxas de $39,33 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o controle, $13,03 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o moderado e $27,30 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para o severo. Não houve significância na tarde do 12º dia (média de $35,85 \mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Figura 16).

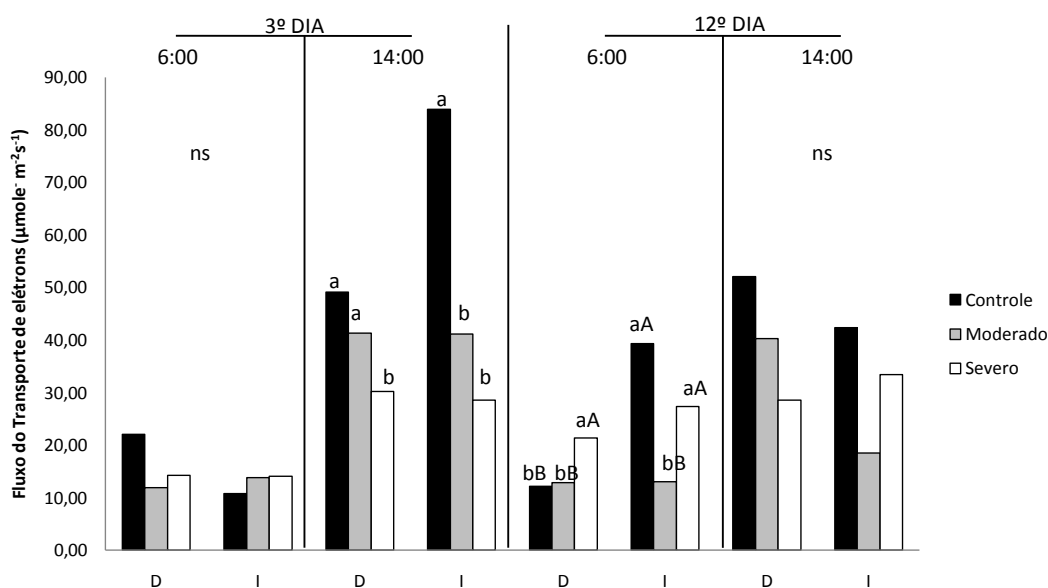


Figura 16. Fluxo do transporte de elétrons (ETR) em $\mu\text{mole}^{-1} \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Letras minúsculas referem-se ao efeito do déficit hídrico (DH) e letras maiúsculas referem-se ao tipo de crescimento (D = determinado; I = indeterminado). Colunas demonstrando as mesmas letras não são significativamente diferentes a Teste de F < 5%.

4.3.4 Coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ)

Nas avaliações do 3º dia, o coeficiente de dissipação não-fotoquímica esteve acima de 2,5 na manhã e acima de 3,0 na tarde, embora não houvesse significância entre os tratamentos. Na manhã do 12º dia o controle teve um nível de dissipação de 2,75 e

2,59 para os tipos determinado e indeterminado, respectivamente, sendo que sua dissipação caiu para valores abaixo de 2,0 nos tratamentos moderado e severo (Figura 17).

Na tarde do 12º dia houve um aumento da dissipação em todos os tratamentos, sendo que o tipo determinado no controle teve a maior dissipação, de 3,64, enquanto os demais variaram entre 3,12 e 3,37 (Figura 17).

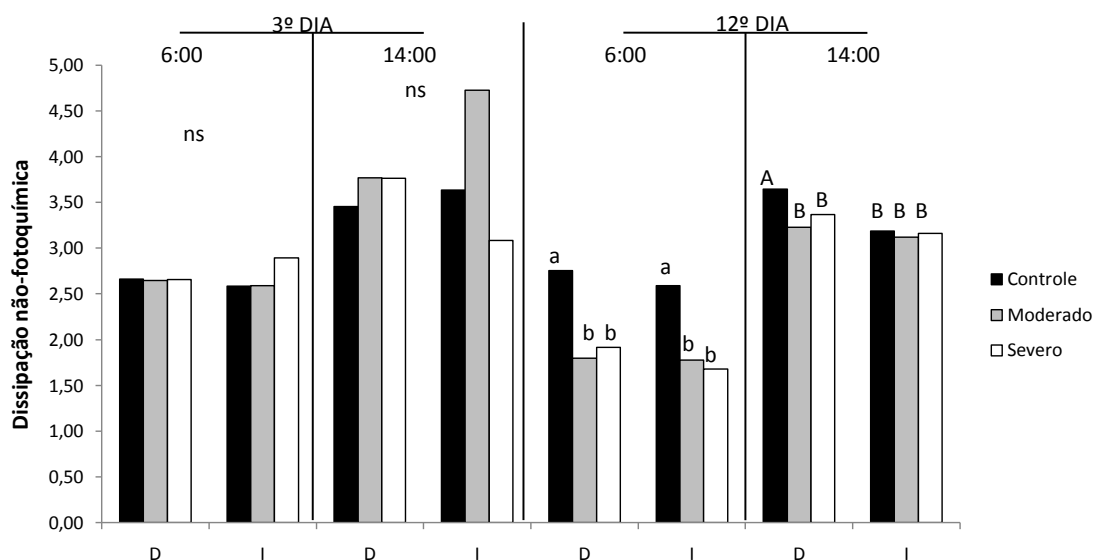


Figura 17. Coeficiente de dissipação não-fotoquímica (NPQ). Letras minúsculas referem-se ao efeito do déficit hídrico (DH) e letras maiúsculas referem-se ao tipo de crescimento (D = determinado; I = indeterminado). Colunas demonstrando as mesmas letras não são significativamente diferentes a Teste de F < 5%.

4.4 Massa seca radicular

Não houve significância para os resultados da massa seca radicular (Figura 18), embora as médias do tratamento controle tenham ficado mais altas que os tratamentos moderado e severo.

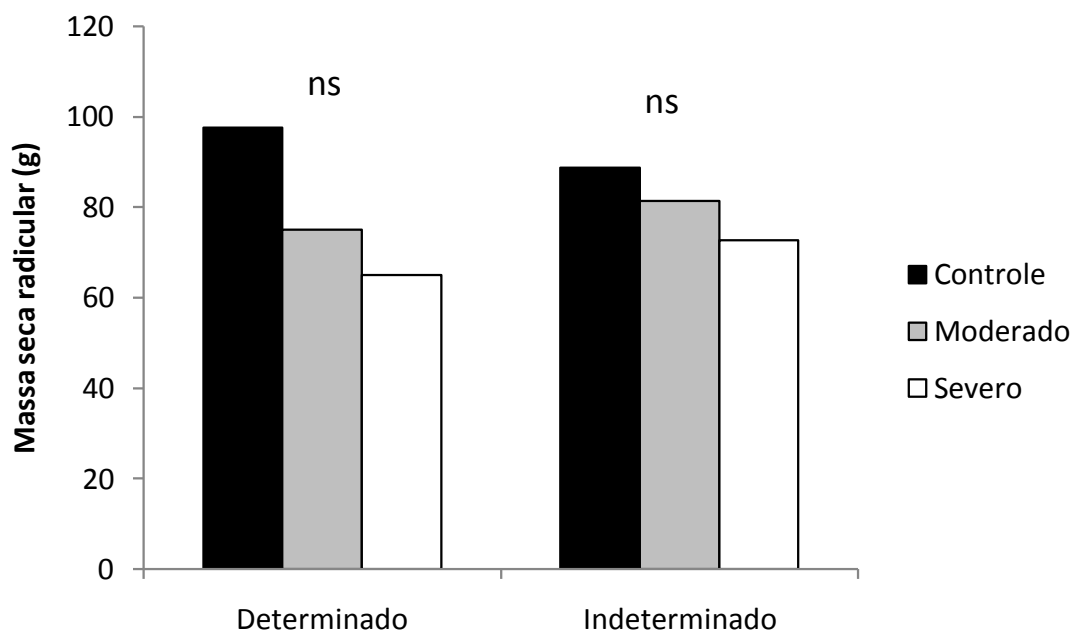


Figura 18. Massa seca radicular de cultivares de soja determinadas e indeterminadas submetidas aos diferentes regimes hídricos, em gramas.

4.5 Massa seca aérea

Não houve significância para com o tipo de crescimento, apenas para com o DH. A massa seca da parte aérea teve maiores valores para o tratamento controle, sendo que o tipo determinado apresentou uma média de 64 g enquanto que o tipo indeterminado apresentou uma massa de 60 g. Os tratamentos moderado e severo diferiram significativamente ao controle, mas não entre si, sendo que o tipo determinado apresentou valores de 40 g e 33 g para o moderado e o tipo indeterminado apresentou valores de 45 g e 33 g (Figura 19).

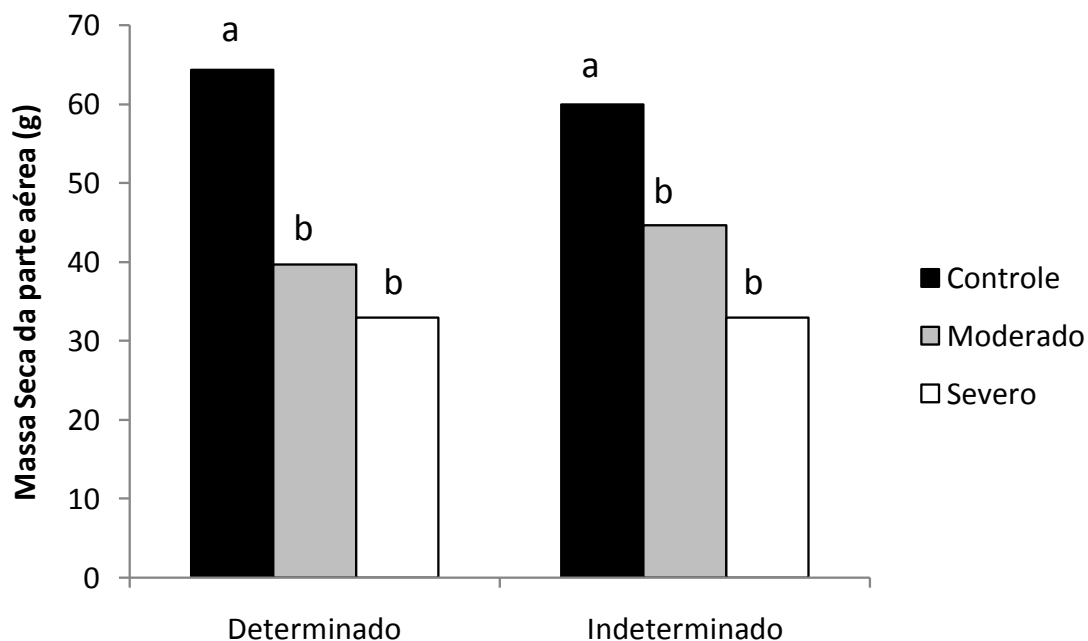


Figura 19. Massa seca da parte aérea de duas plantas por vaso, em gramas. Letras minúsculas referem-se ao efeito do déficit hídrico (DH). Colunas demonstrando as mesmas letras não são significativamente diferentes a Teste de F < 5%.

5 Discussão

A análise da dinâmica, duração, intensidade e frequência da ocorrência do déficit hídrico na soja e suas respostas para com as características de trocas gasosas é vasta (BUNCE 1999; EARL, 2002; FLEXAS et al., 2006; BERTOLLI et al., 2012; CATUCHI et al., 2012). Ocorreu um aumento da taxa de assimilação de CO₂ da manhã para a tarde nas plantas bem hidratadas e isto pode ser atribuído ao aumento de radiação. No entanto estas taxas diminuíram consideravelmente para o tipo determinado quando submetido aos déficits moderado e severo enquanto que o tipo indeterminado manteve taxas de assimilação elevadas e isto pode ser atribuído a maiores valores de condutância e transpiração. Tanaka e Shiraiwa (2009) afirmaram que o tipo indeterminado possui maior densidade estomática e por consequência maior condutância estomática, e isto pode ser comprovado no presente trabalho quando ambos os tipos de crescimento foram sujeitos ao déficit hídrico severo, sendo que o tipo indeterminado demonstrou maiores valores de condutância estomática.

Os valores de condutância estomática encontrados para os três níveis de déficit hídrico aplicados são condizentes com o que foi encontrado por Ribas-Carbo et al. (2005) para o tipo determinado, mas não para o tipo indeterminado. A quantificação da condutância estomática e da transpiração são ótimos indicadores de déficit hídrico na soja (OOSTERHUIS, 1987) e são fortemente afetadas por fatores ambientais aos quais as folhas são sensíveis (KAO; FORSETH, 1992a). Os fatores ambientais podem ajudar a explicar a falta de significância para com as características de transpiração e condutância estomática para com os tipos de crescimento quando estavam expostos a condições de temperatura, radiação, déficit de vapor de pressão e déficit hídrico altos, como na tarde do 3º dia. Contudo quando as condições ambientais estão mais favoráveis, como na manhã, diferenças nas características de trocas gasosas podem ser encontradas para ambos os tipos. Isto pode significar que sob condições atmosféricas mais limitantes as diferenças entre os tipos de crescimento são imperceptíveis ou inexistentes.

A falta de significância para com o tipo de crescimento na assimilação, condutância estomática e transpiração da tarde do 3º dia pode ser atribuída ao alto valor do déficit de pressão de vapor (2,48 kPa). Nas coletas do 12º dia, a assimilação, condutância e transpiração foram geralmente altas para as plantas do controle e do moderado para o período da manhã, sendo que à tarde o moderado teve queda. Bunce (1999) afirmou que o movimento estomático da soja é fortemente controlado por algum sinal produzido na folha sob variações de potencial hídrico. Não foi possível comprovar esta afirmação para com os dados de potencial coletados no 3º e 12º dias à tarde, pois não houve diferença significativa para com o déficit hídrico, mas houve para com o tipo de crescimento, sendo que o tipo indeterminado demonstrou ter menores potenciais, enquanto que os parâmetros de condutância estomática, transpiração e assimilação se mantiveram altos para com o déficit hídrico severo.

Eck et al. (1983) ao analisarem os efeitos do déficit hídrico na eficiência do uso da água (EUA) de uma cultivar de soja determinada mostrou que plantas não submetidas ao déficit hídrico, ou déficit hídrico moderado, tinham maiores valores de EUA do que as submetidas ao déficit severo. Isso contraria os resultados obtidos no presente trabalho, principalmente na coleta matinal do 12º dia, onde plantas com maior déficit hídrico tiveram um aumento de EUA em relação às bem hidratadas, o que de certa forma pode ser comprovado por Liu et al. (2005), que afirmaram que déficits hídricos moderados aumentavam os valores de EUA. Na tarde do 3º dia não

houve diferença significativa para com a EUA, no entanto as variações de 2 a 5 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ são condizentes com o encontrado na literatura (KAO; FORSETH, 1992b; LI et al., 2013). Um motivo para a diferença encontrada por Eck et al. (1983) se deve à metodologia, onde os autores calcularam a EUA através da razão do rendimento de grãos pelo balanço hídrico do solo junto com a irrigação e precipitação, enquanto que no presente trabalho a EUA foi calculada *in situ*, através da razão da assimilação de CO_2 pela transpiração. Pode-se supor que comparações entre valores de EUA encontradas em diferentes trabalhos só podem ser feitas se a metodologia e as condições atmosféricas forem semelhantes.

O decréscimo de CO_2 interno com a intensificação do déficit hídrico nas avaliações matinais é condizente com as afirmações de Earl (2002) e Ribas-Carbo et al. (2005) e isto pode ser atribuído ao fechamento estomático. O motivo para a não significância dos teores de CO_2 à tarde pode ser atribuído ao fechamento estomático, visto que os valores médios de $\Delta F/F_m'$ tendiam a ser menores à tarde, o que levou a uma diminuição da assimilação de CO_2 , fazendo com que este fosse acumulado no espaço intracelular das folhas.

Alta transpiração e alta condutância estomática sob déficit hídrico levam a menores valores de EUA (BLUM, 2009). Madhu e Hatfield (2014) afirmaram que a EUA da soja é negativamente correlacionada com a condutância estomática, CO_2 interno e transpiração, e isso também foi comprovado por Earl (2002), o qual verificou que menores concentrações de CO_2 interno são devido a menores condutâncias estomáticas e que baixos valores para ambos levam a altos valores de eficiência do uso da água (EUA), o que pode ser comprovado na coleta matinal do 12º dia deste trabalho. Nas demais coletas isso não pode ser confirmado, devido à falta de significância para o CO_2 interno e EUA à tarde. A diminuição da transpiração, condutância estomática, assimilação de carbono e o aumento da EUA do controle para o severo foi semelhante aos dados encontrados por Fenta et al. (2013) que também mostraram que o potencial de água no xilema diminuía de forma diferente para cada cultivar de soja à medida que o déficit se intensificava, o que foi percebido nas coletas do potencial hídrico à tarde, das quais o tipo indeterminado apresentou potenciais mais baixos.

A transpiração de uma dada cultura diminui conforme seu potencial de água no xilema fica mais baixo (ITIER et al., 1992), já a condutância estomática diminui antes que o potencial da água na folha seja afetado (CORNIC; BRIANTAIS, 1991) levando a menores taxas de assimilação (KISHITANI; TSUNODA, 1982). A redução da perda de

água pelo fechamento estomático é uma das respostas das plantas para manter um alto potencial de água nas folhas enquanto o déficit hídrico se intensifica (OHASHI et al., 2006).

A leitura do potencial de água no “predawn” não indicou significância para com os tipos de crescimento, onde as plantas submetidas ao déficit hídrico apresentaram potenciais mais baixos, assim como encontrado por Villalobos-Rodriguez e Shibles (1985), no entanto houve significância para com o tipo de crescimento à tarde, sendo que os valores do potencial (-0,26 a -0,47 MPa) são condizentes para com os valores encontrados por Leport et al. (1998) em diversas culturas da família Fabaceae. Como o tipo indeterminado apresentou potenciais mais baixos que o tipo determinado à tarde, atribui-se que a alta condutância estomática e transpiração do tipo indeterminado durante a manhã aumentou o seu consumo de água, fazendo com que a água contida no substrato fosse consumida mais rapidamente, o que levou à potenciais de água no xilema mais baixos à tarde. Para que uma planta tenha boas condições de sobrevivência para com o déficit hídrico, ela deve ser capaz de manter uma boa condição hídrica durante as horas mais críticas do dia (FARIAS et al, 2001). Buttery et al. (1993) afirmaram que plantas de soja com baixa condutância estomática são mais tolerantes para com o déficit hídrico, embora fossem menos responsivas à irrigação.

A alta produção de uma planta necessita de alta condutância estomática no decorrer do tempo permitindo maior assimilação de CO₂ por área, sob diferentes condições (BLUM, 2009). A assimilação de CO₂ foi maior no tipo indeterminado quando submetido a um déficit hídrico severo na manhã e isso pode ser atribuído a uma maior condutância estomática, o que levou a um maior consumo de água. E o aumento na assimilação de carbono poderia ter levado a um maior acúmulo de biomassa. Porém os resultados da massa seca aérea mostraram menores massas para os tratamentos submetidos ao déficit hídrico. Como não houve diferenças significativas para o acúmulo de massa seca para ambos os tipos submetidos aos mesmos níveis de déficits isso pode significar que a diferença do produto da assimilação do tipo indeterminado para o determinado está sendo usado para outros fins que não sejam o acúmulo de massa seca. De acordo com Blum (2009) a produção de biomassa é altamente ligada à transpiração, dessa forma considera-se que o tipo indeterminado consome mais água que o tipo determinado, porém sem refletir em diferenças de biomassa, levando a acreditar que o tipo determinado é mais adequado para tolerar o déficit hídrico que o tipo indeterminado.

A quantificação da fluorescência de clorofila é uma ferramenta extremamente sensível para a avaliação do aparato fotossintético *in vivo* e é uma técnica muito útil para se quantificar os efeitos de estresses abióticos na fotossíntese sob condições de campo (LAMBERS et al., 2008) e para a identificação de genótipos de soja mais tolerantes ao déficit hídrico (DJEKOUN; PLANCHON, 1991). Os valores de F_v/F_m em uma planta saudável ficam próximos de 0,832, mas podem baixar devido a estresses ambientais (KRAUSE; WEISS, 1991). Neste experimento os valores de F_v/F_m , embora não tenha havido significância, variaram de 0,83 a 0,87, que são valores já encontrados na literatura para soja (KAO; FORSETH, 1992a; HUANG et al., 2006). Caires et al. (2010) afirmaram que o déficit hídrico é capaz de afetar os níveis de clorofila e sua fluorescência, porém as medições de clorofila total, assim como os valores de F_v/F_m encontrados neste trabalho indicam que a intensidade e a duração do déficit hídrico não foram o suficiente para danificar ou causar qualquer limitação ao aparato fotossintético do FSII, o que vai de acordo com os resultados encontrados por Ohashi et al. (2006).

Schreiber et al. (1998) afirmaram que baixos valores de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ podem ser causadas pelo aumento da dissipação não-fotoquímica (NPQ) o que foi confirmado para a soja por Inamullah e Isoda (2005), onde perceberam que decréscimos em $\Delta F/F_m'$ eram acompanhados por aumentos na NPQ em plantas sob déficit hídrico. No presente experimento não houve significância na análise do 3º dia, porém pode-se perceber que os valores de NPQ à tarde estavam maiores que os da manhã, o que ajuda a explicar a queda dos valores de F_v/F_m e $\Delta F/F_m'$ à tarde. O mesmo padrão de aumento da NPQ também pode ser encontrado nas avaliações do 12º dia, porém a avaliação matinal teve significância para com o déficit hídrico e à tarde para com o tipo de crescimento. O que se pode inferir disso é que em condições ambientais menos limitantes (baixa temperatura, déficit de vapor de pressão e radiação) o déficit hídrico torna-se um fator limitante para a NPQ, em nível moderado ou severo. No entanto, esta limitação do déficit hídrico pode ser pequena comparada às condições ambientais mais limitantes, visto que à tarde do 12º dia os valores de NPQ aumentaram, porém sem significância para com o déficit hídrico. Huang et al. (2006), relataram que sob situações de alta intensidade luminosa, a soja aumenta seus valores de NPQ para proteger o seu aparato fotossintético de danos causados por excesso de radiação, o que pode ser confirmado neste presente trabalho, onde os valores de NPQ se apresentavam maiores à tarde do que à manhã. Huang et al. (2006) também mostraram que o aumento da NPQ e a queda nos valores de condutância estomática, transpiração e assimilação trabalhavam em

conjunto para causar a chamada “depressão do meio-dia”, condição em que mesmo com disponibilidade hídrica favorável as folhas da soja se apresentavam murchas.

6 Conclusões

Diferenças entre os parâmetros de trocas gasosas entre os tipos de crescimento da soja podem ser encontradas em situações em que as condições de temperatura, déficit de vapor de pressão e radiação não são limitantes, porém estas diferenças tornam-se inexistentes ou insignificantes quando ambos os tipos são submetidos a condições de alta temperatura, déficit de vapor de pressão e radiação.

O tipo indeterminado possui maior transpiração, condutância estomática e assimilação de CO_2 o que leva a um maior consumo de água e a potenciais mais baixos nos momentos mais críticos do dia, porém não leva a incrementos de massa seca, fazendo com que o tipo indeterminado não seja uma boa escolha para a busca de cultivares de soja mais tolerantes ao déficit hídrico, enquanto que o tipo determinado foi capaz de ter um melhor controle das suas trocas gasosas em condições atmosféricas menos limitantes (durante a manhã), o que resultou em uma economia de água no substrato, que poderia ser utilizada nas horas mais críticas do dia (durante a tarde).

O déficit hídrico no começo do período reprodutivo e de curta duração causa diminuições do teor de clorofila ou danos ao aparato fotossintético, fazendo com que as trocas gasosas sejam os fatores fisiológicos que mais afetam o ganho de biomassa da soja exposta ao déficit hídrico. Contudo pode ter ocorrido a fotoinibição, causada nas horas mais críticas do dia, uma vez que houve uma tendência ao acúmulo de CO_2 interno, mesmo com baixa condutância estomática.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, R.G.; PEREIRA, L.S.; RAES, D.; SMITH, M. Crop evapotranspiration - guidelines for computing crop water requirements. **Irrigation and Drainage Paper**, Rome, n. 56, p.300, FAO, 1998.
- ALLIPRANDINI, L.F.; ABATTI, C.; BERTAGNOLLI, P.F.; CAVASSIM, J.E.; GABE, H.L.; KUREK, A.; MATSUMOTO, M.N.; OLIVEIRA, M.A.R.; PITOL, C.; PRADO, L.C.; STECKLING, C. Understanding soybean maturity groups in Brazil: Enviroment, Cultivar Classification and Stability. **Crop Science**, Madison, v.9, p.801-809, 2009.
- ANYIA, A.O.; HERZOG, H. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. **European Journal of Agronomy**, Berlin, n.20, p.327-339, 2004.
- ARGENTA, G.; SILVA, P.R.F Da; BARTOLINI, C.G.; FORSTHOFER, E.L.; STRIEDER, M. I.; Relação da leitura do clorofilômetro com os teores de clorofila extraíveis e nitrogênio nas folhas de milho. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 13, n. 2, p. 158-167, 2001.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P.J.C. Photosynthesis under stressful enviroments: An overview. **Photosynthetica**, Praga, v.51, n.2, p.163-190, 2013.
- AUGÉ, R.M.; STODOLA, A.J.W.; BROWN, M.S.; BETHLENFALVAY, G.J. Stomatal response of mycorrhizal cowpea and soybean to short-term osmotic stress. **New Phytology**, Lancaster, v.120, p117-125, 1992.
- BENJAMIN, J.G.; NIELSEN, D.C.; Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea. **Field Crops Research**, Akron, n.97, p.248-253, 2006.
- BERTOLLI, S.C.; RAPCHAN, G.L.; SOUZA, G.M. Photosynthetic limitations causes by different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata*. **Photosynthetica**, Praga, v.50, n.3, p.329-336, 2012.
- BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crops Research**, Akron, n.112, p. 119-123, 2009.
- BOUTRAA, T.; SANDERS, F.E. Influence of Water Stress on Grain Yield and Vegetative Growth of Two Cultivarsof Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal of Agronomy and Crop Science**, Leeds, n. 187, p. 251257, 2001.
- BUNCE, J.A. Leaf and root control of stomatal closure during drying in soybean. **Physiologia Plantarum**, Baltimore, v.106, p.190-195, 1999.

- BUTTERY, B.R.; TAN, C.S.; BUZZEL, R.I.; GAYNOR, J.D.; MACTAVISH, D.C. Stomatal numbers of soybean and response to water stress. **Plant and Soil**, Crawley, v.149, p.283-288, 1993.
- CAIRES, A.R.L.; SCHERER, M.D.; SANTOS, T.S.B.; PONTIM, B.C.A.; GAVASSONI, W.L., OLIVEIRA, S.L. Water stress response of conventional and transgenic soybean plants monitored by chlorophyll a fluorescence. **Journal of Fluorescence**, Maryland, v.20, p.645-649, 2010.
- CÁZARES, B. X.; ORTEGA, F. A. R.; ELENES, L. F.; MEDRANO, R. R. Drought Tolerance in Crop Plants. **American Journal of Plant Physiology**, s.l., v.5, n.5 p.241-256, 2010.
- CATUCHI, T. A.; GUIDORIZZI, F.V.C.; CUIDORIZI, K.A.; BARBOSA, A.M.; SOUZA, G.M. Respostas fisiológicas de cultivares de soja à adubação potássica sob diferentes regimes hídricos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.47, n.4, p.519-527, 2012.
- COBER, R.E.; MORRISON, M.J. Regulation of seed yield and agronomic characters by photoperiod sensitivity and growth habit genes in soybean. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v. 120, p. 1005–1012, 2010.
- COMSTOCK, J.P.; EHRLINGER, J.R. Correlating genetic variation in carbon isotopic composition with complex climatic gradients. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v.89, p. 7747-7751, 1992.
- CONAB, Acompanhamento da safra brasileira de grãos. **Safra 2013/14 - Nono Levantamento**, Brasília, v.1, n.9, 2014.
- CONFALONE, A.; DUJMOVICH, M.N.; Influência do “déficit” hídrico sobre a eficiência da radiação solar em soja. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v.5, n.3, p.195-198, 1999.
- CREELMAN, R.A.; MASON, H.S.; BENSON, R.J.; BOYER, J.S.; MULLET, J.E. Water Deficit and Abscissic Acid Cause Differential Inhibition of Shoot versus Root Growth in Soybean Seedlings. **Plant Physiology**, Lewes v.92, p.205-214, 1990.
- DESCLAUX, D.; ROUMET, P. Impact of drought stress on the phenology of two soybean (*Glycine max* L. Merr) cultivars. **Field Crops Research**, Akron, v. 46, p. 61-70, 1996.
- DIALLO, A.T.; SAMB, P.I., ROY-MACAULEY, H. Water status and stomatal behavior of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp, plants inoculated with *Glomus* species at low soil moisture levels. **European Journal of Soil Biology**, Braunschweig n.37, p.187-196, 2001.
- DJEKOUN, A.; PLANCHON, C. Tolerance to low leaf water potential in soybean genotypes. **Euphytica**, Wageningen, v.55, p.247-253, 1991.

- DORLODOT, S.; FORSTER, B.; PAGÈS, L.; PRICE, A.; TUBEROSA, R.; DRAYE, X. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v.12, n.10, p. 474-481, 2007.
- DORNBOS, D.L.J.; MULLEN, R.E. Influence of stress during soybean seed fill on seed weight, germination, and seedling growth rate. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 71, n. 2, p. 373-383, 1991.
- EARL, J. H. Stomatal and non-stomatal restrictions to carbon assimilation in soybean (*Glycine max*) lines differing in water use efficiency. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, n.48, p.237-246, 2002.
- ECK, H.V.; MATHERS, A.C.; MUSICK, J.T. Plant Water Stress at Various Growth Stages and Growth and Yield of Soybeans. **Field Crops Research**, Akron, v. 17, n.1, p. 1-16, 1987.
- ELSTON, J.; BUNTING, A. H. Water relations in legume crops. *Advances in Legume Sciences*, **Royal Botanic Gardens**, Kew, p. 37-42, 1980.
- EMAM, Y.; SHEKOOFA, A.; SALEHI, F.; JALALI, A. H. Water Stress Effects on Two Common Bean cultivars with contrasting Growth Habits. **American Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science**, s.l., n.9, v. 5, p. 495-499, 2010.
- EMBRAPA, Sistemas de Produção 11 – **Tecnologias de Produção de Soja Região Central do Brasil**, Londrina – PR, p. 219, 2007.
- FAO, Food and Agriculture Organization, **Food and Agricultural commodities production, commodities by country**, FAOSTAT, 2012. Disponível em <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>. Acesso em 08 de Maio de 2014.
- FARIAS, J.R.B.; ASSAD, E.D.; ALMEIDA, I.R.; EVANGELISTA, B.A.; LAZZAROTTO, C. NEUMAIER, N.; NEPOMUCENO, A.L. Caracterização de risco de déficit hídrico nas regiões produtoras de soja no Brasil. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v.9, n.3, p.415-421, 2001.
- FARIAS, J.R.B.; NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N. **Ecofisiologia da soja**. Circular técnica 48. Embrapa: Londrina. PR, 2007.
- FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E. **Stages of soybean development**. Ames, Iowa State University, p. 12, 1977.
- FENTA, B.A.; DRISCOLL, S.P.; KUNERT, K.J.; FOYER, C.H.; Characterization of Drought-Tolerance Traits in Nodulated Soya Beans: The Importance of maintaining Photosynthesis and Shoot Biomass Under Drought-Induced Limitations on nitrogen Metabolism. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Leeds, n.198, p.92-103, 2012.
- FIRMANO, R.S.; KUWAHARA, F.A.; SOUZA, G.M. Relação entre adubação fosfatada e deficiência hídrica em soja. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.39, n.7, p.1967-1973, 2009.

FLEXAS, J.; RIBAS-CARBÓ, M.; BOTA, J.; GALMÉS, J.; HENKLE, M.; MARTINEZ-CAÑELLAS, S.; MEDRANO, H.; Decrease Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. **New Phytologist**, Lancaster, v.172, n.1, p.73-82, 2006.

HARTWIG, E.E.; EDWARDS, C.J. Effects of Morphological Characteristics Upon Seed Yield in Soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v. 60, n. 1, p. 64-65, 1970.

HASKETT, J.D.; PACHEPSKY, Y.A.; ACOCK, B. Effect of climate and atmospheric change on soybean water stress: a study of Iowa. **Ecological Modelling**, Towson, v.135, p.265-277, 2000.

HEATHERLY, L.G.; ELMORE, R.W. Managing inputs for peak production. **Soybeans: improvement, production and uses**, ed. 3, Madison, p. 451-536, 2004.

HIRASAWA, T.; NAKAHARA, M.; IZUMI, T.; IWAMOTO, Y.; ISHIHARA, K. Effects of pre-flowering soil moisture deficits on dry matter production and ecophysiological characteristics in soybean plants under drought conditions during grain filling. **Plant Production Science**, Tokyo, v.1, p.1 p. 8-17, 1998.

HOPKINS, W. G.; HÜNER, P. A. N. **Plant physiology** - 4th ed. P. 26-33 e 230. Wyley, 2009.

HUBERTY, A.F.; DENNO, R.F. Plant Water Stress and Its Consequences for Herbivorous Insects: A New Synthesis. **Ecology**, Davis, v. 85, n.5, p. 1383-1398, 2004.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Pesquisa. **Levantamento Sistemático da produção Agrícola**: Indicadores. Estatística da Produção Agrícola. Disponível em: http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/indicadores/agropecuaria/ispa/estProdAgr_201310.pdf. Acesso em: 08 de Maio de 2014.

INAMULLAH, ISODA, A. Adaptive responses of soybean and cotton to water stress II. Changes in CO₂ assimilation rate, chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index in relation to leaf temperature. **Plant Production Science**, Tokyo, v.8, n.2, p.131-138, 2005.

ISHIBASHI, Y.; YAMAGUCHI, H.; YUASA, T.; INOUE, N.I.; ARIMA, S.; ZHENG, S.H.; Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants. **Journal of Plant Physiology**, Toronto, n.168, p.1562-1567, 2011.

ITIER, B.; FIURA, D.; BELABBES, K.; KOSUTH, P., RANA, G.; FIGUEIREDO, L. Relations between relative evapotranspiration and predawn leaf water potential in soybean grown in several locations. **Irrigation Science**, Dordrecht, v.13, p.109-114, 1992.

JALEEL, C.A.; MANIVANNAN, P.; WAHID, A.; FAROOQ, M.; AL-JUBURI, H.J.; SOMASUNDARAM, R.; PANNEERSELVAM, R.; Drought stress in Plants: A review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. **International Journal of Agriculture and Biology**, [S.l], v.11, n.1, p. 100 – 105, 2009.

KAO, W.Y.; FORSETH, I.N. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. **Plant, Cell & Environment**, Wiley, v,15, n.6, p. 703-710, 1992.

KAO, W.Y.; FORSETH, I.N. Responses of gas exchange and phototropic leaf orientation in soybean to soil water availability, leaf water potential, air temperature, and photosynthetic photon flux. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, v.32, n.2, p.153-162, 1992.

KIRDA, C.; DANSO, S.K.A.; ZAPATA, F. Temporal water stress effects on nodulation, nitrogen accumulation and growth of soybean. **Plant and Soil**, Crawley v.120, p.49-55, 1989.

KRAUSE, G.H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology**, 1991.

KRON, A.P.; SOUZA, G.M.; RIBEIRO, R.V. Water deficiency at different developmental stages of *Glycine max* can improve drought tolerance. **Bragantia**, Campinas, v.67, n.1, p.43-49, 2008.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PON, T.L. Plant Physiological Ecology, 2nd edition. **Springer**, 2008.

LEPORT, L.; TURNER, N.C.; FRENCH, R.J.; TENNANT, D.; THOMSON, B.D.; SIDDIQUE, K.H.M. Water relations, gas exchange and growth of cool-season grain legumes in a Mediterranean-type environment. **European Journal of Agronomy**, Berlin, v.9, p.295-303, 1998.

LI, D.; LIU, H.; QIAO, Y.; WANG, Y.; CAI, Z.; DONG, B.; SHI, C.; LIU, Y.; LI, X.; LIU, M. Effects of elevated CO₂ on the growth, seed yield, and water use efficiency of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] under drought stress. **Agricultural Water Management**, Auckland, n.129, p.105-112, 2013.

LILJENBERG, C.S.; The effects of water deficit stress on plant membrane lipids. **Progress in Lipid Research**, Kanagawa, v.31, n.3, p.335-343, 1992.

LIU, F.; ANDERSEN, M.N. JACOBEN, S. E.; JENSEN, C.R. Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during progressive drying. **Environmental and Experimental Botany**, Paris, n.54, p.33-40, 2005.

LOPES, M.S. ARAUS, J.L. HEERDEN, P. D.R. FOYER, C.H. Enhancing drought tolerance in C4 crops. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v.62, n.9, p. 3135-3153, 2011.

MADHU, M. HATFIELD, J.L. Interaction of Carbon dioxide Enrichment and Soil Moisture on Photosynthesis, Transpiration, and Water Use Efficiency of Soybean. **Agricultural Sciences**, Milan, n.5, p.410-429, 2014.

MAEHLER, A.R.; COSTA, J. A.; PIRES, J. L. F.; RAMBO, L. Qualidade de grãos de duas cultivares de soja em função da disponibilidade de água no solo e arranjo de plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 33, n.2, p.213-218, 2003.

MANAVALAN, L.P.; GUTTIKONDA, S.K.; TRAN, L.P.; NGUYEN, H.T. Physiological and Molecular Approaches to Improve Drought Resistance in Soybean. **Plant Cell Physiology**, Oxford, v.50, n.7, p. 1260-1276, 2009.

MECKEL, L.; EGLI, D. B.; PHILLIPS, R. E.; RADCLIFFE, D.; LEGGETT, J. E.; Effect of Moisture Stress on Seed Growth in Soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v. 76, n. 4, p.647-650, 1984.

MUNGER, P.H.; CHANDLER, J.M.; COTHREN, J.T. Effect of Water Stress on Photosynthetic Parameter of Soybean (*Glycine max*) and Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*), **Weed Science**, [S.l.], v.35, p.15-21, 1987.

NEYSHABOURI, M.R.; HATFIELD, J.L. Soil water deficit effects on semi-determinate and indeterminate soybean growth and yield. **Field Crops Research**, Akron, n.15, p.73-84, 1986.

NOGUEIRA, A.P.; SEDIYAMA, T.; BARROS, H.B.; TEIXEIRA, R. C. Morfologia, crescimento e desenvolvimento. In: SEDIYAMA, T. (Ed.). **Tecnologias de produção e usos da soja**. Londrina: Mecnas, p. 7-16, 2009.

OHASHI, Y.; NAKAYAMA, N.; SANEOKA, H. FUJITA, K. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. **Biologia Plantarum**, Praha, v.50, n.1, p.138-141, 2006.

OOSTERHUIS, D.M. Stomatal resistance measurement as an indicator of water deficit stress in wheat and soybeans. **South African Journal of Plant Soil**, Pretoria, v.4, n.3, p.113-120, 1987.

OYA, T.; NEPOMUCENO, A. L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J. R. B.; TOBITA, S.; ITO, O. Drought Tolerance Characteristics of Brazilian Soybean Cultivars – Evaluation and characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. **Plant Production Science**, Tokyo, v. 7 n. 2, p. 129 - 137, 2004.

PASSIOURA, J.B. The effect of root geometry on the yield of wheat growing on stored water. **Australian Journal of Agricultural Research**, Clayton South, v.23, n.5, p.745-752, 1972.

PATTERSON, D.T. Effects of Environmental Stress on Weed/Crop Interactions. **Weed Science**, [S.l.] v.43, p.483-490, 1995.

PATTERSON, R.P.; HUDAK, C.M. Drought-avoidant soybean germplasm maintains nitrogen-fixation capacity under water stress. **Plant and Soil**, Crawley, v.186, p.39-43, 1996.

PERINI, L.J.; FONSECA-JÚNIOR, N.S.; DESTRO, D.; PRETE, C. E. C. Componentes da produção em cultivares de soja com crescimento determinado e indeterminado. **Semina: Ciências Agrárias**, [S.l.] v.33, n.1, p.2531-2544, 2012.

PURCELL, L.C.; SILVA, M; KING C.A.; KIM, W.H. Biomass accumulation and allocation in soybean associated with genotypic differences in tolerance of nitrogen fixation to water deficits. **Plant and Soil**, Crawley, v.196, p.101-113, 1997.

RIBAS-CARBO, M.; TAYLOR, N.L.; GILES, L.; BUSQUETS, S.; FINNEGAN, P.M.; DAY, D.A.; LAMBERS, H; MEDRANO, H.; BERRY, J.A.; FLEXAS, J. Effects of Water Stress on Respiration in Soybean Leaves. **Plant Physiology**, Lewes, v.139, n.1, p.466-473, 2005.

RIGON, J.P.G.; CAPUANI, S.; BELTRÃO, N.M.; BRITO NETO, J.F.; SOFIATTI, V.; FRANÇA, V.F. Non-destructive determination of photosynthetic pigments in the leaves of castor oil plants. **Acta Scientiarum.Agronomy**, Maringá, v. 34, n. 3, p. 325-329, 2012.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.Y.; HEMMINGSEN, E.A.; BRADSTREET, E.D. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [S.l.], v.52, n.1, p. 119-125, 1964.

SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: SCHULZE, E. D.; CALDWELL, M. M. (Ed.) **Ecophysiology of photosynthesis**. p. 49-70, Berlin Heidelberg New York: Springer Verlag, 1994.

SIDDIQUE, K.H.M.; REGAN, K.L.; TENNANT, D.; THOMSON, B.D. Water use and water use efficiency of cool season grain legumes in low rainfall Mediterranean-type environments. **European Journal of Agronomy**, Berlin, n.15, p.267-280, 2001.

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

SINCIK, M.; CANDOĞAN, B.N.; DEMIRTAS, C.; BÜYÜKCANGAZ, H.; YAZGAN, S.; GÖKSOY, A.T. Deficit Irrigation of Soya Bean [*Glycine max* (L.) Merr.] in a Sub-humid climate. **Journal of Agronomy and Crop Science**, [S.l.], n.194, p.200-205, 2008.

SINCLAIR, T.R.; PURCELL, L.C.; KING, C.A.; SNELLER, C.H.; CHEN, P. VADEZ, V. Drought tolerance and yield increase of soybean resulting from improved symbiotic N₂ fixation. **Field Crops Research**, Akron, n.101, p.68-71, 2007.

TANAKA, Y.; SHIRAIWA, T. Steam growth habit affects leaf morphology and gas exchange traits in soybean. **Annals of Botany**, Oxford, v.104, p.1203-1299, 2009.

TANGUILIG, V.C.; YAMBAO, E.B.; O'TOOLE, J.C.; DE DATTA, S.K. Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean. **Plant and Soil**, Crawley, v.103, p.155-168, 1987.

TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviour. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, v. 49, p.419-423, 1998.

TARDIEU, F. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. **Journal of Experimental Botany**, Lancaster, p. 1-7, 2011.

TARDIEU, F. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand and negative effects of water deficit. **Frontiers in physiology**, [S.l.], v.4, p.1-7, 2013.

TIAN, Z.; WANG, X.; LEE, R. LI, Y.; SPECHT, J.E.; NELSON, R.L.; MCCLEAN, P. E., QIU, L.; MA, J. Artificial selection for determinate growth habit in soybean. **PNAS**, [S.l.], v.107, n.19, p.8563-8568, 2010.

TURNER, N.C. Further progress in crop water relations. **Advances in agronomy**, [S.l.], v.58, p.293-338, 1997.

UDAYAKUMAR, M.; SHESHSHAYEE, M.S., NATARAJ, K.N.; MADHAVA, H.B.; DEVENDRA, R. HUSSAIN, I.S.A.; PRASAD, T.G. Why has breeding for water use efficiency not been successful? An analysis and alternate approach to exploit this trait for crop improvement. **Current Science**, Bengaluru, v. 74, n. 11, 1998.

VILLALOBOS-RODRIGUES, E.; SHIBLES, R. Response of determinate and indeterminate tropical soybean cultivars to water stress, **Field Crops Research**, Akron, v.10, p. 269-281, 1985.

WILCOX, J. R.; SEDIYAMA, T. Interrelationships among height lodging and yield in determinate and indeterminate soybeans. **Euphytica**, Wageningen, v.30, p. 323-326, 1981.

WRIGHT, G.C.; NAGESWARA, R. Selection for water-use efficiency in grain legume species. **Crop Science**, Madison, n.34, p.92-97, 1994.

YU, G.R.; WANG, Q.F.; ZHUANGM J. Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. **Journal of Plant Biology**, Toronto, n.161, p.303-318, 2004.