

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CAMPUS DE MARECHAL CÂNDIDO RONDON**

ROBERTO CECATTO JÚNIOR

**TROCAS GASOSAS E CARACTERÍSTICAS PRODUTIVAS DE PLANTAS DE SOJA
EM CONDIÇÕES DE ENCHARCAMENTO DO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA**

MARECHAL CÂNDIDO RONDON – PARANÁ

2020

ROBERTO CECATTO JÚNIOR

**TROCAS GASOSAS E CARACTERÍSTICAS PRODUTIVAS DE PLANTAS DE SOJA
EM CONDIÇÕES DE ENCHARCAMENTO DO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual do Oeste do Paraná, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, para obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Vandeir Francisco
Guimarães

Coorientador: Prof. Dr. Élcio Silvério
Klosowski

MARECHAL CÂNDIDO RONDON – PARANÁ

2020

Ficha de identificação da obra elaborada através do Formulário de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da Unioeste.

Cecatto Júnior, Roberto

Trocas gasosas e características produtivas de plantas de soja em condições de encharcamento do solo e restrição luminosa / Roberto Cecatto Júnior; orientador(a), Vandeir Francisco Guimarães; coorientador(a), Élcio Silvério Klosowski , 2020.

86 f.

Dissertação (mestrado), Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Campus Marechal Cândido Rondon, Centro de Ciências Agrárias, Graduação em Agronomia Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2020.

1. Agronomia. 2. Estresse ambiental. 3. Solo encharcado. 4. Restrição luminosa. I. Guimarães, Vandeir Francisco . II. Klosowski , Élcio Silvério . III. Título.



unioeste

Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Campus de Marechal Cândido Rondon - CNPJ 78680337/0003-46

Rua Pernambuco, 1777 - Centro - Cx. P. 91 - <http://www.unioeste.br>

Fone: (45) 3284-7878 - Fax: (45) 3284-7879 - CEP 85960-000

Marechal Cândido Rondon - PR.



ROBERTO CECATTO JUNIOR

Trocas gasosas e características produtivas de plantas de soja em condições de encharcamento do solo e restrição luminosa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia em cumprimento parcial aos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia, área de concentração Produção Vegetal, linha de pesquisa Manejo de Culturas, APROVADO(A) pela seguinte banca examinadora:

Orientador(a) - Vandeir Francisco Guimarães

Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Campus de Marechal Cândido Rondon
(UNIOESTE)

José Barbosa Duarte Júnior

Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Campus de Marechal Cândido Rondon
(UNIOESTE)

André Gustavo Battistus - (TECNOMYL)

Marechal Cândido Rondon, 20 de fevereiro de 2020

A meus pais, Roberto Cecatto e Elizete Cecatto, assim como ao meu irmão Vinícius Cecatto, pois sempre estiveram ao meu lado apoiando e me dando exemplo de caráter, além do carinho e apoio para vencer mais essa etapa.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PPGA) da Universidade Estadual do Oeste do Paraná pela oportunidade de realização do Mestrado em Agronomia. Aos professores pelos conhecimentos transmitidos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de pesquisa, e aos demais órgãos de fomento, CNPq e INCT-Fixação Biológica de Nitrogênio pelos recursos para realização do estudo.

Em especial ao meu Orientador Prof. Dr. Vandeir Francisco Guimarães, por mudar minha vida ao apresentar a pesquisa científica, por orientar com tanta paciência e compreensão. E, principalmente, por ser exemplo de sabedoria e caráter pra mim.

Ao meu Coorientador Prof. Dr. Élcio Silvério Klosowski pelas orientações, confiança, credibilidade e conhecimento transmitidos durante essa jornada.

Em especial ao Lucas Guilherme Bulegon por todo conhecimento transmitido na área de pesquisa e os auxílios constantes. E, principalmente, pela grande amizade.

Em especial aos grandes amigos Anderson Daniel Suss, Bruno Alan Hermes e Luiz Henrique Marki por todo apoio e momentos inesquecíveis.

Aos amigos da pós-graduação, em especial Bruna Caroline Schons e Olivia Diulen Costa Brito, pela grande amizade construída e momentos de alegria.

A Tauane Santos Brito, Viviane Ruppenthal, Adriano Mitio Inagaki e Renan Pan pela amizade, conselhos e auxílio no estudo.

Aos integrantes e amigos do Grupo de Estudos Fisiologia de Plantas Cultivadas no Oeste do Paraná, em especial, Anderson Daniel Suss, Tauane Santos Brito, Kerolém Prícila Sousa Cardoso, Deise Cadornin Vitto, Lucas Guilherme Bulegon, Adriano Mitio Inagaki, André Gustavo Battistus, Aline Kelly Pomini de Souza, Luiz Claudio Offemann, Lucas Matté, Gabriel Breitenbach, Alexandre Wegner Lerner e Victor Röske

À minha família que jamais deixou faltar nada em minha vida. Pelo exemplo de caráter e dedicação em tudo que fazem, jamais deixando dificuldades serem maiores que o sonho de vencer na vida com retidão. Pelo amor e carinho que estão presentes em nosso lar, que oportunizam à compreensão nas horas difíceis não deixando os obstáculos serem maiores que a família, mantendo-a unida e feliz.

RESUMO

CECATTO JÚNIOR, Roberto. Universidade Estadual do Oeste do Paraná, fevereiro 2020. **Trocas gasosas e características produtivas de plantas de soja em condições de encharcamento do solo e restrição luminosa.** Orientador: Dr. Vandeir Francisco Guimarães. Coorientador: Dr. Élcio Silvério Klosowiski

Os tecidos radiculares de plantas de soja em solo encharcado, com baixo teor de oxigênio, apresentam reduzida atividade da respiração aeróbica, causando desordens metabólicas que afetam negativamente as trocas gasosas e atividade fotossintética, prejudicando o crescimento e produção. O crescimento e produção da soja também são afetados negativamente pelo declínio da incidência de radiação solar, pois afeta as trocas gasosas e o funcionamento do aparato fotossintético. Desta forma, o objetivo do estudo foi investigar os efeitos nas trocas gasosas, curvas de atividade fotossintética em função da luminosidade, crescimento e produção de plantas de soja submetidas às condições de solo encharcado e restrição luminosa. Esse estudo visou avaliar os tratamentos: plantas na condição sem estresse, plantas com restrição luminosa, plantas em solo encharcado, e plantas em solo encharcado + restrição luminosa. Para imposição da restrição luminosa utilizou-se uma tela de sombreamento com capacidade de reter 80% da luminosidade incidente. O encharcamento do solo foi realizado mantendo o solo acima da capacidade de campo. A imposição dos tratamentos ocorreu simultaneamente, iniciando no florescimento pleno (R_2), estendendo-se por 30 dias até o enchimento de grãos ($R_{5,2}$). Aos 15 dias de imposição dos estresses foi determinado: trocas gasosas a cada duas horas ao longo do dia, teor relativo de clorofila, área foliar específica e fotossíntese líquida em função da luminosidade. Aos 20 dias de imposição dos tratamentos também foram determinadas: trocas gasosas foliares e teor relativo de clorofila. Aos 30 dias de imposição dos tratamentos determinou-se: morfometria e teor de nutrientes nas folhas. No final do ciclo da cultura foi determinado os componentes de produção e produção por planta. Plantas de soja submetidas ao desenvolvimento em solo encharcado e ambiente com restrição luminosa de forma isolada ou em conjunto ao longo do dia apresentaram declínio na fotossíntese líquida, redução da abertura estomática e da transpiração. Plantas expostas a restrição luminosa por um período de 15 dias, apresentaram aclimações que permitiram maior eficiência quântica aparente e incremento na fotossíntese em ambiente sob baixa incidência de luminosidade. As plantas sujeitas ao desenvolvimento por 15 dias em solo encharcado, a pleno sol, apresentaram folhas cloróticas e redução da eficiência quântica aparente e conseqüentemente apresentaram declínio da fotossíntese sob luminosidade baixa ou luminosidade elevada. A exposição às condições de

encharcamento do solo e restrição luminosa por um período de 20 dias causou declínio das taxas fotossintéticas líquidas, transpiração e condutância estomática. Além disso, a exposição à condição de solo encharcado causou o desenvolvimento de folhas com aspecto clorótico e redução dos teores de nutrientes foliares e menor acúmulo de massa seca. A exposição a restrição luminosa, em solo encharcado ou irrigação normal, reduziu o acúmulo de massa seca e causou estiolamento das plantas. Plantas de soja nas condições de solo encharcado e restrição luminosa de forma isolada ou em conjunto, entre o início do florescimento pleno (R₂) até o enchimento de grãos (R_{5.2}), proporcionaram redução dos componentes de produção e produção por planta. Desta forma, incidência de encharcamento do solo e restrição luminosa de forma isolada ou conjunta interferem negativamente nas trocas gasosas, na atividade fotossintética, no acúmulo de massa seca e produção de grãos de plantas de soja.

Palavras-chave: Estresse ambiental; *Glycine max* L.; fotossíntese.

ABSTRACT

CECATTO JÚNIOR, Roberto. Western Paraná State University, February 2020. **Gas exchanges and productive characteristics of soybean plants in response to soil soaking and shading.** Advisor: Dr. Vandeir Francisco Guimarães. Co-advisor: Dr. Élcio Silvério Klosowski

The root tissues of soybean plants in soaked soil, with low oxygen content, have reduced aerobic respiration activity, causing metabolic disorders that negatively affect gas exchange and photosynthetic activity, impairing growth and production. The growth and production of soybeans are also negatively affected by the decline in the incidence of solar radiation, as it affects gas exchange and the functioning of the photosynthetic apparatus. Thus, the objective of the study was to investigate the effects on gas exchange, photosynthetic activity curves as a function of light, growth and production of soybean plants subjected to soaked soil and light restriction conditions. This study aimed to evaluate the treatments: plants in a stress-free condition, plants with light restriction, plants in soaked soil, and plants in soaked soil + light restriction. To impose the light restriction, a shading screen with the capacity to retain 80% of the incident light was used. Soil drenching was carried out keeping the soil above field capacity. The imposition of treatments occurred simultaneously, starting at full flowering (R_2), extending for 30 days until grain filling ($R_{5.2}$). At 15 days of stress imposition, it was determined: gas exchange every two hours throughout the day, relative chlorophyll content, specific leaf area and liquid photosynthesis depending on the light. Twenty days after the imposition of treatments were also determined: leaf gas exchange and relative chlorophyll content. After 30 days of treatment imposition, it was determined: morphometry and nutrient content in the leaves. At the end of the crop cycle, the production and production components per plant were determined. Soybean plants subjected to development in soaked soil and environment with light restriction alone or together throughout the day showed a decline in liquid photosynthesis, reduced stomatal opening and transpiration. Plants exposed to light restriction for a period of 15 days, showed acclimatization that allowed greater apparent quantum efficiency and increased photosynthesis in an environment under low light incidence. Plants subjected to development for 15 days in soaked soil, in full sun, presented chlorotic leaves and reduced apparent quantum efficiency and consequently presented a decline in photosynthesis under low light or high light. Exposure to soil flooding conditions and light restriction for a period of 20 days caused a decline in net photosynthetic rates, transpiration and stomatal conductance. In addition, exposure to the condition of soaked soil caused the development of leaves with a

chlorotic aspect and reduced levels of leaf nutrients and less accumulation of dry mass. Exposure to light restriction, in soaked soil or normal irrigation, reduced the accumulation of dry matter and caused plant etiolation. Soybean plants in the conditions of soaked soil and light restriction alone or together, between the beginning of full flowering (R_2) until the filling of grains ($R_{5.2}$), provided a reduction in production components and production per plant. Thus, incidence of soil soaking and light restriction in an isolated or combined way negatively affect gas exchange, photosynthetic activity, accumulation of dry mass and grain production of soybean plants.

Keywords: Environmental stress; *Glycine max* L.; photosynthesis.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	13
2 CAPÍTULO 1: A CULTURA DA SOJA SUBMETIDA AO ESTRESSE PELO EXCESSO DE ÁGUA NO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA	15
2.1 PLANTAS E AMBIENTE RADICULAR SOB DEFICIÊNCIA DE OXIGÊNIO	15
2.1.1 Metabolismo energético dos tecidos radiculares em ambiente sob deficiência de oxigênio.....	15
2.1.2 Produtos das alterações metabólicas provenientes da baixa concentração de oxigênio em tecidos radiculares e seus efeitos nas plantas	17
2.1.3 Alterações nas trocas gasosas foliares de plantas com tecido radicular em ambiente com baixa concentração de oxigênio.....	19
2.1.4 Alterações no estado nutricional de plantas com tecido radicular em ambiente com baixa concentração de oxigênio	20
2.1.5 Plantas de soja com tecido radicular em ambiente com baixa concentração de oxigênio.....	21
2.2 PLANTAS E AMBIENTE SOB BAIXA INCIDÊNCIA DE RADIAÇÃO SOLAR....	24
2.2.1 Fotossíntese em ambiente com baixa incidência de radiação solar	24
2.2.2 Fotossíntese em ambiente com menor razão entre incidência de radiação direta e difusa.....	26
2.2.3 Alterações na abertura estomática e trocas gasosas de folhas em ambiente com baixa incidência de radiação solar	26
2.2.4 Alterações fisiológicas, morfológicas e anatômicas de plantas em ambiente com baixa incidência de radiação solar	28
2.2.5 Alteração do desenvolvimento e crescimento de plantas em ambiente com menor incidência de radiação e/ou modificação da qualidade do espectro de radiação	29
2.2.6 Plantas de soja em ambiente com baixa incidência de radiação solar	30
2.3 CONSIDERAÇÕES	33
2.4 REFERÊNCIAS.....	33
3 CAPÍTULO 2: TROCAS GASOSAS AO LONGO DO DIA DE PLANTAS DE SOJA SUBMETIDAS AO ENCHARCAMENTO DO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA ...	43
3.1 INTRODUÇÃO	44
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	46
3.3 RESULTADOS	48
3.3.1 Condições meteorológicas nas leituras das trocas gasosas ao longo do dia	48
3.3.2 Trocas gasosas ao longo do dia, teor relativo de clorofila e área foliar específica	49

3.3.3 Reposta ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos	52
3.4 DISCUSSÃO	54
3.5 CONCLUSÃO	61
3.6 REFERÊNCIAS.....	61
4 CAPÍTULO 3: TROCAS GASOSAS E PRODUÇÃO DE PLANTAS DE SOJA EM RESPOSTA AO ENCHARCAMENTO DO SOLO E RESTRIÇÃO LIMINOSA	66
4.1 INTRODUÇÃO	67
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	68
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	70
4.3.1 Trocas gasosas foliares e teor relativo de clorofila	70
4.3.2 Análises biométricas e teores foliares de nutrientes	74
4.3.3 Componentes da produção e produção por planta	79
4.4 CONCLUSÃO	81
4. 5 REFERÊNCIAS.....	82
5 CONCLUSÕES GERAIS	85

1 INTRODUÇÃO GERAL

A soja (*Glycine max* L.) é uma cultura que apresenta grande importância para o agronegócio mundial. Sendo cultivada em todas regiões do mundo, podendo haver regiões de produção sujeitas a condições ambientais prejudiciais ao seu desenvolvimento. O prejuízo causado por condição ambiental desfavorável pode impedir o pleno desenvolvimento genético e prejudicar o rendimento econômico da cultura. Desta forma, em função da importância da cultura da soja no mundo, procura-se investigar as respostas metabólicas das plantas estressadas, com a finalidade de elucidar os efeitos negativos gerados por tais condições.

Para plantas de soja uma condição ambiental que pode proporcionar prejuízo ao seu desenvolvimento, consiste em períodos com excesso de precipitação e grande nebulosidade. Essa condição pode prejudicar o desenvolvimento da soja ao causar o encharcamento do solo e a restrição luminosa.

O solo encharcado caracteriza-se pelo excesso de água que ocupa o espaço poroso, causando baixa concentração de oxigênio. Para os tecidos radiculares, o estado hipóxico, baixa concentração de oxigênio, causa prejuízo a respiração aeróbica, dependente de oxigênio, proporcionando desordens metabólicas, promovidas pela redução da disponibilidade de energia metabólica e ao aumento da concentração de produtos do metabolismo anaeróbico até níveis tóxicos. Essas alterações prejudicam processos fisiológicos e bioquímicos das plantas.

O prejuízo aos processos fisiológicos e bioquímicos das plantas conduzidas em solo encharcado proporciona menor capacidade de absorção de nutrientes e água e modifica as trocas gasosas foliares. Além disso, plantas cultivadas em solo encharcado podem apresentar folhas com menor teor de clorofila em decorrência do efeito de toxidez de produtos oriundos do metabolismo anaeróbico da raiz.

As modificações nas trocas gasosas foliares e redução do teor de clorofila normalmente causam declínio da taxa fotossintética nas plantas desenvolvendo em solo encharcado. Assim, plantas submetidas ao desenvolvimento em solo encharcado apresentam alterações metabólicas que interferem negativamente no crescimento e produtividade.

A disponibilidade de radiação também influencia o crescimento e produtividade da soja ao afetar diretamente as trocas gasosas e o funcionamento do aparato fotossintético. Deste modo, observa-se que o declínio na interceptação de radiação pelas folhas, além de promover menor atividade do aparato fotossintético, afeta os movimentos estomáticos e causa alterações nas trocas gasosas foliares.

As plantas em ambiente sob menor incidência de radiação, dependendo da amplitude da redução, apresentam reduzida produção de poder redutor e energia metabólica em decorrência da menor atividade do aparato fotossintético. O declínio da disponibilidade destes compostos proporciona menor síntese orgânica no ciclo de Calvin & Benson, proporcionando redução da assimilação de carbono. A menor síntese de compostos orgânicos prejudica o crescimento e produtividade das plantas. No entanto, as plantas de soja para reduzir o efeito negativo da baixa incidência de radiação solar podem apresentar alterações para aumentar a captação e eficiência de utilização da radiação. Para tanto podem apresentar folhas mais largas, e incremento no teor de clorofila foliar associado ao maior investimento no sistema antena do aparato fotossintético.

Portanto, plantas de soja expostas simultaneamente às condições de solo encharcado e restrição luminosa apresentam alterações fisiológicas, bioquímicas e morfológicas que afetam as trocas gasosas foliares, atividade fotossintética e prejudicam o crescimento, desenvolvimento e produção da cultura.

Nesse contexto o objetivo deste estudo foi investigar os efeitos nas trocas gasosas, curvas de atividade fotossintética em função da luminosidade, crescimento e produção de grãos das plantas de soja submetidas às condições de solo encharcado e restrição luminosa.

2 CAPÍTULO 1: A CULTURA DA SOJA SUBMETIDA AO ESTRESSE PELO EXCESSO DE ÁGUA NO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA

2.1 PLANTAS E AMBIENTE RADICULAR SOB DEFICIÊNCIA DE OXIGÊNIO

As plantas cultivadas em ambiental desfavorável, dependendo da natureza, intensidade e duração, podem apresentar prejuízos no seu desenvolvimento. O prejuízo causado por uma condição ambiental desfavorável pode impedir o pleno desenvolvimento genético da planta, caracterizando um estresse abiótico (TAIZ et al., 2017).

As Plantas conduzidas em solo encharcado estão em uma condição ambiental capaz de causar estresse abiótico (BEUTLER et al., 2014; FANTE et al., 2010). O solo encharcado caracteriza-se pela ocupação do espaço poroso pela água, reduzindo a concentração de oxigênio no solo e sua difusão até as raízes. A difusão do oxigênio na água é 10.000 vezes menor que no ar, deixando os tecidos radiculares em estado de hipóxia, baixa concentração de oxigênio (ARMSTRONG et al. 2009; ZABALZA et al., 2009).

O estado hipóxico do sistema radicular promove alterações metabólicas nas plantas (IRFAN et al. 2010; VAN DONGEN et al., 2011), que podem causar efeitos negativos no crescimento (FANTE et al., 2010) e rendimento (BEUTLER et al., 2014; RHINE et al., 2010).

2.1.1 Metabolismo energético dos tecidos radiculares em ambiente sob deficiência de oxigênio

As plantas submetidas à condição de solo encharcado apresentam baixo teor de oxigênio nos tecidos radiculares. A condição de hipóxica dos tecidos radiculares afeta negativamente a respiração, dependente de oxigênio, causando alterações metabólicas nas plantas (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; IRFAN et al., 2010; SAIRAM et al. 2009; VAN DONGEN et al., 2011).

Para compreender o efeito negativo da depleção do teor de oxigênio na respiração dos tecidos radiculares, observa-se que a respiração vegetal é dividida em quatro etapas: glicólise, formação de acetil coenzima A, ciclo do ácido cítrico e fosforilação oxidativa (FERNIE; CARRARI; SWEETLOVE, 2004). As etapas da respiração que são afetadas diretamente pelo declínio da concentração de oxigênio molecular (O_2) são: o ciclo do ácido cítrico e a fosforilação oxidativa, etapas realizadas na matriz e membrana interna da mitocôndria, respectivamente (VAN DONGEN et al., 2011). A glicólise e a formação de acetil coenzima A,

realizadas no citoplasma, são afetadas por *feedback* negativo, pois as diferentes etapas da respiração ocorrem de forma simultânea e com troca constante de substrato (TAIZ et al., 2017).

A baixa concentração de oxigênio prejudica especialmente a cadeia de transporte de elétrons na membrana interna da mitocôndria (fosforilação oxidativa), pois o oxigênio é aceptor final de elétrons (ZABALZA et al., 2009). A menor atividade da cadeia de transporte de elétrons reduz síntese de energia metabólica e suprimento celular de NAD^+ (nicotinamida adenina dinucleotídeo oxidado) (ROCHA et al., 2010). O NAD^+ é uma coenzima necessária para as reações de metabolização dos carboidratos na glicólise (GUPTA; ZABALZA; VAN DONGEN, 2009).

Em tecidos hipóxicos, em função da inatividade da fosforilação oxidativa, o NADH (nicotinamida adenina dinucleotídeo reduzido) não é oxidado a NAD^+ . Isto ocorre devido ao fato de que a resposta imediata ao não funcionamento da fosforilação oxidativa consiste na paralização do transporte de elétrons na membrana interna da mitocôndria, e conseqüentemente o NADH não cede elétrons para a cadeia respiratória (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008).

O menor suprimento celular de NAD^+ prejudica a glicólise por *feedback* negativo, a enzima gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase depende do suprimento da sua coenzima oxidada, NAD^+ , para continuar as reações de metabolização de compostos orgânicos na glicólise (ARMSTRONG et al., 2009; BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; BAILEY-SERRES et al., 2012; GUPTA et al., 2009). Nos tecidos vegetais hipóxicos, para manutenção da atividade da enzima gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase e conseqüentemente da glicólise, há rápida ativação da fermentação láctica e fermentação alcoólica. As vias metabólicas da fermentação utilizam como substrato o piruvato proveniente da glicólise e restituem o NAD^+ na ausência de oxigênio (GOOD; CROSBY, 1989; GEIGENBERGER, 2003; VAN DONGEN; LICAUSI, 2015).

Em tecidos com baixa concentração de oxigênio há rápida ativação da enzima lactato desidrogenase (LDH), responsável pela fermentação láctica, que catalisa a reação de conversão do piruvato a lactato. O lactato, por ser um ácido fraco, dissocia-se rapidamente causando acidificação do citoplasma (RIVOAL; RICARD; PRADET, 1991; SWEETLOVE et al., 2000). A acidificação do citoplasma das células, proveniente da dissociação do lactato, inibe a atividade da LDH e induz a ativação da enzima piruvato descarboxilase (PDC), responsável por catalisar a reação de conversão de piruvato a acetaldeído. Posteriormente, completando a fermentação alcoólica, acetaldeído é convertido em etanol pela ação da enzima álcool desidrogenase (ADH) (CHRISTIANSON et al., 2010; GOOD; CROSBY, 1989; SWEETLOVE et al., 2000).

Desta forma, tecidos com baixa concentração de oxigênio mantêm produção de energia metabólica ao continuar metabolizando o piruvato proveniente da glicólise por meio da fermentação láctica e alcoólica (ARMSTRONG et al., 2009; KUMUTHA et al., 2008). No final das reações das vias fermentativas há regeneração do NAD^+ que retorna ao sítio de realização da glicólise, onde atua como coenzima da gliceraldeído-3-fosfato-desidrogenase, mantendo ativa a glicólise, maior fonte de energia metabólica em tecidos hipóxicos (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; KUMUTHA et al., 2008; SAIRAM et al., 2009)

Em tecidos hipóxicos o deslocamento do metabolismo energético de aeróbico para anaeróbico causa redução da produção de energia metabólica. Os tecidos hipóxicos apresentam predomínio das reações da glicólise e das vias fermentativas com produção de 2 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada. Em tecidos com disponibilidade de oxigênio ao final fosforilação oxidativa, isto é, ao completar a respiração vegetal, produzem 36 moléculas de ATP por molécula de glicose oxidada (KUMUTHA et al., 2008; SAIRAM et al., 2008).

A menor eficiência na produção de energia no metabolismo anaeróbico ocorre porque grande parte da energia que pode ser convertida em ATP fica retida no ácido láctico e álcool, produtos finais da fermentação láctica e alcoólica, respectivamente (KENNEDY; RUMPHO; FOX, 1992; RICARD et al., 1994). Para amenizar os efeitos negativos da menor produção de ATP, algumas espécies de plantas apresentam aumento do fluxo glicolítico da ordem de 2 a 3 vezes em tecidos com baixa concentração de oxigênio, quando comparado ao controle aeróbico, conhecido como “efeito Pasteur” (FUKAO; YEUNG; BAILEY-SERRES, 2011).

De modo geral, as alterações no metabolismo energético de tecidos radiculares em estado de hipóxia seguem o conjunto descrito. No entanto, podem apresentar características e/ou consequências singulares em função da espécie, genótipo, estágio de desenvolvimento e a intensidade e duração da condição de hipóxia (FUKAO; BAILEY-SERRES, 2004; WANG; BIAN; JIANG, 2009).

2.1.2 Produtos das alterações metabólicas provenientes da baixa concentração de oxigênio em tecidos radiculares e seus efeitos nas plantas

Para tecidos radiculares em estado de hipóxia, baixa concentração de oxigênio, a produção de energia metabólica depende da glicólise, fermentação alcoólica e/ou fermentação láctica (BORELLA et al., 2013; FANTE et al., 2010; KUMUTHA et al., 2008; ROBERTS et al., 1984). A maior atividade do metabolismo anaeróbico causa aumento da produção e

concentração de lactato, ácido acético e etanol, substâncias capazes de causar toxidez em altas concentrações nos tecidos vegetais (DREW, 1997).

A fermentação láctica produz lactato que dissocia-se rapidamente por ser um ácido fraco, acidificando o citoplasma de células hipóxicas (RIVOAL; RICARD; PRADET, 1991; SWEETLOVE et al., 2000). O lactato é uma substância tóxica para células em função da sua grande capacidade de acidificação do citoplasma e desnaturação de proteínas (DREW, 1997; ROCHA et al., 2010). Apesar da produção de lactato ser limitada a curtos períodos de tempo, no início da hipóxia, são relatados casos de morte de tecido radicular pelo efeito tóxico do lactato (DREW, 1997; RIVOAL et al. 1991; ASHRAF, 2012).

A fermentação alcoólica predomina em detrimento da fermentação láctica no período de hipóxia dos tecidos radiculares causando maior produção de etanol (BORELLA et al., 2013; FANTE et al., 2010; SAIRAM et al., 2008). Nas raízes hipóxicas, o etanol dificilmente atinge concentração celular capaz de causar toxidez, pois difunde-se rapidamente pela bicamada lipídica da membrana plasmática para o exterior das células. O etanol após sair das células para o espaço intercelular é transportado dos tecidos radiculares até as folhas, por meio da rota transpiratória, onde na presença de oxigênio é convertido em acetaldeído e ácido acético (KOPPMANN, 2007; KREUZWIESER et al., 2000; KREUZWIESER; SCHEERER; RENNENBERG, 1999). Nas folhas, o teor de acetaldeído e ácido acético podem chegar a níveis tóxicos. Esses compostos possuem capacidade de desnaturar proteínas causando danos em células dos tecidos vegetais (DREW, 1997; PERATA; ALPI, 1991).

O aumento da concentração de acetaldeído e ácido acético nas folhas pode causar danos em proteínas das células e deixar o tecido foliar com pontos necrosados e/ou aspecto clorótico (ISHIDA et al., 2002; MIELKE et al., 2003). Outros fatores também podem causar toxidez em plantas submetidas ao desenvolvimento em solo encharcado, por exemplo, o aumento da produção de radicais livres (BANTI et al., 2013; VANTOAI; BOLLES, 1991) e o incremento da concentração de etileno nos tecidos foliares (GOMES; KOZLOWSKI, 1988; HUANG et al., 1994).

A maior produção de radicais livres em tecidos vegetais hipóxicos pode ocorrer de diferentes formas (BANTI et al., 2013; IRFAN et al., 2010; VANTOAI; BOLLES, 1991). Uma das formas mais estudadas da produção de radicais livres em tecidos hipóxicos, consiste na ação de enzimas que catalisam reações a partir de NADPH e NADH, provenientes de glioxissomos e peroxissomos, respetivamente, formando espécies reativas de oxigênio a partir da energia contida nessas coenzimas (DEL RÍO et al. 1989; SANDALIO et al., 1988). O aumento da

produção de espécies reativas de oxigênio também está associada ao aparecimento de tecido radicular necrosado após o período de hipóxia (VANTOAI; BOLLES, 1991).

Em tecidos radiculares em estado de hipóxia também há aumento da produção de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), um precursor do etileno, inativo em baixas concentrações de oxigênio. As moléculas de ACC são transportadas pela rota transpiratória das raízes para os tecidos foliares, ricos em oxigênio, onde são convertidas em etileno pela ação da enzima ACC oxidase (BRADFORD; YANG, 1980; ELSE; JACKSON, 1998; GOMES; KOZLOWSKI, 1988; IRFAN et al., 2010). Nas plantas submetidas à condição de solo encharcado, o incremento na concentração de etileno nos tecidos foliares causa maior atividade das enzimas clorofilase e oxidase que degradam moléculas de clorofila (JACOMINO; MENDONÇA; KLUGE, 2003), tornando às folhas cloróticas.

O aumento da concentração de etileno na parte aérea também pode causar crescimento assimétrico do pecíolo, a parte superior cresce mais rápido que a parte inferior, proporcionando o crescimento para baixo do pecíolo e conseqüentemente as folhas apresentam curvatura para baixo (ELSE; JACKSON, 1998; GOMES; KOZLOWSKI, 1988; JACKSON; CAMPBELL, 1976). A evolução do estresse causado pelo acúmulo de etileno também pode causar abscisão de órgãos distais (GOMES; KOZLOWSKI, 1988).

Portanto, a baixa concentração de oxigênio nos tecidos radiculares causa alterações no metabolismo celular, proporcionando maior produção e acúmulo de lactato, etanol, radicais livres e etileno nos tecidos vegetais. O aumento da produção e acúmulo destes compostos pode chegar em níveis tóxicos para os tecidos vegetais, prejudicando plantas com o sistema radicular exposto ao ambiente hipóxico.

2.1.3 Alterações nas trocas gasosas foliares de plantas com tecido radicular em ambiente com baixa concentração de oxigênio

As plantas submetidas à condição de solo encharcado apresentam alterações nas trocas gasosas foliares em função da depleção do teor de oxigênio nos tecidos radiculares (ASHRAF, 2012). A depleção do teor de oxigênio no início do período de encharcamento do solo induz a deposição de suberina ou lignina na endoderme e/ou exoderme da raiz (CLARK; HARRIS, 1981; DE SIMONE et al., 2003; ENSTONE; PETERSON, 2005). A deposição destes compostos nos tecidos radiculares ocorre para minimizar a perda de oxigênio nas raízes para o ambiente (ARMSTRONG, 1980; KOTULA, RANATHUNGE; STEUDLE, 2009), e impedir absorção pelas raízes de gases tóxicos e/ou toxinas produzidas por bactérias anaeróbicas em

solo encharcado (ARMSTRONG, 1980; COLMER, 2003). No entanto, a suberização ou lignificação das raízes causa efeito adverso na absorção de água ao reduzir a condutividade hidráulica dos tecidos radiculares (RANATHUNGE et al., 2011; RANATHUNGE; SCHREIBER, 2011; WILKINSON; DAVIES, 2002).

O desenvolvimento de plantas em solo encharcado também afeta negativamente a condutividade hidráulica dos tecidos radiculares ao reduzir a atividade das aquaporinas (AROCA; PORCEL; RUIZ-LOZANO, 2012). Aquaporinas são proteínas embebidas nas membranas celulares que atuam como canais para o transporte de água de uma célula para outra (ARAKI, 2006; AROCA; PORCEL; RUIZ-LOZANO, 2012; TOURNAIRE-ROUX et al., 2003). Ainda não está bem esclarecido o papel dos produtos do estresse hipóxico na redução da atividade das aquaporinas (AROCA; PORCEL; RUIZ-LOZANO, 2012). No entanto, sabe-se que a inibição da atividade de aquaporinas, em tecidos hipóxicos, está associada à redução da disponibilidade de energia metabólica e ao processo de acidificação do citoplasma das células (KAMALUDDIN; ZWIAZEK, 2001; TOURNAIRE-ROUX et al., 2003).

Desta forma, plantas conduzidas em solo encharcado apresentam menor capacidade de absorção de água e consequentemente redução do potencial água nas plantas (ASHRAF et al., 2011; ASHRAF, 2012). O menor potencial água nas plantas causa maior da produção de ácido abscísico (ABA) na raiz e consequentemente aumento da sua concentração nas folhas (WILKINSON; DAVIES, 2002). A maior concentração de ABA nas folhas promove o fechamento do poro estomático (ELSE et al., 2001; HOLBROOK et al., 2002), embora as folhas não apresentem perda aparente de turgor (MAURENZA et al., 2009). A redução da abertura estomática causada pela condição de solo encharcado prejudica a difusão de CO₂ pelos estômatos para dentro das folhas, reduzindo a fixação de carbono pelas plantas (ELSE; JACKSON, 1998; KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002). A menor abertura do poro estomático, também causa aumento da resistência à difusão de moléculas de água da folha para a atmosfera, reduzindo a transpiração das plantas conduzidas em solo encharcado (ASHRAF et al., 2011; ASHRAF, 2012; DALMOLIN et al., 2012; ELSE; JACKSON, 1998; IRFAN et al., 2010).

2.1.4 Alterações no estado nutricional de plantas com tecido radicular em ambiente com baixa concentração de oxigênio

As plantas desenvolvendo em solo encharcado apresentam alterações no estado nutricional (ASHRAF et al., 2011; DALMOLIN et al., 2012; PIRES, SOPRANO; CASSOL, 2002; REHEM et al., 2009). A alteração do estado nutricional está associada à condição

hipóxica dos tecidos radiculares que prejudica absorção de íons da solução do solo e transporte na planta (GUTIERREZ BOEM, LAVADO; PORCELLI, 1996; IRFAN et al., 2010).

Os tecidos radiculares hipóxicos apresentam menor permeabilidade das membranas celulares (BARRETT-LENNARD, VAN RATINGEN; MATHIE, 1999; ELSE et al., 2001), reduzindo a capacidade de absorção e transporte de nutrientes em tecidos radiculares expostos à condição de solo encharcado (IRFAN et al., 2010). Além disso, tecidos radiculares hipóxicos apresentam menor produção de energia metabólica (KUMUTHA et al., 2008; SAIRAM et al., 2008), conseqüentemente há prejuízo na absorção ativa de nutrientes que dependente da disponibilidade de ATP (ISHIDA et al., 2002; REHEM et al., 2009).

Portanto, a menor capacidade de absorção e transporte de íons em tecidos radiculares hipóxicos reduz os teores foliares de nitrogênio, fósforo, potássio (BARNI, 1999; RHINE et al., 2010; ASHRAF et al., 2011;), cálcio (DALMOLIN et al., 2012), magnésio e manganês (BARNI, 1999; PIRES et al., 2002) de plantas submetidas ao desenvolvimento em solo encharcado.

2.1.5 Plantas de soja com tecido radicular em ambiente com baixa concentração de oxigênio

Para plantas de soja (*Glycine max* L.), o desenvolvimento em solo encharcado caracteriza uma condição ambiental com capacidade de causar estresse abiótico (ARAKI, 2006; BEUTLER et al., 2014; RHINE et al., 2010). Para compreender os efeitos negativos do desenvolvimento em solo encharcado, vale ressaltar que trabalhos realizados por Borella et al. (2013) e Fante et al. (2010) demonstraram que plantas de soja com sistema radicular em solo encharcado, ambiente com baixo teor de oxigênio, apresentam redução da respiração, dependente de oxigênio, e estímulo da fermentação láctica e alcoólica. O predomínio do metabolismo anaeróbico em raízes de soja, hipóxicas, causa redução da disponibilidade de energia metabólica e aumento da concentração de compostos tóxicos que prejudicam o crescimento e rendimento de grãos (FANTE et al., 2010).

Na espécie *Glycine max* L. existe diversidade genética para desenvolver adaptações morfofisiológicas que podem mitigar os efeitos negativos da depleção do teor de oxigênio nos tecidos radiculares (LEE et al., 2015). Pires et al. (20002) observaram nas cultivares de soja, FT-Abyara e BR 4, adaptações morfofisiológicas ao cultivo em solo encharcado. Segundo os autores após imposição do estresse houve hipertrofia e formação de tecido esponjoso na base do caule e formação de raízes adventícias. A hipertrofia e formação de tecido esponjoso na base

do caule está associada à formação de aerênquima, estrutura capaz de conduzir oxigênio para raiz (JACKSON; ARMSTRONG, 1999; JUSTIN; ARMESTRONG, 1987).

Estruturas morfofisiológicas possibilitam a formação de zonas radiculares normóxicas, com teor normal de oxigênio. No entanto, não extinguem os sintomas do estresse causado pelo solo encharcado nas plantas de soja (BEUTLER et al., 2014; PIRES et al., 2002). Os trabalhos com soja em solo encharcado têm demonstrado que algumas cultivares apresentam sintomas menos proeminentes do estresse causado pela hipóxia do ambiente radicular (LUDWIG, 2019; SCOTT et al., 1989; VAN TOAI et al., 1994).

Um sintoma comum em plantas de soja cultivadas em solo encharcado consiste na presença folhas com menor teor de clorofila e aspecto clorótico (DHUNGANA et al., 2019; THOMAS, 2004; VAN TOAI; NURJAMI, 1996). Dhungana et al. (2019) e Ludwig (2010) estudando comportamento de diferentes cultivares de soja ao desenvolvimento em solo encharcado, observaram redução gradativa do teor de clorofila nas folhas de plantas sensíveis ao estresse.

Outro sintoma observado em soja cultivada em solo encharcado consiste no menor teor foliar de nutrientes (BARNI, 1999; PIRES et al., 2002). Rhine et al. (2010) constatou que plantas de soja submetidas ao desenvolvimento em solo encharcado apresentam menores teores foliares de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio e magnésio, quando comparados aos de plantas em solo com irrigação normal. Para os autores o menor do teor de nutrientes foliares está associado ao declínio da capacidade de absorção de íons dos tecidos radiculares em ambiente hipóxico.

O desenvolvimento de plantas de soja em solo encharcado também pode alterar às trocas gasosas foliares. Araki (2006) observou que plantas de soja cultivada em solo encharcado apresentam menor abertura estomática associada à redução da transpiração. Oosterhvis et al. (1990) observaram drástica redução da assimilação líquida de carbono correlacionada à menor abertura estomática em plantas de soja com tecido radicular hipóxico. A menor abertura estomática está associada à produção de ABA, nas raízes hipóxicas da soja, que é acumulado nas folhas e induz o fechamento do estômato (BACANAMWO; PURCELL, 1999; COMSTOCK, 2002).

Desta forma, o estado hipóxico da raiz da soja conduzida em solo encharcado pode prejudicar processos bioquímicos e fisiológicos. O prejuízo causado ao metabolismo da soja pode alterar o estado nutricional, teor de clorofila, fotossíntese líquida e conseqüentemente reduzir crescimento e rendimento de grãos. No entanto, a severidade do estresse hipóxico pode variar em função do tipo de solo (RHINE et al., 2010), cultivar, estágio fenológico e duração

do período de desenvolvimento em solo encharcado (BACANAMWO; PURCELL, 1999; BEUTLER et al., 2014; SCOTT et al., 1989; VAN TOAI et al., 1994).

Dhungana et al. (2019) estudaram o desempenho de seis cultivares de soja expostas ao desenvolvimento em dois substratos encharcados, casca de arroz e solo argiloso. Segundo os autores, plantas de soja submetidas à condição de encharcamento, no estágio fenológico V₁ até V₂, apresentaram redução da massa seca de raiz e parte aérea em relação às plantas com irrigação normal, independentemente do substrato. Os autores também observaram que a amplitude da redução do acúmulo de massa seca total de uma cultivar submetida ao estresse hipóxico pode variar dependendo do tipo de substrato.

Pires et al. (2002) observaram que plantas de soja submetidas à condição de solo encharcado, no estágio fenológico V₂ até V₅, apresentaram redução do acúmulo de massa seca de raiz em relação às plantas com irrigação normal e não houve efeito significativo do estresse para massa seca de parte aérea. Fante et al. (2010) em trabalho com diferentes cultivares de soja expostas ao estresse por solo encharcado, nos estádios fenológicos V₆, V₈ e R₄, observaram que o acúmulo de massa seca total das cultivares variou em função do momento de imposição do estresse.

Os trabalhos que estudam o comportamento da soja exposta ao desenvolvimento em solo encharcado, em diferentes estádios fenológicos, têm demonstrado que a fase reprodutiva é mais sensível ao estresse para o rendimento de grãos (BARNI; COSTA, 1975; OOSTERHUIS et al., 1990; SCHÖFFEL et al., 2001; SCOTT et al., 1989). Scotte et al. (1990) estudando o rendimento de grãos de plantas soja expostas à condição de solo encharcado por sete dias consecutivos, em diferentes estádios fenológicos, observaram menor rendimento de grãos em plantas que o estresse foi imposto na fase reprodutiva. No trabalho realizado por esses pesquisadores, a imposição do estresse nos estádios fenológicos V₁, V₄ e R₂ causaram redução do rendimento de grãos da ordem de 12%, 17% e 56%, respectivamente, quando comparado às plantas em solo com irrigação normal.

Beutler et al. (2014) estudaram o rendimento de grãos de plantas de soja expostas à condição de solo encharcado por 2, 4, 8, 16 e 32 dias a partir do florescimento pleno (R₂) e início do enchimento de grãos (R₅). Estes autores verificaram que o aumento da duração do período de estresse causou redução gradual do rendimento de grãos em relação ao tratamento controle. Além disso, observaram que plantas expostas ao encharcamento do solo em R₅ apresentaram menor rendimento de grãos em comparação às expostas ao estresse em R₂, independente do período de duração do estresse.

2.2 PLANTAS E AMBIENTE SOB BAIXA INCIDÊNCIA DE RADIAÇÃO SOLAR

As plantas submetidas à condição de restrição luminosa pelo excesso de nebulosidade não atingem a plena expressão fenotípica (MELGES; LOPES; OLIVA, 1989). A condição de restrição luminosa ocorre em períodos com elevada pluviosidade e caracteriza-se pela absorção e espalhamento de parte da radiação solar pelas nuvens. Esta condição reduz a quantidade e qualidade da radiação fotossinteticamente ativa (RAF) que atinge o dossel das plantas (MONTEITH, 1965).

A restrição luminosa pelo excesso de nebulosidade, ao reduzir quantidade e alterar a qualidade de RAF que atinge o dossel das plantas, prejudica o funcionamento do aparato fotossintético (HUANG et al., 2011), reduzindo a produção de fotoassimilados. Assim, a restrição luminosa nas plantas, dependendo da duração e intensidade, prejudica o crescimento (WU et al., 2017) e rendimento de grãos (PURCELL et al., 2002).

2.2.1 Fotossíntese em ambiente com baixa incidência de radiação solar

A radiação solar consiste em um conjunto de ondas eletromagnéticas, compostas por pequenas unidades energéticas chamadas de fótons. Sua energia depende do comprimento e frequência de onda. A quantidade de radiação solar incidente na superfície terrestre varia em função dos processos de espalhamento e absorção que ocorrem na atmosfera. Desta forma, o excesso de nebulosidade causa maior espalhamento e absorção da radiação solar pelas nuvens, reduzindo a radiação incidente na superfície terrestre e disponibilidade para plantas realizarem fotossíntese (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017; LARCHER, 2000).

Entre 45% e 55% do total da radiação solar incidente na superfície terrestre pode ser utilizada na fotossíntese (OMETTO, 1981). A radiação solar utilizada na fotossíntese está compreendida nos comprimentos de onda de 380 nm e 760 nm, chamada de radiação fotossinteticamente ativa (RAF) (TAIZ et al., 2017). Em períodos ensolarados, com pouca nebulosidade, a RAF incidente em uma folha pode exceder sua capacidade de resposta fotossintética. A quantidade de radiação incidente nas folhas na qual não há mais resposta fotossintética é chamada de ponto de saturação luminoso (PSL). No PSL a fotossíntese líquida estabiliza, assim, apenas parte da radiação incidente nas folhas é absorvida pelas moléculas de clorofila e aproveitada efetivamente na fotossíntese. A energia excedente da radiação absorvida por uma molécula de clorofila é dissipada na forma de calor ou refletida na forma radiação com diferentes comprimentos de onda (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017; LARCHER, 2000).

Para ser utilizada pelo aparato fotossintético a RAF precisa ser captada no complexo antena, constituído por moléculas de clorofila, carotenóides e proteínas estruturais. Por meio de um processo conhecido como “esquema Z” a energia da RAF captada é direcionada aos centros de reação, fotossistema I (PSI) e fotossistema II (PSII), que funcionam em série (BLANKENSHIP; PRINCE, 1985). O PSI e PSII utilizam energia eletromagnética da RAF para oxidar água liberando oxigênio, e realizar o transporte de elétrons na membrana do tilacóide. No final do processo o NADP^+ é reduzido a NADPH e ocorre a síntese de ATP, sendo estes utilizados no ciclo de Calvin & Benson para produção de fotoassimilados (TAIZ et al., 2017).

O excesso de nebulosidade em períodos chuvosos ao reduzir incidência de RAF no dossel das plantas reduz a taxa fotossintética das mesmas (ROCHETTE et al., 1996). A menor incidência de RAF em uma folha, em dias nublados, pode deixar a folha no ponto de compensação luminosa (PCL) (LARCHER, 2000). O ponto de compensação luminosa consiste na quantidade de RAF incidente no qual os ganhos com fotossíntese igualam às perdas com respiração. O prejuízo da menor incidência de radiação ao processo fotossintético, depende da espécie, cultivar e amplitude do declínio da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA), os pacotes de energia que excitam os fotossistemas I e II. O declínio da DFFFA, dependendo da amplitude, causa grande redução da atividade dos fotossistemas e consequentemente pequena síntese de NADPH e ATP. A baixa síntese de NADPH e ATP, necessários ao ciclo de Calvin & Benson, prejudica a produção de compostos orgânicos (SU et al., 2014) utilizados no crescimento, desenvolvimento e produção de grãos.

O efeito negativo da baixa incidência de DFFFA para fotossíntese pode ser minimizado pelo aumento da eficiência no uso dos fótons fotossinteticamente ativos (FFA). Em ambiente com baixa incidência de radiação solar há menor dissipação da energia dos fótons na forma de calor e/ou luz (LARCHER, 2000). A menor dissipação de energia dos fótons, em ambiente com restrição luminosa, proporciona maior síntese de NADPH e ATP com menor número de FFA, proporcionando maior eficiência quântica de carboxilação. Isto é, menor o número de FFA incidentes para fixar uma molécula de carbono. Por isso, o declínio na fotossíntese líquida de uma planta exposta ao excesso de nebulosidade, não é proporcional à redução da incidência de DFFFA (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017). Desta forma, plantas submetidas à baixa incidência de DFFFA podem apresentar maior eficiência na utilização dos FFA (GRIFFIN; RANNEY; PHARR, 2004; HUANG et al., 2011; WALTERS, 2005).

2.2.2 Fotossíntese em ambiente com menor razão entre incidência de radiação direta e difusa

O excesso de nebulosidade pode reduzir a incidência de radiação e alterar sua qualidade (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017; LARCHER, 2000). A radiação que incide em uma nuvem passa pelos processos de interceptação e espalhamento, e conseqüentemente há redução da incidência de radiação direta e aumento da radiação difusa no dossel das plantas (ROCHETTE et al., 1996). A alteração na qualidade do espectro da radiação causa predomínio de incidência de radiação no vermelho longo e redução da incidência de vermelho curto e azul (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017; LARCHER, 2000).

A redução da incidência de radiação no azul pode afetar negativamente a fotossíntese ao prejudicar o funcionamento do PSII, que absorve principalmente energia dos comprimentos de onda na faixa do azul (TAIZ et al., 2017). Uma estratégia de aclimação à menor incidência da luz azul, consiste na alteração da razão entre os fotossistemas I e II, incremento de PSII em detrimento do PSI. A energia eletromagnética captada para excitação eletrônica no PSI está na faixa vermelho (CHOW; MELIS; ANDERSON, 1990; WALTERS; HORTON, 1995).

Desta forma, aumento do teor de PSII no aparato fotossintético pode permitir excitação de elétrons suficiente do PSII para acompanhar a excitação de elétrons do PSI (WALTERS, 2005). O incremento de PSII pode causar aumento do aproveitamento da radiação azul interceptada (CHOW; MELIS; ANDERSON, 1990; WALTERS; HORTON, 1994). Assim, plantas em ambiente com excesso de nebulosidade, com aumento da radiação difusa, podem apresentar maior aproveitamento na fotossíntese da RAF interceptada e conseqüentemente menor declínio da fotossíntese líquida (ROCHETTE et al., 1996; SOUZA et al., 2009).

2.2.3 Alterações na abertura estomática e trocas gasosas de folhas em ambiente com baixa incidência de radiação solar

As plantas submetidas ao desenvolvimento em ambiente com baixa incidência de radiação solar, apresentam menor abertura estomática (HUANG et al., 2011; SU et al., 2014). Para compreender essa resposta, observa-se que a abertura do poro estomático, ostíolo, depende da interceptação pelas plantas de luz nos comprimentos de onda do azul e vermelho (TALBOTT; ZEIGER, 1998; TALBOTT et al., 2002a; TAIZ. ZEIGER, 2006).

O processo de abertura do poro estomático, nas primeiras horas do dia, está mais associado a interceptação de luz azul. A radiação no comprimento do azul, interceptada nas folhas, estimula conversão de violoxantina em zeaxantina. Essa conversão resulta na

fosforilação do domínio C-terminal da H⁺ATP-ase, presente na célula guarda do estômato, e também estimula o processo de ligação da proteína 14-3-3 ao domínio C-terminal fosforilado ativando a H⁺ATP-ase (TAIZ et al., 2017; TALBOTT et al., 2002b).

As H⁺ATP-ases realizam extrusão de íons de hidrogênio da célula-guarda e conseqüentemente geram um gradiente de potencial eletroquímico entre célula-guarda e subsidiária (TAIZ et al., 2017; TALBOTT et al., 2002a). O gradiente de potencial eletroquímico gerado entre célula-guarda e célula-subsidiária permite que íons de potássio e íons de cloro passem das células-subsidiárias para o vacúolo das célula-guarda. O incremento da concentração de potássio e cloro no vacúolo da célula-guarda reduz a energia livre da água e estimula entrada de água proveniente da célula-subsidiária (SCHROEDER; KWAK; ALLEN, 2001; TALBOTT; ZEIGER, 1998). O processo de entrada de água no vacúolo causa gradativamente deformação das células-guarda e conseqüentemente há maior abertura do poro estomático (TAIZ et al., 2017; TAIZ; ZEIGER, 2013).

No período compreendido entre início e fim do dia, o processo de abertura do poro estomático, gradativamente é mais influenciado pela interceptação de radiação no vermelho (TAIZ; ZEIGER, 2013). Para compreender essa alteração, observa-se que a medida que as horas passam há redução da concentração de potássio e cloro no vacúolo e aumento da concentração de malato⁻² e principalmente de sacarose (TALBOTT; ZEIGER, 1998). O aumento da concentração de malato⁻² e sacarose, no vacúolo, está associado a maior atuação da luz vermelha, estimulando maior atividade fotossintética dos cloroplastos das células-guarda. O incremento da concentração de sacarose no vacúolo também pode estar associado ao processo de hidrólise de amido presente no citoplasma da célula-guarda e conseqüente formação de sacarose que é acumulada no vacúolo. Além disso, absorção de sacarose aploplástica grada pelo processo fotossintético nas células do mesófilo também pode aumentar sua concentração no vacúolo da célula-guarda (TAIZ et al., 2017; TALBOTT; ZEIGER, 1998).

Desta forma, o fechamento do estômato, no final do dia, está mais associado ao declínio da concentração de sacarose, no vacúolo, em função da redução da atividade fotossintética causada pela redução da incidência de radiação. A redução da concentração de solutos no vacúolo proporciona movimento da água para célula-subsidiária e conseqüentemente o poro estomático fecha (TAIZ; ZEIGER, 2013; ZEIGER; TAIZ, 2006). Desta forma, a menor incidência de radiação nos comprimentos de onda do azul e vermelho pode prejudicar os processos de abertura estomática e reduzir abertura do poro estomático.

A menor abertura dos estômatos em ambiente com baixa incidência de radiação pode causar menor transpiração foliar (DAI et al., 2009; HUANG et al., 2011; SU et al., 2014), pois

prejudica difusão de moléculas de água da câmara subestomática para ao ambiente. Além disso, ambientes sombreados apresentam menor demanda evapotranspiratória e conseqüentemente há menor transpiração foliar (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017). Para trocas gasosas foliares referentes ao dióxido de carbono, os estudos têm demonstrado que menor abertura do estômato não causa reduções significativas na concentração interna de carbono (FAY; KNAPP, 1993; SU et al., 2014; ZHAO; OOSTERHUIS, 1998). Essa resposta pode estar associada a menor espessura foliar que facilita difusão de dióxido de carbono para dentro das folhas (TERASHIMA et al., 2006, 2011).

2.2.4 Alterações fisiológicas, morfológicas e anatômicas de plantas em ambiente com baixa incidência de radiação solar

As plantas de sol, sensíveis a restrição luminosa, apresentam aclimação ao ambiente com baixa incidência de radiação solar (MELGES; LOPES; OLIVA, 1989; SOUZA et al., 2009). Uma planta exposta ao ambiente com restrição luminosa pode apresentar mudanças destinadas à aclimação em função dos estímulos emitidos por fotorreceptores que identificam alterações na quantidade e qualidade da radiação incidente (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017; LARCHER, 2000). Assim, plantas expostas ao desenvolvimento em ambiente com restrição luminosa podem alterar seu desenvolvimento a partir do início do período de estresse para mitigar os efeitos negativos da baixa incidência de radiação (WU et al., 2017).

Uma alternativa para esta mitigação consiste em alterações que permitam maior captação da radiação para fotossíntese (NIINEMETS, 2010; VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Desta forma, para aclimação das plantas ao ambiente sombreado pode haver redução da razão entre clorofilas *a* e *b* nas folhas (BOARDMAN, 1977; NIINEMETS, 2010; WU et al., 2016). O incremento no teor de clorofila *b* é resultado do maior investimento no sistema antena, responsável pela captação de radiação, aumentando a captação de energia e mitigando o efeito negativo da baixa incidência da radiação para fotossíntese (NIINEMETS, 2010; TERASHIMA et al., 2011; VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Folhas sombreadas também podem apresentar estruturas anatômicas especializadas, que atuam como lentes que concentram radiação no mesofilo, onde estão os cloroplastos, proporcionando aumento da absorção da radiação pelas clorofilas (SALISBURY; ROSS, 1991).

Outra alternativa para minimizar o efeito negativo da menor incidência de radiação solar na fotossíntese, consiste em modificação na morfologia e anatomia das folhas (TERASHIMA et al., 2011). Plantas em ambiente com baixa incidência de radiação podem

apresentar folhas mais largas, para aumentar a área de interceptação, e menor espessura quando comparadas às folhas de plantas em pleno sol (LOPES et al., 1982; MELGES et al., 1989). A menor espessura da folha está associada à redução da espessura das células do parênquima paliçádico e/ou redução do número de camadas do parênquima paliçádico (TERASHIMA et al., 2006; TERASHIMA et al., 2011; TERASHIMA; MIYAZAWA; HANBA, 2001). A menor espessura do mesófilo foliar facilita a difusão de CO₂ até o sítio de assimilação nas folhas com menor abertura estomática (NOBEL; ZARAGOZA; SMITH, 1975; TERASHIMA et al., 2011), e conseqüentemente causa menor declínio da fotossíntese líquida das plantas em ambiente com baixa incidência de radiação (DORNHOFF; SHIBLES, 1970).

2.2.5 Alteração do desenvolvimento e crescimento de plantas em ambiente com menor incidência de radiação e/ou modificação da qualidade do espectro de radiação

As plantas em ambiente com restrição luminosa estão submetidas à menor incidência de radiação e alteração da qualidade da radiação, menor quantidade de radiação azul e vermelho curto, e aumento da quantidade de vermelho longo (MONTEITH, 1965). Essas modificações causam redução da fotossíntese líquida das plantas em ambiente com restrição luminosa (NIINEMETS, 2010; TERASHIMA et al., 2011; VALLADARES; NIINEMETS, 2008), prejudicando o desenvolvimento e crescimento das plantas (WU et al., 2017). A menor disponibilidade de fotoassimilados prejudica o desenvolvimento do sistema radicular, haste principal, hastes secundárias, emissão e desenvolvimento de folhas (SU et al., 2014; WU et al., 2017). Além disso, afeta negativamente o crescimento e desenvolvimento de estruturas reprodutivas nas plantas e reduz o rendimento de grãos (FIOREZE et al., 2013).

O desenvolvimento das plantas em ambiente com restrição luminosa também pode ser alterado pela modificação na partição dos fotoassimilados. Para compreensão dessa alteração, observa-se que em ambientes com restrição luminosa pelo excesso de nebulosidade há redução da razão entre radiação no vermelho curto/vermelho longo. A baixa razão entre vermelho curto/vermelho longo ativa o fitocromo, pigmento azul associado à tolerância a restrição luminosa. O fitocromo ativado promove alongamento dos entrenós e causa estiolamento da planta (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017; LARCHER, 2000; VIDAL, 2010). O estiolamento de plantas em ambiente com baixa incidência de radiação solar também pode ser resultado de uma alteração hormonal. A redução da interceptação de radiação no ápice das plantas causa menor degradação de auxina, proporcionando forte dominância apical nessas

plantas (TAIZ et al., 2017), causando maior alongamento dos entrenós e maior estatura das plantas em ambiente com restrição luminosa.

Assim, plantas com restrição luminosa investem grande quantidade de fotoassimilados no crescimento vertical do caule e prejudicar o desenvolvimento dos demais órgãos da planta, especialmente emissão e crescimento de folhas (VIDAL, 2010). O prejuízo ao desenvolvimento de folhas pode causar redução do índice de área foliar (IAF) e a redução do IAF está correlacionada com o declínio no acúmulo de massa seca das plantas em ambiente com restrição luminosa (BUZZELO et al., 2015; SU et al., 2014). Desta forma, plantas sob restrição luminosa apresentam o crescimento e desenvolvimento prejudicados pela redução da produção dos fotoassimilados e pela sua partição ineficiente entre os órgãos.

2.2.6 Plantas de soja em ambiente com baixa incidência de radiação solar

As plantas de soja (*Glycine max* L.) em ambiente com baixa incidência de radiação solar não atingem o pleno desenvolvimento fenotípico (MELGES et al., 1989; SU et al., 2014; WU et al., 2017). Para compreender os efeitos negativos do desenvolvimento em ambiente com baixa luminosidade, observa-se que os trabalhos realizados por Fioreze et al. (2013) e Melges et al. (1989) demonstraram que plantas de soja sob baixa incidência de radiação apresentam redução da taxa fotossintética e conseqüentemente menor acúmulo de massa seca e rendimento de grãos.

As plantas sob baixa incidência de radiação têm apresentado menor acúmulo de massa seca e rendimento de grãos associada à reduzida produção de ATP, na fotossíntese, que limita produção de compostos orgânicos no ciclo de Calvin & Benson (HUANG et al., 2011; NIINEMETS, 2010). Wu et al. (2016) estudando desenvolvimento da soja em ambiente com menor incidência de radiação, observaram que plantas sob restrição luminosa apresentaram alterações nas trocas gasosas foliares. Os autores constataram que a restrição luminosa causa menor abertura do poro estomático, redução da transpiração e menor taxa de assimilação líquida de carbono. Para os autores o declínio na assimilação líquida de carbono não é resultado de limitações estomáticas. Segundo esses pesquisadores o declínio da síntese de energia metabólica e poder redutor, sob baixa incidência de radiação, prejudica síntese compostos orgânicos e causa redução da assimilação líquida de carbono.

O ambiente com restrição luminosa prejudica produção de ATP ao reduzir incidência de radiação, e proporcionar menor teor de radiação direta e maior teor de radiação difusa. No entanto, na espécie *Glycine max* L. existe diversidade genética que permite aclimação ao

ambiente com restrição luminosa (BUZZELO et al., 2015; WU et al., 2016). Sinclair et al. (1992) estudaram o comportamento de plantas de soja desenvolvendo em ambientes com quantidades variáveis de radiação direta e difusa. Segundo os autores, as plantas de soja apresentam menor fotossíntese e maior eficiência na utilização de radiação quanto menor razão entre radiação direta e radiação difusa. O aumento da eficiência de utilização de radiação quando há incremento do componente difuso é importante para mitigar o efeito negativo do excesso de nebulosidade para as plantas (ANDERSON et al., 2000).

Para plantas de soja o incremento da eficiência na utilização da RAF pelo aparato fotossintético também é importante para sua aclimatação ao desenvolvimento em ambiente com baixa incidência luminosa (BUZZELO et al., 2015). Schöffel e Volpe (2001) estudaram o comportamento da soja em diferentes níveis de RAF. Os autores observaram redução da fotossíntese líquida quanto menor a RAF interceptada pelas plantas. Entretanto, também observaram aumento da eficiência do uso da radiação na produção de fitomassa de soja quanto menos RAF foi interceptada pelas folhas. Para os pesquisadores o aumento da eficiência do uso de RAF na produção de fitomassa é importante para mitigar os efeitos negativos da baixa interceptação de radiação pela soja.

Para plantas de soja em ambiente com restrição luminosa, aumento da eficiência de utilização da RAF pode ser resultado do aumento do teor total de clorofila e redução da razão entre clorofila *a* e *b* (NIINEMETS, 2010). O incremento de clorofila *b* está associado ao maior investimento na produção do complexo antena que é responsável pela captação de RAF (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Estudos realizados por Su et al. (2014) e Wu et al. (2016) demonstram que cultivares de soja submetidas ao desenvolvimento em ambiente com restrição luminosa apresentam maior teor total de clorofila e redução da razão entre clorofila *a* e *b*. Segundos os autores essas alterações nos teores dos pigmentos fotossintéticos podem reduzir perdas na taxa de assimilação líquida de carbono de plantas de soja submetidas a restrição luminosa.

Outro ponto importante na aclimatação da soja ao estresse por restrição luminosa consiste no aumento da eficiência de utilização da RAF com o aumento da amplitude da redução da incidência de radiação. Melges et al. (1989) estudaram o comportamento de plantas de soja em três níveis de redução da incidência de radiação solar, 30%, 50% e 70%, durante todo o ciclo da cultura. Os autores observaram declínio gradativo no acúmulo de massa seca e da taxa de assimilação líquida de carbono quanto maior o nível de restrição luminosa. No entanto, constataram maior eficiência de utilização da radiação na produção de biomassa da soja quanto maior nível de restrição luminosa.

Desta forma, estratégias de aclimatação a restrição luminosa que permitem aumento do aproveitamento da RAF são importantes para mitigar o efeito negativo do estresse, no entanto, os sintomas continuam presentes. Trabalhos com soja submetida a restrição luminosa têm demonstrado que algumas cultivares apresentam sintomas menos proeminentes do estresse (WU et al., 2017). Buzzelo et al. (2015) estudaram o comportamento de trinta e três cultivares ao desenvolvimento em ambientes com restrição luminosa de 50% e 70%, durante todo ciclo da cultura. Os pesquisadores utilizaram a metodologia de Mulamba e Mock (1978) que diferencia cultivares quanto à sensibilidade ao ambiente com restrição luminosa, e observaram comportamento distinto entre cultivares em cada nível de sombreamento. Algumas cultivares apresentaram menor sensibilidade ao desenvolvimento em ambiente com 50% e/ou 70% de restrição luminosa, apresentando sintomas menos proeminentes do estresse, por exemplo, menor declínio no acúmulo de massa seca e menor estiolamento.

Plantas de soja em ambiente com restrição luminosa costumam apresentar alterações relacionadas ao aumento da estatura, redução da área foliar, maior área foliar específica, menor acúmulo de massa seca e redução dos componentes de produção e menor produção de grãos (BUZZELO et al., 2015; SU et al., 2014; WU et al., 2017; YAN et al., 2010).

Alterações morfológicas e produtivas nas plantas de soja também dependem do momento de imposição do estresse. Wu et al. (2016) analisando o comportamento da soja submetida a restrição luminosa na fase vegetativa, observaram que características morfológicas e fisiológicas foram muito afetadas durante o período de estresse. No entanto, os pesquisadores constataram que após a retirada da imposição da condição estresse houve rápido retorno destas características aos níveis semelhantes das plantas sem estresse. Para os autores o momento de imposição do estresse, fase vegetativa, permitiu recuperação das plantas estressadas e conseqüentemente não houve redução significativa no rendimento de grãos. Yan et al. (2010) trabalhando com plantas de soja submetidas a restrição luminosa, da semeadura até o início do enchimento de grãos, observaram que a restrição luminosa causou aumento da estatura, menor crescimento e acúmulo de massa seca total e redução dos componentes da produção e da produção de grãos.

A imposição da restrição luminosa na fase reprodutiva da soja causa efeito negativo na produção de grãos. Jiang e Egli, (1993) estudaram o comportamento de plantas de soja em dois níveis de restrição luminosa, 30% e 60%, entre os estádios fenológicos, R₁ a R₄, R₄ a R₅, R₅ a R₆ e R₄ a R₈. Os pesquisadores observaram nos dois níveis de restrição luminosa menor pagamento de flores e redução do número de vagens por planta. Assim, plantas de soja submetidas a restrição luminosa, independentemente do nível de restrição e do período de

imposição, apresentaram menor rendimento de grãos quando comparado ao de plantas em pleno sol.

2.3 CONSIDERAÇÕES

As plantas de soja desenvolvendo em solo encharcado ou em ambiente com restrição luminosa apresentam alterações fisiológicas e bioquímicas que afetam negativamente o crescimento, desenvolvimento e rendimento de grãos. Para plantas de soja cultivadas em áreas extensivas o período de exposição ao estresse causado pelo encharcamento do solo e restrição luminosa das plantas pode ocorrer simultaneamente. Para compreender essa relação, observa-se que em períodos com excesso de precipitação e nebulosidade pode haver o processo de encharcamento do solo e restrição luminosa. No entanto, apesar da possibilidade de ocorrer em conjunto, na literatura não existem até o momento estudos que investigaram o comportamento de plantas de soja expostas simultaneamente ao desenvolvimento em solo encharcado com presença de restrição luminosa.

Portanto, estudos para investigar o comportamento de plantas de soja desenvolvendo em solo encharcado com presença de restrição luminosa são necessários para esclarecer alterações fisiológicas, bioquímicas, no crescimento e na produtividade das plantas submetidas à condição de solo encharcado pelo excesso de precipitação e restrição luminosa pelo excesso de nebulosidade.

2.4 REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M. C. et al. An analytical model for estimating canopy transpiration and carbon assimilation fluxes based on canopy light-use efficiency. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 101, n. 4, p. 265–289, 2000.
- ARAKI, H. Water uptake of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during exposure to O₂ deficiency and field level CO₂ concentration in the root zone. **Field Crops Research**, v. 96, n. 1, p. 98–105, 2006.
- ARMSTRONG, W. Aeration in Higher Plants. **Advances in Botanical Research**, v. 7, n. 1980, p. 225–332, 1980.
- ARMSTRONG, W. et al. Measuring and interpreting respiratory critical oxygen pressures in roots. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 281–293, 2009.
- AROCA, R.; PORCEL, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. **Journal of Experimental Botany**, v. 43, n. 1, p. 43–57, 2012.
- ASHRAF, M. A. et al. Alleviation of waterlogging stress in upland cotton (*Gossypium hirsutum*

L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. **Crop and Pasture Science**, v. 62, n. 1, p. 25–38, 2011.

ASHRAF, M. A. Waterlogging stress in plants: A review. **African journal of agricultural research**, v. 7, n. 13, p. 1976–1981, 2012.

BACANAMWO, M.; PURCELL, L. C. Soybean dry matter and N accumulation responses to flooding stress, N sources and hypoxia. **Journal of Experimental Botany**, v. 50, n. 334, p. 689–696, 1999.

BAILEY-SERRES, J. et al. Making sense of low oxygen sensing. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 3, p. 129–138, 2012.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 313–339, 2008.

BANTI, V. et al. Low oxygen response mechanisms in green organisms. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 3, p. 4734–4761, 2013.

BARRETT-LENNARD, E. G.; VAN RATINGEN, A. P.; MATHIE, M. H. The developing pattern of damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) due to the combined stresses of salinity and hypoxia: Experiments under controlled conditions suggest a methodology for plant selection. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 50, n. 2, p. 129–136, 1999.

BARNI, N. A.; COSTA, J. A. Efeito de períodos de inundação do solo durante o período reprodutivo. **Agronomia Sulriogradense**. v.14, n.2, p.207-222, 1975.

BARNI, N. A. Efeito do período de inundação do solo na absorção de nutrientes, uso da água e crescimento da planta de soja. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, v. 5, n. 1, p. 7-18, 1999

BERGAMASCHI, H.; BERGONCI, J. I. **As plantas e o clima – princípios e aplicações**. 1. ed. Passo Fundo: Agro livros, 2017.

BEUTLER, A. N. et al. Soil hydric excess and soybean yield and development in Brazil. **Australian Journal of Crop Science**, v. 8, n. 10, p. 1466–1466, 2014.

BLANKENSHIP, R. E.; PRINCE, R. C. Excitedstate redox potentials and the Z scheme of photosynthesis. **Trends Biochemical Science**, v.23, p.382-383, 1985.

BOARDMAN, N. K. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, n. 1, p. 355–377, 1977.

BORELLA, J. et al. Atividade de enzimas fermentativas em raízes e nódulos de soja sob condições de hipóxia e pós-hipóxia. **Ciencia Rural**, v. 43, n. 6, p. 970–977, 2013.

BRADFORD, K. J.; YANG, S. F. Stress-induced Ethylene Production in the Ethylene-requiring Tomato Mutant Diageotropica. **Plant Physiology**, v. 65, n. 2, p. 327–330, 1980.

BUZZELO, G. L. et al. Índices Não Paramétricos Estimados Pela Combinação De Diferentes Caracteres Com Acumulação De Biomassa Como Critério De Avaliação Da Competição De Cultivares De Soja Com E Sem Sombreamento. **Brasil Bioma**, v. 33, n. 3, p. 310–329, 2015.

CHOW, W. S.; MELIS, A.; ANDERSON, J. M. Adjustments of photosystem stoichiometry in chloroplasts improve the quantum efficiency of photosynthesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 87, n. 19, p. 7507–7411, 1990.

CHRISTIANSON, J. A. et al. Global gene expression responses to waterlogging in roots and leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Plant and Cell Physiology**, v. 51, n. 1, p. 21–37, 2010.

CLARK, L. H.; HARRIS, W. H. Observations on the Root Anatomy of Rice (*Oryza sativa* L.). **American Journal of Botany**, v. 68, n. 2, p. 154–161, 1981.

COLMER, T. D. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 1, p. 17–36, 2003.

COMSTOCK, J. P. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 367, p. 195–200, 2002.

DAI, Y. et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. **Environmental and Experimental Botany**, v. 65, n. 3, p. 177–182, 2009.

DALMOLIN, Â. C. et al. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 51, n. 2, p. 281–294, 2012.

DE SIMONE, O. et al. Apoplasmic barriers and oxygen transport properties of hypodermal cell walls in roots from four Amazonian tree species. **Plant Physiology**, v. 132, n. 1, p. 206–217, 2003.

DEL RÍO, L. A. et al. NADH Induces the Generation of Superoxide Radicals in Leaf Peroxisomes. **Plant Physiology**, v. 89, n. 3, p. 728–731, 1989.

DHUNGANA, S. K. et al. Evaluation of Flooding Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) in Greenhouse under Upland and Paddy Soil Conditions. **Journal of Crop Science and Biotechnology**, v. 22, n. 283, p. 290, 2019.

DORNHOFF, G. M.; SHIBLES, R. M. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. **Crop Sci.**, v. 10, n. 42-5, 1970.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and Acclimation Under Hypoxia and Anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 14, n. 2, p. 83–94, 1997.

ELSE, M. A. et al. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. **Physiologia Plantarum**, v. 111, n. 1, p. 46–54, 2001.

ELSE, M. A.; JACKSON, M. B. Transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in the transpiration stream of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in relation to foliar ethylene production and petiole epinasty. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 25, n. 4, p. 453–458, 1998.

ENSTONE, D. E.; PETERSON, C. A. Suberin lamella development in maize seedling roots grown in aerated and stagnant conditions. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 4, p. 44–455, 2005.

FANTE, C. A. et al. Respostas fisiológicas em cultivares de soja submetidas ao alagamento em diferentes estádios. **Bragantia**, v. 69, n. 2, p. 253–261, 2010.

FANTE, C. A. et al. Isoflavone and protein content in soybeans grains submitted to flooding at different stages of development. **Ciência Rural**, v. 41, n. 12, p. 2224–2229, 2011.

FAY, P. A.; KNAPP, A. K. Photosynthetic and stomatal responses of *Avena sativa* (Poaceae) to a variable light environment. **American Journal of Botany**, v. 80, n. 12, p. 1369–1373, 1993.

FERNIE, A. R.; CARRARI, F.; SWEETLOVE, L. J. Respiratory metabolism: Glycolysis, the TCA cycle and mitochondrial electron transport. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 7, n. 3, p. 254–261, 2004.

FIGUEIREDO, S. L. et al. Fisiologia e produção da soja tratada com cinetina e cálcio sob déficit hídrico e sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 48, n. 11, p. 1432–1439, 2013.

FUKAO, T.; BAILEY-SERRES, J. Plant responses to hypoxia - Is survival a balancing act? **Trends in Plant Science**, v. 9, n. 9, p. 449–456, 2004.

FUKAO, T.; YEUNG, E.; BAILEY-SERRES, J. The submergence tolerance regulator SUB1A mediates crosstalk between submergence and drought tolerance in rice. **Plant Cell**, v. 23, n. 1, p. 412–27, 2011.

GEIGENBERGER, P. Response of plant metabolism to too little oxygen. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 6, n. 3, p. 247–256, 2003.

GOMES, A. R. S.; KOZLOWSKI, T. T. Physiological and Growth Responses to Flooding of Seedlings of *Hevea brasiliensis*. **Biotropica**, v. 20, n. 4, p. 286–293, 1988.

GOOD, A. G.; CROSBY, W. L. Anaerobic Induction of Alanine Aminotransferase in Barley Root Tissue. **Plant Physiology**, v. 90, n. 4, p. 1305–1309, 1989.

GRIFFIN, J. J.; RANNEY, T. G.; PHARR, D. M. Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence, and Carbohydrate Content of *Illicium* Taxa Grown under Varied Irradiance. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 129, n. 1, p. 46–53, 2004.

GUPTA, K. J.; ZABALZA, A.; VAN DONGEN, J. T. Regulation of respiration when the oxygen availability changes. **Physiologia Plantarum**, v. 137, n. 4, p. 388–391, 2009.

GUTIERREZ BOEM, F. H.; LAVADO, R. S.; PORCELLI, C. A. Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. **Field Crops Research**, v. 47, n. 3, p. 175–179, 1996.

HOLBROOK, N. M. et al. Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: Response of grafted plants to soil drying. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 373, p. 1503–1514, 2002.

- HUANG, B. et al. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. **Journal of Experimental Botany**, v. 45, n. 2, p. 193–202, 1994.
- HUANG, D. et al. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. **Photosynthetica**, v. 49, n. 4, p. 611–618, 2011.
- IRFAN, M. et al. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, n. 4, p. 3–17, 2010.
- ISHIDA, F. Y. et al. Efeitos da inundação parcial e total sobre o crescimento, teor de clorofila e fluorescência de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*. **Ciência e Agrotecnologia, Lavras**, v. 26, n. 1, p. 1152–1159, 2002.
- JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, v. 1, n. 3, p. 274–287, 1999.
- JACKSON, M. B.; CAMPBELL, D. J. Waterlogging and petiole epinasty in tomato: The role of ethylene and low oxygen. **New Phytologist**, v. 76, n. 1, p. 21–29, 1976.
- JACOMINO, A. P.; MENDONÇA, K.; KLUGE, R. A. Armazenamento refrigerado de limões “Siciliano” tratados com etileno. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 25, n. 1, p. 45–48, 2003.
- JIANG, H.; EGLI, D. B. Shade Induced Changes in Flower and Pod Number and Flower and Fruit Abscission in Soybean. **Agronomy Journal**, v. 85, n. 2, p. 221–225, 1993.
- JUSTIN, S. H. F. W. .; ARMESTRONG; W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, v. 106, n. 3, p. 465–495, 1987.
- KAMALUDDIN, M.; ZWIAZEK, J. J. Metabolic inhibition of root water flow in red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*) seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 357, p. 739–745, 2001.
- KENNEDY, R. A.; RUMPHO, M. E.; FOX, T. C. Anaerobic metabolism in plants. **Plant Physiology**, v. 100, n. 1, p. 1–6, 1992.
- KOPPMANN, R. **Volatile Organic Compounds in the Atmosphere**. 6. ed. Oxford: Blackwell Pub, 2007.
- KOTULA, L.; RANATHUNGE, K.; STEUDLE, E. Apoplastic barriers effectively block oxygen permeability across outer cell layers of rice roots under deoxygenated conditions: Roles of apoplastic pores and of respiration. **New Phytologist**, v. 18, n. 4, p. 909–917, 2009.
- KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **Botanical Review**, v. 68, n. 2, p. 270–334, 2002.
- KREUZWIESER, J. et al. Diurnal pattern of acetaldehyde emission by flooded poplar trees. **Physiologia Plantarum**, v. 108, n. 1, p. 79–86, 2000.

KREUZWIESER, J.; SCHEERER, U.; RENNENBERG, H. Metabolic origin of acetaldehyde emitted by poplar (*Populus tremula* x *P. alba*) trees. **Journal of Experimental Botany**, v. 50, n. 335, p. 757–765, 1999.

KUMUTHA, D. et al. Effect of waterlogging on carbohydrate metabolism in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.): Upregulation of sucrose synthase and alcohol dehydrogenase. **Plant Science**, v. 175, n. 5, p. 706–716, 2008.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. 1. ed. São Carlos: RiMa, 2000.

LEE, C. et al. Soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]: Importance as A Crop and Pedigree Reconstruction of Korean Varieties. **Plant Breeding and Biotechnology**, v. 3, n. 3, p. 179–196, 2015.

LOPES, N. F. et al. Análise de crescimento e conversão da energia solar em feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) submetido a três níveis de densidades do fluxo radiante. **Revista Ceres**, v. 2166, n. 1, p.586-606, 1982.

LUDWIG. et al. Desempenho morfofisiológico de genótipos de ciclo semi-tardio/tardio de soja sob alagamento do solo. **Revista de la Facultad de Agronomía**, v. 117, n.1, p. 215–222, 2019.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PIEDADE, M. T. F. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 519–526, 2009.

MELGES, E.; NEI F. LOPES; OLIVA. Crescimento e conversão da energia solar em soja cultivada sob quatro níveis de radiação solar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 24, n. 9, p. 1065–1072, 1989.

MIELKE, M. S. et al. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 50, n. 3, p. 221–231, 2003.

MONTEITH, J. L. Light Distribution and Photosynthesis in Field Crops. **Annals of Botany**, v. 29, n. 1, p. 17–37, 1965.

MULAMBA, N.; MOCK, J. J. Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. **Egyptian Journal of Genetic and Cytology**, v.7, p.40-51, 1978.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693–714, 2010.

NOBEL, P. S.; ZARAGOZA, L. J.; SMITH, W. K. Relation between Mesophyll Surface Area, Photosynthetic Rate, and Illumination Level during Development for Leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. **Plant Physiology**, v. 55, n. 1, p. 1067-1070, 1975.

OMETTO, J. C. **Bioclimatologia vegetal**. 1. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1981

OOSTERHUIS, D. M. et al. Physiological responses of two soybean [*Glycine max* (L.) Merr] cultivars to short-term flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 30, n. 1, p. 85–

92, 1990.

PERATA, P.; ALPI, A. Ethanol-induced injuries to carrot cells: The role of acetaldehyde. **Plant Physiology**, v. 95, n. 3, p. 748–752, 1991.

PIRES, J. L.; SOPRANO, E.; CASSOL, B. Adaptações morfofisiológicas da soja em solo inundado. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 37, n. 1, p. 41–50, 2002.

PURCELL, L. C. et al. Radiation use efficiency and biomass production in soybean at different plant population densities. **Crop Science**, v. 42, n. 1, p. 172–177, 2002.

RANATHUNGE, K. et al. Stagnant deoxygenated growth enhances root suberization and lignifications, but differentially affects water and NaCl permeabilities in rice (*Oryza sativa* L.) roots. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 8, p. 1223–1240, 2011.

RANATHUNGE, K.; SCHREIBER, L. Water and solute permeabilities of Arabidopsis roots in relation to the amount and composition of aliphatic suberin. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 6, p. 1961–1974, 2011.

REHEM, B. C. et al. Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 31, n. 3, p. 805–815, 2009.

RHINE, M. D. et al. Yield and nutritional responses to waterlogging of soybean cultivars. **Irrigation Science**, v. 28, n. 2, p. 135–142, 2010.

RICARD, B. et al. Plant metabolism under hypoxia and anoxia. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 1, p. 223–250, 1994.

RIVOAL, J.; RICARD, B.; PRADET, A. Lactate dehydrogenase in *Oryza sativa* L. seedlings and roots: Identification and partial characterization. **Plant Physiology**, v. 95, n. 3, p. 682–686, 1991.

ROBERTS, J. K. et al. Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 81, n. 19, p. 6029–6033, 1984.

ROCHA, M. et al. Glycolysis and the tricarboxylic acid cycle are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *Lotus japonicus*. **Plant Physiology**, v. 152, n. 1, p. 1501–1513, 2010.

ROCHETTE, P. et al. Instantaneous measurement of radiation and water use efficiencies of a maize crop. **Agronomy Journal**, v. 88, n. 4, p. 627–635, 1996.

SAIRAM, R. K. et al. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum**, v. 52, n. 3, p. 401–412, 2008.

SAIRAM, R. K. et al. Waterlogging-induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in the roots of mung bean (*Vigna radiata*). **Journal of Plant Physiology**, v. 166, n. 6, p. 602–616, 2009.

SALISBURY, F.; ROSS, C. **Plant physiology**. 4. ed. Belmont: Books Cole, 1991.

SANDALIO, L. M. et al. Superoxide Free Radicals Are Produced in Glyoxysomes. **Plant Physiology**, v. 87, n. 1, p. 1–4, 1988.

SCHÖFFEL, E. R.; VOLPE, C. A. Eficiência de conversão da radiação fotossinteticamente ativa interceptada pela soja para produção de fitomassa. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, n.2, v.9, p.241-249, 2001.

SCHROEDER, J. I.; KWAK, J. M.; ALLEN, G. J. Guard cell abscisic acid signalling and engineering drought hardiness in plants. **Nature**, v. 410, n. 1, p. 327–330, 2001.

SCOTT, H. D. et al. Flood Duration Effects on Soybean Growth and Yield. **Agronomy Journal**, v. 80, n. 4, p. 631–636, 1989.

SCOTT, H.D.; ANGULO, J.; WOOD, L.S. Influence of temporary flooding at three growth stages on soybeans grown on a clayey soil. **Journal of Plant Nutrition**, v.13, n. 8, p. 1045-1071, 1990.

SINCLAIR, T. R.; SHIRAIWA, T.; HAMMER, G. L. Variation in Crop Radiation-Use Efficiency with Increased Diffuse Radiation. **Crop Science**, v. 32, n. 5, p. 1281–1284, 1992.

SOUZA, P. J. de O. P. De et al. Solar radiation use efficiency by soybean under field conditions in the Amazon region. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 10, p. 1211–1218, 2009.

SU, B. Y. et al. Growth and photosynthetic responses of soybean seedlings to maize shading in relay intercropping system in Southwest China. **Photosynthetica**, v. 52, n. 3, p. 332–340, 2014.

SWEETLOVE, L. J. et al. Lactate metabolism in potato tubers deficient in lactate dehydrogenase activity. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 8, p. 873–881, 2000.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3.ed. Porto Alegre: Artmed, 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013.

TALBOTT, L. D. et al. Green light reversal of blue-light-stimulated stomatal opening is found in a diversity of plant species. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 2, p. 366–368, 2002. a

TALBOTT, L. D. et al. Phytochrome and blue light-mediated stomatal opening in the orchid, *Paphiopedilum*. **Plant and Cell Physiology**, v. 43, n. 6, p. 639–646, 2002. b

TALBOTT, L. D.; ZEIGER, E. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 1, p. 329–337, 1998.

TERASHIMA, I. et al. Irradiance and phenotype: Comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 343–354, 2006.

TERASHIMA, I. et al. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 155, n. 1, p. 108–116, 2011.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S. I.; HANBA, Y. T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? - Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, v. 114, n. 1113, p. 93–105, 2001.

THOMAS, A. L. **Modificações morfológicas e assimilação de nitrogênio em plantas de soja (*Glycine max*) com sistema radiculares sob deficiência de O₂**. Porto Alegre, 2004. 76p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) Universidade Federal do Rio Grande do sul.

TOURNAIRE-ROUX, C. et al. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. **Nature**, v. 425, n. 6956, p. 393–397, 2003.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 237–257, 2008.

VAN DONGEN, J. T. et al. Regulation of respiration in plants: A role for alternative metabolic pathways. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, n. 12, p. 1434–1443, 2011.

VAN DONGEN, J. T.; LICAUSI, F. Oxygen Sensing and Signaling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 115, n. 2, p. 239–247, 2015.

VANTOAI, T. T. et al. Genetic variability for flooding tolerance in soybeans. **Crop Science**, v. 34, n. 1, p. 1112–1115, 1994.

VANTOAI, T. T.; BOLLES, C. S. Postanoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings. **Plant Physiology**, v. 97, n. 2, p. 588–592, 1991.

VIDAL, R. A. **Interação Negativa entre Plantas: inicialismo, alelopatia e competição**. 1. ed. Porto Alegre: Evangraf, 2010.

WALTERS, R. G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 411, p. 435–347, 2005.

WALTERS, R. G.; HORTON, P. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: Changes in composition of the photosynthetic apparatus. **Planta**, v. 195, n. 2, p. 248–256, 1994.

WALTERS, R. G.; HORTON, P. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: changes in photosynthetic function. **Planta**, v. 197, n. 2, p. 306–312, 1995.

WANG, K.; BIAN, S.; JIANG, Y. Anaerobic metabolism in roots of *Kentucky bluegrass* in response to short-term waterlogging alone and in combination with high temperatures. **Plant and Soil**, v. 314, n. 1, p. 221–229, 2009.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 1, p. 195–210, 2002.

WU, Y. et al. Responses to shade and subsequent recovery of soya bean in maize-soya bean relay strip intercropping. **Plant Production Science**, v. 19, n. 2, p. 1–9, 2016.

WU, Y. shan et al. Shade adaptive response and yield analysis of different soybean genotypes in relay intercropping systems. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 16, n. 6, p. 1331–1340, 2017.

YAN, Y. et al. Seed treatment with uniconazole powder improves soybean seedling growth under shading by corn in relay strip intercropping system. **Plant Production Science**, v. 13, n. 4, p. 367–374, 2010.

ZABALZA, A. et al. Regulation of respiration and fermentation to control the plant internal oxygen concentration. **Plant Physiology**, v. 149, n. 2, p. 1087–1098, 2009.

ZHAO, D.; OOSTERHUIS, D. M. Influence of shade on mineral nutrient status of field-grown cotton. **Journal of Plant Nutrition**, v. 21, n. 8, p. 1681–1695, 1998.

3 CAPÍTULO 2: TROCAS GASOSAS AO LONGO DO DIA DE PLANTAS DE SOJA SUBMETIDAS AO ENCHARCAMENTO DO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA

Resumo: Plantas de soja em solo encharcado e ambiente com baixa luminosidade apresentam prejuízos no crescimento e produção. Assim, o estudo teve como objetivo investigar as trocas gasosas ao longo do dia, teor relativo de clorofila, área foliar específica e curvas de atividade fotossintética em resposta à densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos de plantas de soja submetidas às condições de solo encharcado e restrição da luminosidade incidente. O ensaio compreendeu os tratamentos: plantas na condição sem estresse, plantas com restrição luminosa, plantas em solo encharcado, e plantas em solo encharcado + restrição luminosa. Para imposição da restrição da luminosidade foi utilizada uma tela de sombreamento com capacidade de reter 80% da luminosidade incidente. Os tratamentos em solo encharcado foram realizados mantendo o solo acima da capacidade de campo. A imposição dos tratamentos foi realizada simultaneamente, iniciando no florescimento pleno (R₂). Aos 15 dias de imposição dos tratamentos determinou-se: trocas gasosas a cada duas horas ao longo do dia, teor relativo de clorofila, área foliar específica e curvas de reposição da fotossíntese líquida em função da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos. As plantas de soja expostas aos estresses encharcamento do solo e restrição luminosa de forma isolada ou em conjunto apresentaram redução da fotossíntese associada à menor abertura estomática e redução da transpiração ao longo do dia. Plantas submetidas a restrição luminosa apresentaram folhas com incremento na área foliar específica, maior eficiência quântica aparente e incremento nas taxas fotossintéticas em ambiente com baixa luminosidade. Plantas em solo encharcado, a pleno sol, apresentaram folhas cloróticas e baixa eficiência quântica aparente e conseqüentemente apresentaram baixas taxas fotossintéticas sob luminosidade baixa e luminosidade elevada. Desta forma, o encharcamento do solo e restrição luminosa de forma isolada ou conjunta prejudicam as trocas gasosas ao longo do dia e causam alterações na atividade fotossintética das plantas.

Palavras-chave: Estresse ambiental; *Glycine max* L.; atividade fotossintética.

3. 1 INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* L.) é cultivada em diversas regiões do mundo, podendo haver áreas de cultivo sujeitas a condições ambientais desfavoráveis. Desta forma, em função da grande importância mundial, procura-se investigar as respostas metabólicas das plantas estressadas, com a finalidade de explicar os efeitos negativos gerados por tais condições. Assim, observa-se que uma condição ambiental prejudicial para plantas de soja que pode ocorrer, consiste em períodos com excesso de precipitação e elevada nebulosidade. Essa condição pode ser prejudicial por promover o encharcamento do solo e a restrição luminosa.

As plantas de soja cultivadas em solo encharcado estão sujeitas a sofrer prejuízos em relação ao seu desenvolvimento (FANTE et al., 2010). O solo encharcado caracteriza-se pelo excesso da água que ocupa seu espaço poroso, proporcionando baixa concentração de oxigênio. Para raízes, o estado hipóxico, baixa concentração de oxigênio, prejudica os processos da respiração aeróbica, dependentes de oxigênio, promovendo desordens metabólicas (BAILEY-SERRES et al., 2012; IRFAN et al., 2010).

A maior atividade do metabolismo anaeróbico nos tecidos radiculares hipóxicos pode deixar os tecidos foliares com aspecto clorótico. Isso ocorre, em parte, devido ao etanol, formado a partir do metabolismo anaeróbico, ser transportado via xilema das raízes até as folhas, onde é transformado em acetaldeído e ácido acético, substâncias que degradam proteínas e podem deixar os tecidos foliares clorótico (ISHIDA et al., 2002).

Outro fato que vale destacar é que, nas raízes em estado de hipóxia também há incremento da produção de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), precursor do etileno, inativo em baixas concentrações de oxigênio, que é transportado para as folhas por meio da rota transpiratória. Nos tecidos foliares, ricos em oxigênio, o ACC é convertido em etileno (IRFAN et al., 2010). O incremento da concentração de etileno nas folhas proporciona maior atividade das enzimas clorofilase e oxidase que degradam as moléculas de clorofila (JACOMINO; MENDONÇA; KLUGE, 2003), deixando os tecidos foliares com aspecto clorótico (DALMOLIN et al., 2012).

Em tecidos radiculares hipóxicos pode haver o processo de suberização e redução da permeabilidade das membranas celulares, proporcionando menor absorção de água e redução do potencial água na planta (RANATHUNGE; SCHREIBER, 2011). O menor potencial água causa aumento da produção de ácido abscísico (ABA) na raiz e conseqüentemente aumento da sua concentração nas folhas (WILKINSON; DAVIES, 2002). A maior concentração de ABA nas folhas causa fechamento do poro estomático (ELSE et al., 2001), promovendo modificações

nas trocas gasosas (ARAKI, 2006). Desta forma, em decorrência da redução do teor de clorofila e modificações nas trocas gasosas, plantas expostas ao desenvolvimento em solo encharcado costumam apresentar redução da taxa fotossintética (ASHRAF, 2012).

Plantas de soja cultivadas em ambiente com baixa incidência de radiação solar também apresentam o desenvolvimento prejudicado (WU et al., 2017), pois a restrição da luminosidade incidente causa alterações nas trocas gasosas (HUANG et al., 2011).

A redução da quantidade de radiação solar incidente nas folhas, no azul e vermelho, além de prejudicar o funcionamento do aparato fotossintético, causa prejuízos aos processos de abertura estomática (SU et al., 2014). O processo de abertura estomática no início do dia está associado principalmente à incidência de luz no azul e no final do dia, o fechamento está mais associado ao decréscimo de luz vermelha (TAIZ et al., 2017). Assim, a menor incidência de radiação pode prejudicar o movimento estomático. Os prejuízos causados aos movimentos estomáticos promovem alterações nas trocas gasosas foliares de plantas expostas a restrição da luminosidade (DAI et al., 2009; HUANG et al., 2011).

Além disso, plantas em ambiente com baixa incidência de radiação solar, dependendo da intensidade, apresentam reduzida síntese de energia metabólica em função da menor atividade do aparato fotossintético (NIINEMETS, 2010). A menor disponibilidade de energia metabólica proporciona menor produção de compostos orgânicos no ciclo de Calvin & Benson (HUANG et al., 2011; NIINEMETS, 2010). Assim, as plantas de soja desenvolvimento em ambiente com baixa incidência de radiação apresentam redução da taxa de assimilação líquida de carbono (MELGES; LOPES; OLIVA, 1989; WU et al., 2016).

Ainda vale destacar que plantas de soja em ambiente com restrição luminosa, para reduzir o efeito negativo da baixa incidência de radiação, podem apresentar alterações destinadas ao aumento da captação e da eficiência de utilização da radiação (VALLADARES; NIINEMETS 2008). Para isso as plantas sob restrição luminosa podem apresentar folhas mais largas, com menor espessura (SU et al., 2014; WU et al., 2016). Além disso, redução da razão entre clorofila *a* e clorofila *b* nas folhas, sinalizando maior investimento no sistema antena, e incremento no teor total de clorofila (NIINEMETS, 2010; TERASHIMA et al., 2011).

Portanto, plantas de soja expostas simultaneamente às condições de solo encharcado e restrição luminosa apresentam alterações fisiológicas, bioquímicas e morfológicas que afetam as trocas gasosas foliares e atividade fotossintética.

Nesse contexto o objetivo deste estudo foi investigar as trocas gasosas ao longo do dia, teor relativo de clorofila, área foliar específica e atividade fotossintética em função da densidade

de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos de plantas de soja desenvolvendo nas condições de solo encharcado e restrição luminosa.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na Estação de Horticultura e Cultivo Protegido Professor Mário César Lopes pertencente a Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Campus de Marechal Cândido Rondon.

As plantas de soja submetidas ao desenvolvimento em quatro condições ambientais distintas foram estudadas. Constituindo os tratamentos: plantas conduzidas com irrigação normal a pleno sol (sem estresse); plantas conduzidas com irrigação normal e restrição luminosa (sem solo encharcado + restrição luminosa); plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol (solo encharcado + sem restrição luminosa) e plantas conduzidas com solo encharcado e restrição luminosa (solo encharcado + restrição luminosa). O ensaio foi conduzido em delineamento de blocos ao acaso com cinco repetições, com duas plantas por repetição.

O experimento foi implantado no dia 15 de dezembro utilizando a cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Essa cultivar apresenta as seguintes características: grupo de maturação 6.0, porte médio e hábito de crescimento indeterminado. Para o estudo foram conduzidas duas plantas por vaso, com capacidade nominal de 8,7 dm³, que foram preenchidos com amostras de solo proveniente do horizonte A de um LATOSSOLO VERMELHO Eutrófico (SANTOS et al., 2013). O solo utilizado como substrato apresentou as seguintes características químicas na camada de 0-20 cm: P = 13,19 mg dm⁻³; MO = 49,21 g dm⁻³; pH (CaCl₂) = 6,37; H+Al = 2,54 cmol_c dm⁻³; Al⁺³ = 0,00 cmol_c dm⁻³; K⁺ = 1,56 cmol_c dm⁻³; Ca²⁺ = 8,78 cmol_c dm⁻³; Mg²⁺ = 3,46 cmol_c dm⁻³; CTC = 16,34 cmol_c dm⁻³; V% = 84,46.

Para fertilização do solo usado como substrato adotou-se a recomendação de adubação para experimentos em vasos, fornecendo: 150 mg dm⁻³ de K na forma de cloreto de potássio e 300 mg dm⁻³ de P na forma de super fosfato simples, o que adicionou 40 mg dm⁻³ de S e 85 mg dm⁻³ de Ca (NOVAES; NEVES; BARROS, 1991).

Para realizar a imposição da restrição luminosa utilizou-se uma estrutura de madeira com as seguintes dimensões: 1,5 m x 1 m com 1,5 m de altura, sendo a estrutura recoberta com tela de sombreamento preta com capacidade de reter 80% da luminosidade. Os tratamentos com solo encharcado foram realizados mantendo o solo acima da capacidade de campo, sendo os vasos imersos em lâmina de água constante de 0,15 m, em uma estrutura de madeira, recoberta

com lona plástica preta, com as seguintes dimensões: 0,5 m x 0,5 m e 0,2 m de altura. Os tratamentos foram impostos simultaneamente a partir do florescimento pleno (R_2) da cultura.

As leituras de trocas gasosas em diferentes horários do dia foram realizadas aos quinze dias de imposição dos tratamentos, com auxílio do equipamento Infra-Red Gas Analyzer (IRGA) Li-6400XT. As leituras foram realizadas nos seguintes horários: 6:00, 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas. Estas foram realizadas em folhas completamente desenvolvidas, fotossinteticamente ativas e sem lesões aparentes. Determinou-se: taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); taxa de transpiração (E) ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e condutância estomática (g_s) ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e concentração interna de CO_2 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$).

Em conjunto com as leituras das trocas gasosas também foram determinadas as condições meteorológicas, com auxílio do equipamento IRGA. Determinando-se no ambiente a pleno sol e dentro das estruturas de imposição da restrição luminosa (ambiente com restrição luminosa) a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (DFFFA) incidente, temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (kPa).

Na mesma data também foi determinado o índice SPAD e área foliar específica. O teor relativo de clorofila (índice SPAD) foi determinado com auxílio do aparelho portátil SPAD502-Plus Konica Minolta. As medidas foram realizadas em quatro folhas totalmente expandidas de cada uma das duas plantas de cada vaso, obtendo-se um valor médio para cada vaso. Para determinação da área foliar específica procedeu-se com coleta de quatro folhas completamente expandidas e sem lesões, determinando suas áreas (cm^2). As amostras foram submetidas a secagem a 65°C em estufa de circulação forçada de ar por 72 horas. Procedeu-se com pesagem em balança analítica de precisão tipo capela, determinando-se sua massa seca (g). Por meio da divisão da área foliar pela massa seca da folha, obteve-se a área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) (GOBBI et al., 2011).

A avaliação referente à taxa de assimilação líquida de CO_2 em função dos diferentes níveis de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) também foi determinada quinze dias após imposição dos tratamentos. Essa avaliação foi realizada com auxílio do equipamento Infra-Red Gas Analyzer (IRGA) Li-6400XT. As leituras foram no período da entre 08h00 e 11h00 utilizando concentração de referência de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, realizadas em folhas completamente desenvolvidas, fotossinteticamente ativas e sem lesões aparentes, localizadas no terço médio, nas seguintes densidades de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) 0; 25; 50; 75; 100; 250; 500; 1000; 1500; 2000 e $2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Os dados referentes às repostas da taxa de assimilação de CO_2 ao DFFFA de 0; 25; 50; 100 e $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de fótons foram utilizados para determinar a eficiência quântica aparente

(Φ [μmol fótons / μmol CO_2]), ajustando-se a equação ($A = a + \Phi\text{DFFFA}$), em que a e Φ são coeficientes de ajuste, sendo o valor obtido pelo inverso do coeficiente angular. Na intersecção da reta no eixo X calculou-se o valor do ponto de compensação lumínica [Γ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)]. O ajuste da curva de resposta da A em função da DFFFA foi realizado utilizando a função hipérbole retangular ($A = A_{\text{max}}\text{DFFFA} / (a + \text{DFFFA})$), em que A_{max} é a taxa máxima de fotossíntese e “ a ” é um coeficiente de ajuste da equação.

Os dados foram submetidos à análise de variância e quando pertinente comparados pelo teste de Tukey, ambos a 5% probabilidade de erro, com auxílio do software SISVAR 5.1 (FERREIRA, 2011).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Condições meteorológicas nas leituras das trocas gasosas ao longo do dia

Na figura 1 estão apresentados os dados referentes a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) incidente, temperatura do ar, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor nos diferentes horários de avaliação.

No ambiente com restrição de luminosidade os valores médios de DFFFA incidente apresentaram redução da ordem de 77%, 74%, 77%, 75%, 74%, 77% e 76% nas leituras das 6:00, 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparados ao ambiente a pleno sol (Figura 1A). Desta forma, nos diferentes horários de leitura das trocas gasosas, dentro das estruturas de restrição luminosa o DFFFA médio foi aproximadamente 75% inferior em comparação com o DFFFA médio no ambiente a pleno sol.

Os valores médios de temperatura do ar, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor foram semelhantes entre ambiente a pleno sol e ambiente com restrição luminosa nos diferentes horários (Figura 1). Para compreender esse processo observa-se que a tela de sombreamento possui orifícios que permite a permuta de ar entre o ambiente interno das estruturas de restrição luminosa com o ambiente a pleno sol (ambiente externo). Assim, esse processo provavelmente causou os valores médios semelhantes de temperatura do ar, umidade relativa do ar e déficit de pressão de vapor entre esses ambientes (Figura 1).

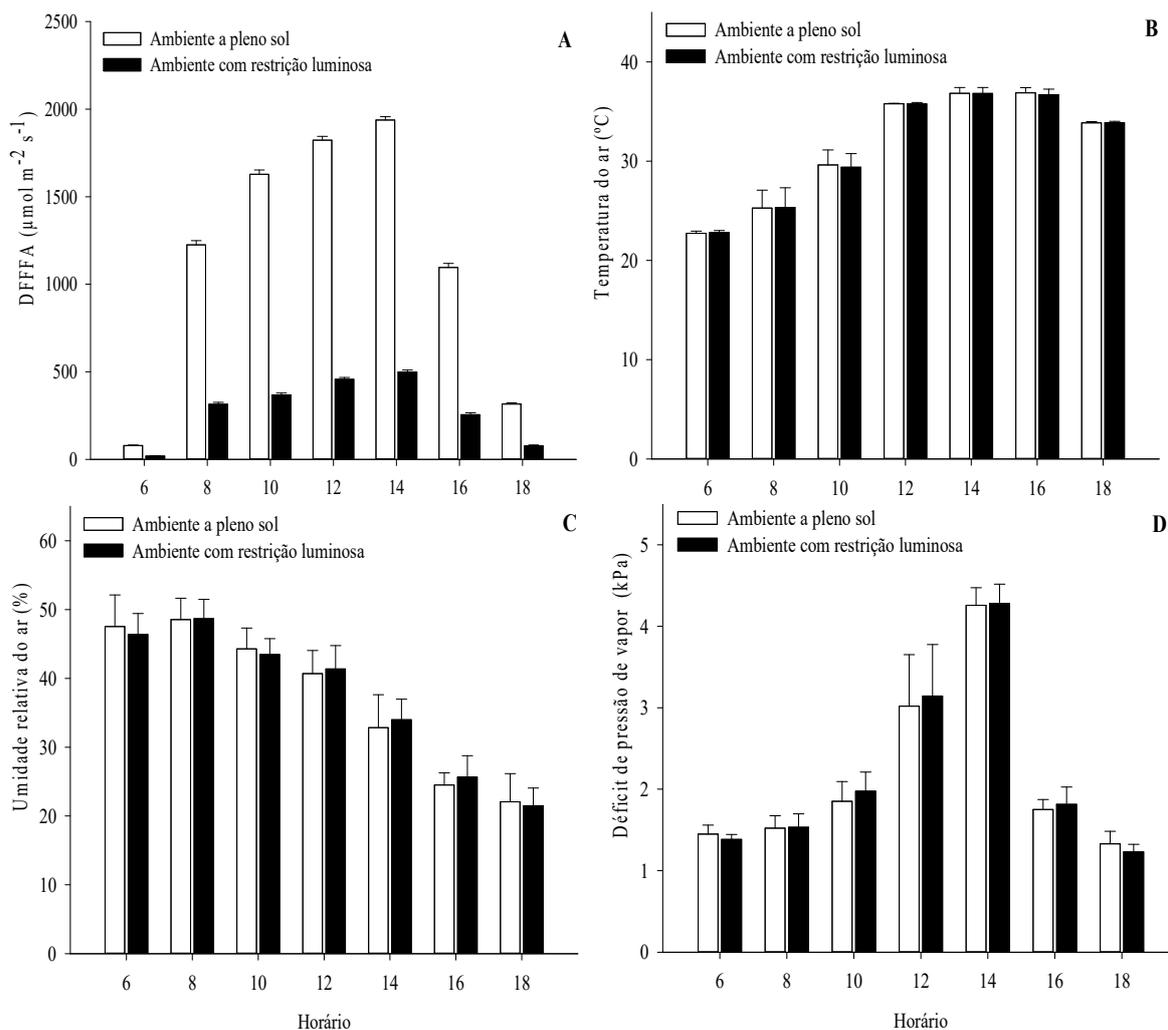


Figura 1- Condições meteorológicas na estrutura de imposição do sombreamento e a pleno sol, média da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) (A) e temperatura do ar média (B), umidade relativa do ar (C) e déficit de pressão de vapor (D) nos horários das leituras das trocas gasosas foliares. As barras nas colunas representam o desvio padrão.

3.3.2 Trocas gasosas ao longo do dia, teor relativo de clorofila e área foliar específica

O período de 15 dias de desenvolvimento na condição de solo encharcado e/ou ambiente com restrição luminosa, a partir do florescimento pleno (R_2), resultou em alterações na fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração interna de CO_2 (C_i) (Figura 2).

Na figura 2A estão apresentados os dados de A em diferentes horários ao longo do dia. Os resultados demonstram que plantas conduzidas em solo com irrigação normal com presença de restrição luminosa apresentaram redução em A da ordem de 48%, 38%, 35%, 21%, 18%, 29% e 55% nas leituras das 6:00, 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas,

respectivamente, quando comparadas às plantas conduzidas com irrigação normal a pleno sol (plantas sem estresse).

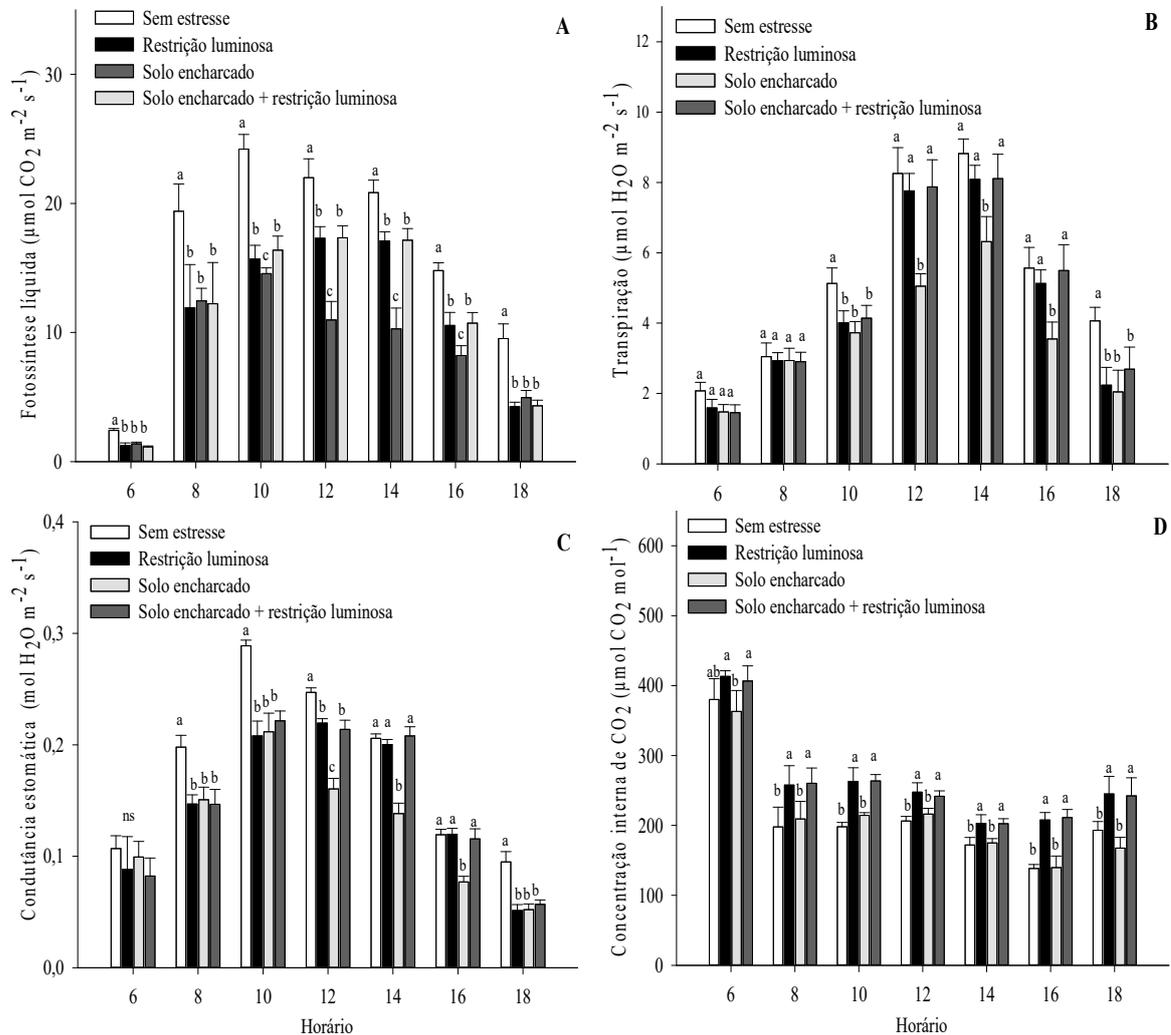


Figura 2- Fotossíntese líquida (A), taxa de transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO₂ (D) de folhas de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os dados foram obtidos aos 15 dias após o florescimento pleno (R₂), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência de solo encharcado e restrição luminosa. As colunas seguidas de letras minúsculas semelhantes não diferem entre si pelo teste de Tukey com 5% de probabilidade. ^{ns} não significativo. As barras nas colunas representam o desvio padrão.

Para plantas em solo encharcado a pleno sol também foi observado redução de *A* da ordem de 43%, 36%, 41%, 50%, 50%, 44% e 48% nas leituras das 6:00, 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, comparando com plantas sem estresse. Além disso, plantas conduzidas em solo encharcado com restrição luminosa apresentaram redução de *A* da ordem de 53%, 37%, 32%, 21%, 18%, 28% e 55% nas leituras das 6:00, 8:00, 10:00,

12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparadas com plantas sem estresse.

Para plantas com irrigação normal e presença de restrição luminosa houve declínio de E da ordem de 22% e 45% nas leituras das 10:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparado com plantas sem estresse. As plantas em solo encharcado e presença de restrição luminosa também apresentaram redução em E da ordem de 19% e 34% nas leituras das 10:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparado com plantas sem estresse. Para plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol foi observada redução de E da ordem de 27%, 39%, 29%, 36% e 50% nas leituras das 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, em comparação com plantas sem estresse (Figura 2B).

As plantas conduzidas com irrigação normal e presença de restrição luminosa apresentaram redução em gs da ordem de 26%, 28% e 46% nas leituras das 8:00, 10:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparado com plantas sem estresse. Para plantas em solo encharcado e presença de restrição luminosa também houve redução de gs da ordem de 26%, 23% e 40% nas leituras das 8:00, 10:00 e 18:00 horas, respectivamente, comparando com plantas sem estresse. As plantas em solo encharcado a pleno sol apresentaram redução de gs da ordem de 24%, 26%, 35%, 33%, 35% e 45% nas leituras das 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparado as plantas sem estresse (Figura 2C).

Na figura 2D são apresentados os dados de C_i para diferentes horários. O resultado demonstra que plantas com irrigação normal e restrição luminosa apresentaram valores superiores de C_i da ordem de 30%, 33%, 20%, 18%, 50% e 27% nas leituras das 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparado com plantas sem estresse. As plantas em solo encharcado com presença de restrição luminosa também apresentaram incremento em C_i da ordem de 31%, 33%, 17%, 18%, 52% e 25% nas leituras das 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, comparando com plantas sem estresse.

As plantas com irrigação normal e presença restrição luminosa apresentaram valores superiores de C_i da ordem de 23%, 23%, 17%, 16% e 49%, 46% nas leituras das 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparadas às em solo encharcado a pleno sol. As plantas em solo encharcado e presença de restrição luminosa apresentaram valores superiores de C_i da ordem de 24%, 23%, 15%, 16%, 51% e 45% nas leituras das 8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, respectivamente, quando comparadas com plantas com solo encharcado a pleno sol.

Na figura 3A estão apresentados os dados referentes ao teor relativo de clorofila (índice SPAD). As plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol apresentaram redução no valor de índice SPAD, teor relativo de clorofila, da ordem de 13%, 12% e 12% quando comparado com plantas sem estresse, plantas com irrigação normal e presença de restrição luminosa e plantas com solo encharcado e presença de restrição luminosa (Figura 3A).

Na figura 3B estão apresentados os dados de área foliar específica (AFE). Os dados demonstram que plantas submetidas à condição de solo com irrigação normal e presença de restrição luminosa e plantas em solo encharcado e presença de restrição luminosa apresentaram valores superiores de AFE da ordem de 74% e 77% em comparação com plantas sem estresse, respectivamente. As plantas em solo com irrigação normal e presença de restrição luminosa e plantas em solo encharcado com presença de restrição luminosa também apresentaram incremento em AFE da ordem de 77% e 81%, comparando com plantas em solo encharcado a pleno sol, respectivamente.

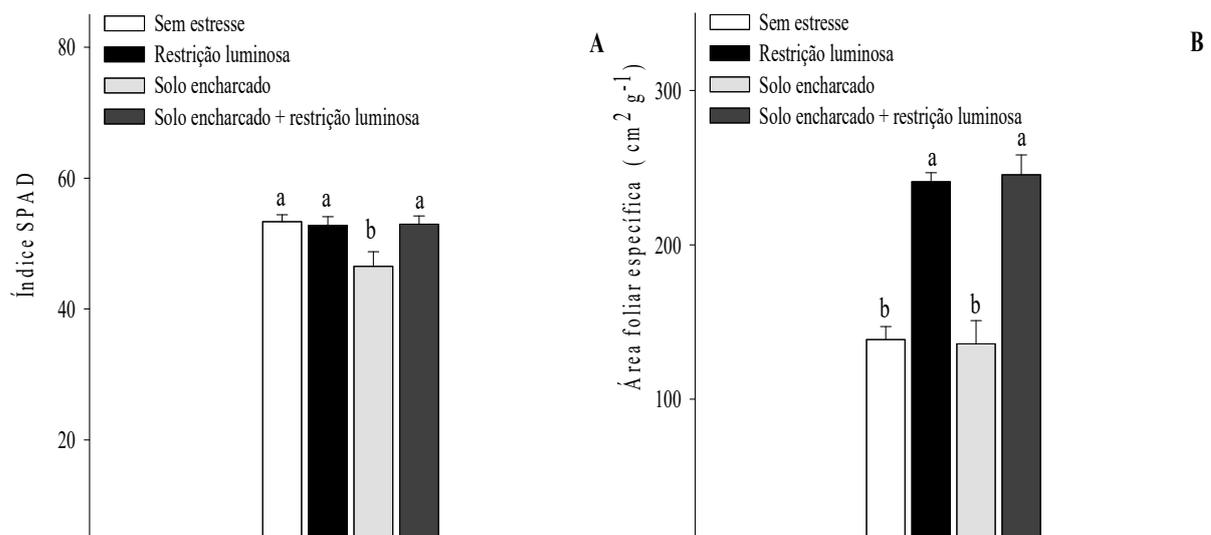


Figura 3 - Teor relativo de clorofila (Índice SPAD) (A) e Área foliar específica (B) de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os dados foram obtidos 15 dias após o florescimento pleno (R₂), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência de solo encharcado e restrição luminosa. As colunas seguidas de letras minúsculas semelhantes não diferem entre si pelo teste de Tukey com 5% de probabilidade. As barras nas colunas representam o desvio padrão.

3.3.3 Reposta ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos

O período de 15 dias de exposição ao solo encharcado e restrição luminosa alterou as repostas das plantas de soja a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) (Figura 4). O ponto máximo de assimilação líquida de CO₂, fotossíntese líquida máxima, foi

com $2500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, atingindo $25,93$; $27,69$; $28,21$ e $17,35 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para plantas conduzidas com irriga\u00e7\u00e3o normal a pleno sol (plantas sem estresse), plantas em solo com irriga\u00e7\u00e3o normal e presen\u00e7a de restri\u00e7\u00e3o luminosa, plantas em solo encharcado e presen\u00e7a de restri\u00e7\u00e3o luminosa e plantas em solo encharcado a pleno sol, respectivamente (Figura 4A).

No ambiente com restri\u00e7\u00e3o luminosa, plantas em solo com irriga\u00e7\u00e3o normal e plantas em solo encharcado apresentaram efici\u00eancia qu\u00e2ntica aparente (Φ) similares (Figura 4B), necessitando de $18,28$ e $18,25 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para fixar um $1 \mu\text{mol CO}_2$, respectivamente. Al\u00e9m disso, tamb\u00e9m apresentaram maior Φ em compara\u00e7\u00e3o com plantas sem estresse e plantas em solo encharcado a pleno sol, que necessitaram de $20,49$ e $30,03 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para fixar $1 \mu\text{mol CO}_2$, respectivamente.

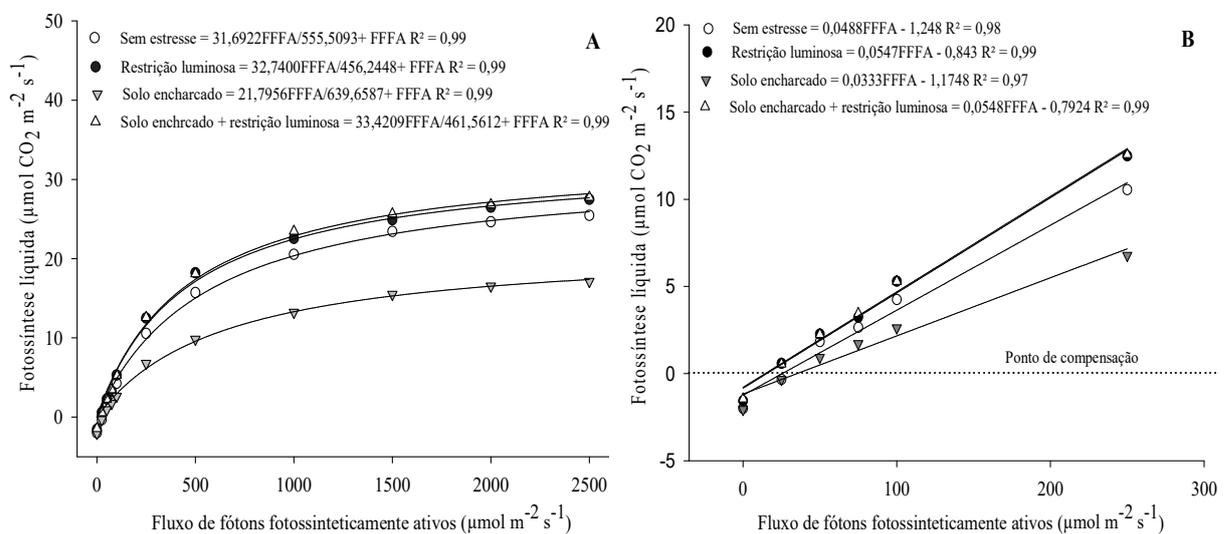


Figura 4 - Fotoss\u00edntese l\u00edquida (A) de folhas de soja em resposta a densidade de fluxo de f\u00f3tons fotossinteticamente ativos (DFFFA) 0 a $2500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Efici\u00eancia qu\u00e2ntica aparente (B) em resposta a densidade de fluxo de f\u00f3tons fotossinteticamente ativos (DFFFA) de 0 a $250 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os dados foram obtidos de folhas de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO aos 15 dias ap\u00f3s o florescimento pleno (R_2), quando foram impostos os tratamentos referentes a presen\u00e7a e aus\u00eancia de solo encharcado e restri\u00e7\u00e3o luminosa.

Ainda vale destacar que a partir da luminosidade de 25 at\u00e9 $1000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ plantas de soja dos tratamentos com restri\u00e7\u00e3o luminosa apresentaram maior fotoss\u00edntese l\u00edquida que plantas sem estresse. A partir $1500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ os valores de fotoss\u00edntese l\u00edquida dos tratamentos com restri\u00e7\u00e3o luminosa e sem estresse n\u00e3o diferiram significativamente. Esses resultados sugerem que plantas de soja expostas por 15 dias ao ambiente com restri\u00e7\u00e3o luminosa, a partir do est\u00e1dio R_2 , apresentam aclima\u00e7\u00f5es que permitem maior aproveitamento

da radiação disponível para os processos da fotossíntese em ambiente com baixa incidência de radiação fotossinteticamente ativa.

A exposição das plantas à condição de solo encharcado a pleno sol causou declínio na fotossíntese máxima da ordem de 33%, 38% e 38% em comparação com plantas conduzidas na condição sem estresse, plantas com irrigação normal com presença de restrição luminosa e plantas em solo encharcado com presença de restrição luminosa, respectivamente. Ressalta-se que a partir dos valores de luminosidade de $25 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol não equiparam mais a fotossíntese líquida com plantas dos tratamentos em ambiente com restrição luminosa e com plantas sem estresse.

Além disso, plantas em solo encharcado a pleno sol precisaram de valores acima de $35,28 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para haver fotossíntese líquida. Assim, o ponto de compensação das plantas em solo encharcado a pleno sol foi superior quando comparado ao plantas sem estresse e plantas em ambiente com restrição luminosa, irrigação normal e solo encharcado, que necessitam de valores acima de 25, 57; 15,41 e 14,46 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para haver fotossíntese líquida, respectivamente.

3.4 DISCUSSÃO

Plantas de soja conduzidas por um período de 15 dias, a partir do florescimento pleno, em solo encharcado e ambiente com restrição luminosa apresentam alterações nas trocas gasosas ao longo do dia (Figura 2) e modificações na atividade fotossintética (Figura 4).

Para plantas em solo encharcado a pleno sol, as modificações nas trocas gasosas estão associadas à baixa disponibilidade de oxigênio no solo. O estado hipóxico das raízes, pode causar a suberização ou lignificação da raiz (RANATHUNGE et al. 2011) e causar menor atividade de aquaporinas e por consequência reduzir a capacidade de absorção de água (AROCA; PORCEL; RUIZ-LOZANO, 2012). Assim, raízes hipóxicas apresentam menor condutividade hidráulica que promove redução do potencial água na planta (RANATHUNGE; SCHREIBER, 2011). Nas plantas, o menor potencial água causa incremento da produção de ácido abscísico nos tecidos radiculares o que condiciona aumento da sua concentração nas folhas (WILKINSON; DAVIES, 2002) e causa o fechamento estomático (ELSE et al., 2001).

Desta forma, o estado hipóxico da raiz pode causar modificações no metabolismo e na morfologia que alteram as relações hídricas e causam menor abertura estomática. Essa condição resultou em menor g_s e consequentemente redução de E em plantas em solo encharcado a pleno sol, leituras das 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas, em comparação com plantas sem

estresse (Figura 2). Para plantas em condições de hipóxia, reduzir a abertura do poro estomático pode ser uma estratégia de sobrevivência, visto a necessidade de minimizar perdas de água por transpiração em função da reduzida capacidade de absorção de água (DALMOLIN et al., 2012).

Araki (2006) encontrou resultado semelhante estudando o comportamento da soja cultivada em solo encharcado. Esse autor constatou que plantas de soja cultivadas em solo encharcado apresentaram pequena abertura estomática associada à redução da transpiração.

A redução da abertura estomática em plantas com raízes hipóxicas também prejudica a difusão de CO₂ pelos estômatos para dentro da folha (KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002) o que pode interferir negativamente no processo de assimilação de CO₂ das plantas cultivadas em solo encharcado (ASHRAF et al., 2011). Essa discussão é confirmada pela redução de *A* que ocorreu concomitantemente com a redução *g_s* nas leituras das 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas (Figura 2). Ainda vale destacar que mesmo com reduzida taxa de assimilação de CO₂, plantas em solo encharcado a pleno sol apresentaram *C_i* semelhante ao das plantas sem estresse nas leituras das 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 e 18:00 horas (Figura 2D). Essa condição reforça a ideia de que a menor abertura estomática prejudicou o aporte de CO₂ na folha.

Resultado semelhante foi observado por Oosterhvis et al. (1990), estudando o comportamento das trocas gasosas da soja cultivada em solo encharcado. Estes constataram redução da assimilação líquida de CO₂ correlacionada com menor abertura estomática. Segundo os autores, a menor abertura estomática reduziu a difusão de CO₂ até o sítio de assimilação e prejudicou sua assimilação pela fotossíntese.

Ainda vale ressaltar que o menor aporte de CO₂ nos tecidos foliares das plantas de soja em solo encharcado a pleno sol (Figura 2D) causa aumento da relação O₂/CO₂, incrementando a atividade oxigenase da enzima RUBISCO em decorrência da menor disponibilidade de CO₂ (BRÄUTIGAM; GOWIK, 2016; ZHU; LONG; ORT, 2010). O aumento da atividade oxigenase da enzima RUBISCO incrementa a taxa de fotorrespiração e conseqüentemente há redução da fotossíntese líquida ao liberar no final das reações o CO₂ anteriormente fixado pelo processo fotossintético no ciclo de Calvin & Benson (TAIZ et al., 2017). Assim, o incremento da taxa de fotorrespiração contribuiu para o declínio da fotossíntese líquida observada ao longo do dia nas plantas desenvolvendo em solo encharcado a pleno sol (Figura 2A).

As plantas de soja conduzidas em solo encharcado a pleno sol também apresentaram menor teor relativo de clorofila (Figura 3A) e o aspecto clorótico dos tecidos foliares também corrobora para redução da taxa de assimilação de CO₂ (OLIVEIRA; JOLY, 2010).

A redução do teor de clorofila pode estar associada à maior atividade anaeróbica das raízes hipóxicas, causando aumento da produção de etanol que é transportado via xilema das

raízes até as folhas, onde é convertido em acetaldeído e ácido acético (KOPPMANN, 2007). O aumento da concentração dessas substâncias pode causar degradação de proteínas e tornar os tecidos foliares cloróticos (ISHIDA et al., 2002). Além disso, tecidos radiculares hipóxicos apresentam maior produção ACC, precursor de etileno. Esse precursor é transportado pela via transpiratória até as folhas. Nas folhas, ricas em oxigênio, o ACC é convertido em etileno (ELSE; JACKSON, 1998). O aumento da concentração de etileno nos tecidos foliares estimula maior atividade de enzimas clorofilases e oxidases que degradam moléculas de clorofila (JACOMINO; MENDONÇA; KLUGE, 2003).

O desenvolvimento de folhas cloróticas nas plantas em solo encharcado também pode ser causado pelo incremento da produção de espécies reativas de oxigênio (BANTI et al., 2013) que degradam moléculas de clorofila (ASHRAF, 2009). Portanto, como moléculas de clorofila são diretamente responsáveis pela fotossíntese, na condição de hipóxia, o declínio do seu teor pode ser o principal fator que reduz a fotossíntese (OLIVEIRA; JOLY, 2010).

Assim, a redução do índice SPAD em plantas de soja em solo encharcado a pleno sol (Figura 3A) ajuda explicar o grande declínio de A que ocorreu nos diferentes horários de análise (Figura 2A). Corroborando com essa discussão o fato de plantas em solo encharcado a pleno sol apresentarem a menor eficiência quântica aparente dentre os tratamentos (Figura 4B), pois o menor teor relativo de clorofila (Figura 3B) deve ter causado grande declínio do aproveitamento dos fótons na assimilação de CO_2 . Esse comportamento é evidenciado pelo fato de plantas em solo encharcado a pleno sol, a partir do DFFFA de $50 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, não equiparem mais a fotossíntese com plantas sem estresse e plantas dos tratamentos em ambiente com restrição luminosa, seja solo com irrigação normal ou solo encharcado (Figura 4A). Além disso, o estresse causado pelo solo encharcado a pleno sol proporcionou o maior ponto de compensação lumínica (Figura 4B).

Ainda vale destacar que para plantas em solo encharcado, aquelas com presença de restrição luminosa apresentaram comportamento semelhante ao de plantas com irrigação normal e presença de restrição luminosa em A , E , g_s e C_i nos horários avaliados (Figura 2). Além disso, apresentaram fotossíntese similar em resposta a variação do DFFFA (Figura 4A). Esse comportamento similar das trocas gasosas e da fotossíntese líquida, devem estar associados ao processo de aclimação semelhante que ocorreu nas folhas, constatado pelos valores similares de índice SPAD (Figura 3A) e AFE (Figura 3B) entre plantas dos tratamentos expostos a restrição luminosa, seja com irrigação normal ou solo encharcado.

Para compreensão desse comportamento similar entre plantas de soja dos tratamentos conduzidos em ambiente com restrição luminosa, destaca-se que plantas em solo encharcado

normalmente apresentam decréscimo no teor de clorofila foliar (DHUNGANA et al., 2019). Entretanto, para plantas conduzidas em solo encharcado, aquelas expostas a restrição da luminosidade, apresentaram teor relativo de clorofila semelhante ao das plantas sem estresse e plantas com irrigação normal e presença de restrição luminosa (Figura 3A).

O declínio do teor relativo de clorofila nas plantas em solo encharcado a pleno sol em comparação às em solo encharcado com restrição luminosa está associado ao maior estresse oxidativo do aparato fotossintético nas plantas em solo encharcado a pleno sol. Para compreensão dessa relação, observa-se que para plantas desenvolvendo em solo encharcado, aquelas a pleno sol foram submetidas a elevada luminosidade (Figura 1A) que proporciona grande produção de poder redutor (NAD(P)H) e energia metabólica (ATP). No entanto, a baixa concentração interna de CO₂ (Figura 2D) causa menor atividade do ciclo de Calvin e Benson, reduzindo o consumo de NAD(P)H e ATP o que reduz a disponibilidade dos carreadores, NAD(P) e ADP, que recebem elétrons e energia da cadeia de transporte de elétrons na membrana do tilacóide (FOYER; NOCTOR, 2009).

A menor disponibilidade dos carreadores NAD(P) e ADP sobrecarrega o fotossistema II ao reduzir a transferência da energia recebida da luminosidade. A sobrecarga de elétrons nos fotossistemas causa dissipação do excedente de elétrons em carotenoides ou sua captura pelo oxigênio o que resulta na formação de espécies reativas de oxigênio (BARBOSA et al., 2014; DAS et al., 2011). As espécies reativas de oxigênio degradam a proteína D1 presente no centro de reação do fotossistema II e outras estruturas celulares (VASS; CSER, 2009). Desta forma, para plantas em solo encharcado, esse estresse oxidativo corrobora para o declínio do teor de clorofila nas plantas em pleno sol em relação às cultivadas com restrição luminosa. Sendo que plantas sob restrição luminosa não apresentaram as condições necessárias para desenvolver o mencionado estresse oxidativo em função da exposição à baixa luminosidade (Figura 1A) e apresentarem elevada concentração interna de CO₂ (Figura 2D).

Desta forma, a restrição luminosa causou uma aclimatação que impediu decréscimo do teor de clorofila nas plantas de soja conduzidas em solo encharcado com restrição luminosa, contribuindo para o comportamento similar das trocas gasosas e da atividade fotossintética em comparação com plantas conduzidas com irrigação normal e presença de restrição luminosa (Figuras 2 e 4). A maior aclimatação pode ser a causa das menores perdas na assimilação líquida de carbono em plantas de soja submetidas aos dois estresses, quando comparadas com plantas do tratamento em solo encharcado a pleno sol (Figuras 2A).

Resultado divergente foi observado por Dalmolin et al. (2012), em estudo que avaliou o desenvolvimento de *Vochysia divergens*, uma planta C3, adaptada ao desenvolvimento em

ambiente com baixa luminosidade, na presença e ausência dos fatores solo encharcado e restrição luminosa. Os autores observaram que para plantas conduzidas em solo encharcado, aquelas com restrição luminosa também apresentaram folhas cloróticas e apresentavam perdas na fotossíntese semelhantes às de plantas cultivadas em solo encharcado a pleno sol.

Para plantas conduzidas em ambiente com restrição luminosa, os declínios observados em A , E e g_s (Figura 2) estão associados à redução da incidência de radiação. Os processos envolvidos nas trocas gasosas e na fotossíntese são muito sensíveis à condição de restrição luminosa (DAI et al., 2009; HUANG et al., 2011). Assim, destaca-se que no dossel das plantas conduzidas na estrutura de imposição da restrição luminosa, o DFFFA médio foi aproximadamente 75% inferior, nos horários de avaliação, em comparação com o DFFFA médio no dossel das plantas no ambiente a pleno sol (Figura 1A).

Desta forma, os menores valores de g_s às 8:00, 10:00, 12:00 e 18:00 horas (Figura 2C) estão associadas à menor incidência de radiação (HUANG et al., 2011; SU et al., 2014). Para compreender esse comportamento, observa-se que nas primeiras horas do dia o processo de abertura do estômato está mais relacionado a incidência de radiação azul e no final do dia o fechamento está associado ao declínio de radiação vermelha (TAIZ et al., 2017). No ambiente com restrição luminosa, os valores médios de DFFFA do início ao final do dia foram muito baixos, menores que $500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 1A), valores que são facilmente superados a partir das 8:00 até 16:00 horas (BERGAMASCHI; BERGOCNI, 2017). Essa condição possivelmente prejudicou e modificou os movimentos de abertura e fechamento estomático das plantas submetidas a restrição luminosa.

No ambiente com restrição luminosa, a menor abertura estomática proporcionou menor transpiração nas leituras das 10:00 e 18:00 horas. No entanto, nas leituras das 12:00, 14:00 e 16:00 horas não houve redução da transpiração (Figura 2B). Ressalta-se que nesses horários os valores de temperaturas foram elevados e similares entre o ambiente a pleno sol e ambiente com restrição luminosa (Figura 1B). O aumento da temperatura causou redução da umidade relativa do ar e conseqüentemente o déficit de pressão de vapor aumentou de forma similar entre o ambiente a pleno sol e ambiente com restrição luminosa nas leituras das 12:00, 14:00 e 16:00 horas, provavelmente essa condição proporcionou os valores de E das plantas no ambiente com restrição luminosa similares ao de plantas sem estresse (Figura 2B).

Os dados das trocas gasosas também indicam que para plantas cultivadas em ambiente com restrição luminosa, sob irrigação normal ou solo encharcado, a redução da fotossíntese líquida nos diferentes horários (Figura 2A) não está relacionada à menor abertura estomática. Apesar da menor abertura estomática nas leituras das 8:00, 10:00, 12:00 e 18:00 horas (Figura

2C), os valores de concentração interna de CO₂, independentemente do horário, foram superiores ao de plantas sem estresse (Figura 2D). Esse resultado indica que a redução da abertura estomática não restringiu o processo de difusão do CO₂ para dentro da folha e conseqüentemente não limitou sua disponibilidade para a fotossíntese.

Esse resultado provavelmente está associado ao incremento na área foliar específica das folhas de plantas desenvolvendo no ambiente com restrição luminosa (Figura 3B). Para compreender essa relação, observa-se que o incremento da AFE está associado ao fato de plantas com restrição luminosa apresentarem folhas mais largas e menos espessas quando comparadas com folhas de plantas conduzidas em pleno sol (FAN et al., 2013; LOPES et al., 1982; MELGES et al., 1989). A redução da espessura da folha está associada a menor espessura das células do parênquima paliçádico e/ou redução do número de camadas do parênquima paliçádico (KALVE et al., 2014; TERASHIMA et al., 2006; TERASHIMA et al., 2011; WU; GONG; YANG, 2017).

O decréscimo da espessura do mesofilo foliar reduz a resistência de difusão do CO₂ até o seu sítio de assimilação (NOBEL; ZARAGOZA; SMITH, 1975). Assim, a menor espessura do mesofilo permite manutenção do aporte de CO₂ até o sítio de assimilação, apesar da menor abertura estomática, causando menor declínio da fotossíntese líquida de plantas em ambiente com restrição luminosa (DORNHOFF; SHIBLES, 1970; MELGES et al., 1989).

Desta forma, observa-se que o declínio da fotossíntese líquida das plantas conduzidas em ambiente com restrição luminosa (Figura 2A), está associado aos baixos valores médios de DFFFA (Figura 1A). Essa situação possivelmente reduziu a atividade dos fotossistemas I e II, e conseqüentemente reduziu a formação de poder redutor e energia metabólica (NIINEMETS, 2010). A redução da formação de poder redutor e energia metabólica, necessários ao ciclo de Calvin & Benson, prejudica a produção de compostos orgânicos e causa menor fotossíntese líquida (HUANG et al., 2011; SU et al., 2014). Além disso, o mencionado prejuízo ao ciclo de Calvin & Benson que reduziu a assimilação de CO₂ (Figura 2A), também corrobora para o incremento na concentração interna de CO₂ em plantas em ambiente com restrição luminosa em comparação com plantas sem estresse (Figura 2D).

Wu et al. (2016) encontraram resultados semelhantes, estudando o efeito da restrição luminosa no dossel de plantas de soja cultivadas em consórcio com milho. Nesse estudo, plantas de soja cultivadas em ambiente com restrição luminosa apresentaram redução de *A*, *E* e *g_s* em comparação com plantas a pleno sol. Segundo os autores, o declínio na fotossíntese líquida não está associado a menor da abertura estomática. Para esses pesquisadores, a menor incidência de

radiação proporcionou declínio da síntese de poder redutor e energia metabólica prejudicando a síntese de compostos orgânicos e conseqüentemente reduzindo a assimilação líquida de CO₂.

Apesar dos dados das leituras de trocas gasosas foliares indicarem grande declínio na fotossíntese líquida (Figura 2A) é preciso destacar que os valores não são proporcionais aos declínios da incidência de radiação (Figura 1A). Esse resultado está associado ao fato de plantas em ambiente com restrição luminosa apresentarem maior eficiência quântica aparente em comparação com plantas sem estresse e plantas em solo encharcado a pleno sol (Figura 4B).

Plantas de soja submetidas ao desenvolvimento em ambiente com restrição luminosa podem apresentar maior aproveitamento dos fótons fotossinteticamente ativos pelo aparato fotossintético (MELGES et al., 1989; SINCLAIR; SHIRAIWA; HAMMER, 1992). Esse comportamento é evidenciado pela maior fotossíntese líquida das plantas dos tratamentos em ambiente com restrição luminosa, seja no solo com irrigação normal ou solo encharcado, quando expostas ao DFFFA de 250 até 1000 $\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em comparação às plantas sem estresse (Figura 4A). Além disso, plantas de soja dos tratamentos com restrição luminosa apresentaram os menores valores de ponto de compensação lumínica dentre os tratamentos estudados (Figura 4B).

Para plantas de soja com restrição luminosa, o incremento da eficiência de utilização dos fótons incidentes pode ser resultado do aumento do teor total de clorofila e redução da razão entre clorofila *a* e *b* (NIINEMETS, 2010). O incremento no teor de clorofila *b* está associado ao maior investimento na produção do complexo antena que é responsável pela captação de energia dos fótons (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Estudo realizado por Su et al. (2014), demonstrou que cultivares de soja submetidas ao desenvolvimento em ambiente com restrição luminosa apresentam maior teor total de clorofila e redução da razão entre clorofila *a* e *b*. Para esses autores, essas alterações nos pigmentos fotossintéticos podem mitigar perdas na taxa de assimilação líquida de CO₂ de plantas desenvolvendo em ambiente com baixa incidência de radiação.

Portanto, plantas conduzidas nas condições de solo encharcado e restrição luminosa, por um período de 15 dias, a partir do florescimento pleno (R₂), apresentam alterações nas trocas gasosas e declínio da fotossíntese em diferentes horários do dia. Além disso, plantas expostas ao ambiente com restrição luminosa apresentam aclimatações à condição de cultivo que permitem maior aproveitamentos da radiação incidente. Por outro lado, plantas em solo encharcado a pleno sol possuem folhas com aspecto clorótico e maiores perdas na fotossíntese associadas ao baixo aproveitamento da radiação incidente e pequena abertura estomática nos horários mais quentes do dia.

3.5 CONCLUSÃO

Para plantas de soja a incidência do estresse ambiental encharcamento do solo e restrição luminosa de forma isolada ou em conjunto na fase reprodutiva causam redução da fotossíntese líquida ao longo do dia.

As plantas de soja expostas a restrição luminosa, seja em solo com irrigação normal ou encharcado, apresentam menor abertura estomática no período da manhã e antecipa o fechamento do estômato no fim da tarde. O encharcamento do solo, a pleno sol, causa reduzida abertura estomática e baixa taxa de transpiração ao longo do dia.

As plantas de soja desenvolvendo em ambiente com restrição luminosa, em solo com irrigação normal ou encharcado, apresentam aclimações que proporcionam maior eficiência quântica aparente e maior fotossíntese líquida sob baixa luminosidade.

Para plantas de soja a incidência do encharcamento do solo, a pleno sol, proporciona redução do teor relativo de clorofila, baixa eficiência quântica aparente e causa grande declínio da fotossíntese líquida sob luminosidade baixa ou luminosidade elevada.

3.6 REFERÊNCIAS

- ARAKI, H. Water uptake of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during exposure to O₂ deficiency and field level CO₂ concentration in the root zone. **Field Crops Research**, v. 96, n. 1, p. 98–105, 2006.
- AROCA, R.; PORCEL, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. **Journal of Experimental Botany**, v. 43, n. 1, p. 43–57, 2012.
- ASHRAF, M. A. et al. Alleviation of waterlogging stress in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. **Crop and Pasture Science**, v. 62, n. 1, p. 25–38, 2011.
- ASHRAF, M. A. Waterlogging stress in plants: A review. **African journal of agricultural research**, v. 7, n. 13, p. 1976–1981, 2012.
- ASHRAF, M. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. **Biotechnology Advances**, v. 27, n. 1, p. 84–93, 2009.
- BAILEY-SERRES, J. et al. Making sense of low oxygen sensing. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 3, p. 129–138, 2012.
- BANTI, V. et al. Low oxygen response mechanisms in green organisms. **International Journal of Molecular Sciences** v. 14, n. 3, p. 4734–4761, 2013.
- BARBOSA, M. R. et al. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciencia Rural**, v. 44, n. 3, p. 453–460, 2014.

BERGAMASCHI, H.; BERGONCI, J. I., **As plantas e o clima – princípios e aplicações**. 1. ed. Passo Fundo: Agro livros, 2017.

BRÄUTIGAM, A.; GOWIK, U. Photorespiration connects C3 and C4 photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 63, n. 10, p. 2963–2962, 2016.

DAI, Y. et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. **Environmental and Experimental Botany**, v. 65, n. 3, p. 177–182, 2009.

DALMOLIN, Â. C. et al. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 51, n. 2, p. 281–294, 2012.

DAS, P. K. et al. Photosynthesis-dependent anthocyanin pigmentation in Arabidopsis. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 1, p. 23–25, 2011.

DORNHOFF, G. M.; SHIBLES, R. M. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. **Crop Sci.**, v. 10, n. 42-5, 1970.

DHUNGANA, S. K. et al. Evaluation of Flooding Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) in Greenhouse under Upland and Paddy Soil Conditions. **Journal of Crop Science and Biotechnology**, v. 22, n. 283, p. 290, 2019.

ELSE, M. A. et al. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. **Physiologia Plantarum**, v. 111, n. 1, p. 46–54, 2001.

ELSE, M. A.; JACKSON, M. B. Transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in the transpiration stream of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in relation to foliar ethylene production and petiole epinasty. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 25, n. 4, p. 453–458, 1998.

FAN, X. X. et al. Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light. **Scientia Horticulturae**, v. 153, n. 1, p. 50–55, 2013.

FANTE, C. A. et al. Respostas fisiológicas em cultivares de soja submetidas ao alagamento em diferentes estádios. **Bragantia**, v. 69, n. 2, p. 253–261, 2010.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox regulation in photosynthetic organisms: Signaling, acclimation, and practical implications. **Antioxidants and Redox Signaling**, v. 11, n. 4, p. 861–905, 2009.

GOBBI, K. F. et al. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 7, p. 1436–1444, 2011.

- HOLBROOK, N. M. et al. Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: Response of grafted plants to soil drying. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 373, p. 1503–1514, 2002.
- HUANG, D. et al. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. **Photosynthetica**, v. 49, n. 4, p. 611–618, 2011.
- IRFAN, M. et al. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, n. 4, p. 3–17, 2010.
- ISHIDA, F. Y. et al. Efeitos da inundação parcial e total sobre o crescimento, teor de clorofila e fluorescência de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*. **Ciência e Agrotecnologia, Lavras**, v. 26, n. 1, p. 1152–1159, 2002.
- JACOMINO, A. P.; MENDONÇA, K.; KLUGE, R. A. Armazenamento refrigerado de limões “Siciliano” tratados com etileno. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 25, n. 1, p. 45–48, 2003.
- KALVE, S. et al. Three-dimensional patterns of cell division and expansion throughout the development of *Arabidopsis thaliana* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 22, p. 6385–6397, 2014.
- KOPPMANN, R. **Volatile Organic Compounds in the Atmosphere**. 6. ed. Oxford: Blackwell Pub, 2007.
- KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **Botanical Review**, v. 68, n. 2, p. 270–334, 2002.
- LOPES, N. F. et al. Análise de crescimento e conversão da energia solar em feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) submetido a três níveis de densidades do fluxo radiante. **Revista Ceres**, v. 2166, n. 1, p. 586–606, 1982.
- MELGES, E.; NEI F. LOPES; OLIVA. Crescimento e conversão da energia solar em soja cultivada sob quatro níveis de radiação solar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 24, n. 9, p. 1065–1072, 1989.
- NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693–714, 2010.
- NOBEL, P. S.; ZARAGOZA, L. J.; SMITH, W. K. Relation between Mesophyll Surface Area, Photosynthetic Rate, and Illumination Level during Development for Leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. **Plant Physiology**, v. 55, n. 1, p. 1067–1070, 1975.
- NOVAES, R. F. De; NEVES, J. C. L.; BARROS, N. F. De. Ensaio em ambiente controlado. In: OLIVEIRA, A. J. et al. (Eds.). **Métodos de pesquisa em fertilidade do solo**. Brasília DF: Embrapa-SE, 1991. p. 189–253.
- OLIVEIRA, V. C. De; JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth response. **Trees**, v. 24 n. 1, p. 185–193, 2010.

OOSTERHUIS, D. M. et al. Physiological responses of two soybean [*Glycine max* (L.) Merr] cultivars to short-term flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 30, n. 1, p. 85–92, 1990

RANATHUNGE, K. et al. Stagnant deoxygenated growth enhances root suberization and lignifications, but differentially affects water and NaCl permeabilities in rice (*Oryza sativa* L.) roots. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 8, p. 1223–1240, 2011.

RANATHUNGE, K.; SCHREIBER, L. Water and solute permeabilities of Arabidopsis roots in relation to the amount and composition of aliphatic suberin. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 6, p. 1961–1974, 2011.

SANTOS, H. G. dos. et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 3.ed. Brasília, 2013. 353p.

SINCLAIR, T. R.; SHIRAIWA, T.; HAMMER, G. L. Variation in Crop Radiation-Use Efficiency with Increased Diffuse Radiation. **Crop Science**, v. 32, n. 5, p. 1281–1284, 1992.

SU, B. Y. et al. Growth and photosynthetic responses of soybean seedlings to maize shading in relay intercropping system in Southwest China. **Photosynthetica**, v. 52, n. 3, p. 332–340, 2014.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

TERASHIMA, I. et al. Irradiance and phenotype: Comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 343–354, 2006.

TERASHIMA, I. et al. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 155, n. 1, p. 108–116, 2011.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S. I.; HANBA, Y. T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? - Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, v. 114, n. 1113, p. 93–105, 2001.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 237–257, 2008.

VASS, I.; CSER, K. Janus-faced charge recombinations in photosystem II photoinhibition. **Trends in Plant Science**, v. 14, n. 4, p. 200–205, 2009.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 1, p. 195–210, 2002.

WU, Y. et al. Responses to shade and subsequent recovery of soya bean in maize-soya bean relay strip intercropping. **Plant Production Science**, v. 19, n. 2, p. 1–9, 2016.

WU, Y. et al. Shade adaptive response and yield analysis of different soybean genotypes in relay intercropping systems. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 16, n. 6, p. 1331–1340, 2017.

WU, Y.; GONG, W.; YANG, W. Shade Inhibits Leaf Size by Controlling Cell Proliferation

and Enlargement in Soybean. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1–10, 2017.

ZHU, X.-G.; LONG, S. P.; ORT, D. R. Improving Photosynthetic Efficiency for Greater Yield. **Annual Review of Plant Biology**, v. 61, n. 1, p. 235–261, 2010.

4 CAPÍTULO 3: TROCAS GASOSAS E PRODUÇÃO DE PLANTAS DE SOJA EM RESPOSTA AO ENCHARCAMENTO DO SOLO E RESTRIÇÃO LUMINOSA

Resumo: As plantas de soja cultivadas em solo encharcado e ambiente com baixa luminosidade apresentam prejuízos no crescimento e produção. Assim, o estudo teve como objetivo investigar o comportamento das trocas gasosas, crescimento e produção de plantas de soja submetidas às condições de solo encharcado e sombreamento. O primeiro fator foi presença e ausência de solo encharcado; o segundo foi presença e ausência de restrição luminosa. Para tratamentos com solo encharcado, manteve-se o solo acima da capacidade de campo. Para imposição do sombreamento foi utilizada uma tela sombreamento com capacidade de reter 80% da luminosidade incidente. A imposição dos tratamentos ocorreu simultaneamente, iniciando no florescimento pleno (R₂), estendendo-se por 30 dias até o enchimento de grãos (R_{5,2}). Aos 20 dias de imposição dos tratamentos foram determinadas: trocas gasosas foliares e teor relativo de clorofila. Aos 30 dias de imposição dos tratamentos determinou-se: variáveis biométricas e teor de nutrientes nos tecidos foliares. No final do ciclo foi determinado os componentes de produção e produção de grãos por planta. Plantas submetidas às condições de solo encharcado e restrição luminosa apresentaram redução da taxa fotossintética líquida, transpiração e condutância estomática. As plantas conduzidas em solo encharcado em pleno sol apresentaram folhas de aspecto clorótico com menores teores de nutrientes e redução do acúmulo de massa seca. A exposição a restrição luminosa, em solo encharcado ou irrigação normal, reduziu o acúmulo de massa seca e causou estiolamento das plantas. A exposição às condições de solo encharcado e baixa restrição luminosa de forma isolada ou em conjunto reduziram os componentes de produção e produção por planta. Desta forma, incidência de encharcamento do solo e restrição luminosa de forma isolada ou conjunta, por um período de 30 dias, a partir do florescimento pleno, interferem negativamente nas trocas gasosas, no acúmulo de massa seca e conseqüentemente causam menor produção de grãos de plantas de soja.

Palavras-chave: Estresse ambiental; *Glycine max* L; densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos.

4.1 INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* L.) é uma cultura de grande importância para o agronegócio mundial. Por isso procura-se estudar as consequências da exposição da soja a condições ambientais desfavoráveis, para ampliar o conhecimento sobre as repostas metabólicas e compreender os efeitos negativos gerados por tais condições.

O cultivo da soja ocorre em todas regiões do mundo, podendo haver áreas de produção sujeitas a condições de estresses promovidos por fatores do tempo adversos à cultura. Desta forma, excesso de precipitação e nebulosidade podem ocorrer promovendo condições desfavoráveis, tais como solo encharcado (BEUTLER et al., 2014) e baixa luminosidade (SU et al., 2014) que causam redução da produção da soja.

O encharcamento do solo caracteriza-se pela condição de hipóxia, baixa concentração de oxigênio, que ocorre pelo excesso de água que ocupa o espaço poroso do solo. Para as raízes, essa condição prejudica a respiração, dependente de oxigênio, causando desordens metabólicas (VAN DONGEN et al., 2011), relacionadas à suberização da raiz, reduzindo a absorção de nutrientes e água e alterando as trocas gasosas (DALMOLIN et al., 2012). A condição de hipóxia nos solos também induz a produção de ACC nas raízes, inativo em condição de anaerobiose, que é transportado via xilema para as folhas e lá, na presença de oxigênio, é convertido em etileno. O aumento da concentração de etileno nos tecidos provoca sintomas de senescência vegetal, como o aspecto clorótico de folhas, por aumentar a atividade de enzimas clorofilase e oxidase que degradam moléculas de clorofila (JACOMINO; MENDONÇA; KLUGE, 2003).

Em função das alterações causadas nas trocas gasosas e redução do teor de clorofila, plantas submetidas ao desenvolvimento em solo encharcado normalmente apresentam redução da taxa fotossintética (ASHRAF et al., 2011). Desta forma, plantas desenvolvendo em solo encharcado apresentam alterações metabólicas que comprometem o crescimento e produtividade.

O crescimento e a produtividade das plantas de soja também são afetados pela disponibilidade de radiação solar (HUANG et al., 2011), pois esta influência diretamente o processo de fotossíntese. A redução da interceptação da radiação solar pelas folhas pode reduzir a fixação de carbono e produção de fotoassimilados destinados ao crescimento e produtividade das plantas. Desta forma, a interceptação de luz na fase reprodutiva é imprescindível para ocorrer elevada produtividade da cultura, sendo que a restrição da luminosidade causa redução da produção e acúmulo de massa e produção de grãos de soja (FIOREZE et al., 2013).

Portanto, plantas de soja expostas simultaneamente às condições de solo encharcado e restrição luminosa apresentam alterações fisiológicas e bioquímicas que afetam negativamente, crescimento, desenvolvimento e produção da cultura.

Nesse contexto o objetivo deste estudo foi investigar o teor relativo de clorofila, teor foliar de nutrientes, as trocas gasosas, altura de plantas, acúmulo de massa seca e a produção de grãos das plantas de soja submetidas às condições de solo encharcado e restrição luminosa.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na Estação de Horticultura e Cultivo Protegido Professor Mário César Lopes pertencente a Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Campus de Marechal Cândido Rondon.

O estudo foi realizado em delineamento de blocos ao acaso em esquema fatorial 2x2, com 6 repetições em duplicata. O primeiro fator foi a presença e ausência de solo encharcado. O segundo fator foi a presença e ausência de restrição luminosa em plantas de soja. Constituindo os tratamentos: plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol (solo encharcado + sem restrição luminosa); plantas conduzidas com irrigação normal e restrição luminosa (sem solo encharcado + restrição luminosa); plantas conduzidas com solo encharcado e restrição luminosa (solo encharcado + restrição luminosa) e plantas conduzidas com irrigação normal a pleno sol (sem estresse).

A implantação do estudo foi realizada no dia quinze de dezembro utilizando a cultivar Bayer 2606[®] IPRO, que apresenta as seguintes características: grupo de maturação 6.0, porte médio e hábito de crescimento indeterminado. Para o estudo foram conduzidas duas plantas por vaso, com capacidade nominal de 8,7 dm³, que foram preenchidos com amostras de solo proveniente do horizonte A de um LATOSSOLO VERMELHO Eutrófico (SANTOS et al., 2013). O solo utilizado como substrato apresentou as seguintes características químicas na camada de 0-20 cm: P = 13,19 mg dm⁻³; MO = 49,21 g dm⁻³; pH (CaCl₂) = 6,37; H+Al = 2,54 cmol_c dm⁻³; Al⁺³ = 0,00 cmol_c dm⁻³; K⁺ = 1,56 cmol_c dm⁻³; Ca²⁺ = 8,78 cmol_c dm⁻³; Mg²⁺ = 3,46 cmol_c dm⁻³; CTC = 16,34 cmol_c dm⁻³; V% = 84,46.

O solo utilizado como substrato foi fertilizado utilizando a recomendação de adubação para experimentos em vasos, fornecendo: 150 mg dm⁻³ de K na forma de cloreto de potássio e 300 mg dm⁻³ de P na forma de super fosfato simples, o que adicionou 40 mg dm⁻³ de S e 85 mg dm⁻³ de Ca (NOVAES; NEVES; BARROS, 1991).

Os tratamentos com solo encharcado foram realizados mantendo solo acima da capacidade de campo, sendo os vasos imersos em lâmina de água constante de 0,15 m, em uma estrutura de madeira, recoberta com lona plástica preta, com as seguintes dimensões: 0,5 m x 0,5 m e 0,2 m de altura. Para a imposição dos tratamentos com restrição luminosa utilizou-se uma estrutura de madeira com as seguintes dimensões: 1,5 m x 1 m com 1,5 m de altura, sendo a estrutura recoberta com tela de sombreamento preta com capacidade de reter 80% da radiação solar incidente. Os tratamentos foram impostos simultaneamente a partir do florescimento pleno (R_2) da cultura e estenderam-se por 30 dias, até o estágio de enchimento de grãos ($R_{5.2}$)

As trocas gasosas foram avaliadas aos 20 dias após início da imposição dos tratamentos, com auxílio do equipamento Infra-Red Gas Analyzer (IRGA) Li-6400XT. Estas foram realizadas no período da manhã entre 9h00min e 11h30min, sendo determinadas em folhas completamente desenvolvidas, fotossinteticamente ativas e sem lesões. As folhas estavam localizadas no terço médio das plantas, que foram identificadas antes da imposição dos tratamentos. Determinou-se: taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); taxa de transpiração (E) ($\mu\text{mol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e condutância estomática (gs) ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Também foi determinado o teor relativo de clorofila (índice SPAD) com auxílio do aparelho portátil SPAD502-Plus Konica Minolta. As medidas foram realizadas em quatro folhas totalmente expandidas de cada uma das duas plantas de cada vaso, obtendo-se um valor médio por vaso.

As avaliações biométricas foram realizadas aos 30 dias após o início da imposição dos tratamentos. Determinou-se a altura de plantas (ALT) expressa em centímetros (cm). Em seguida as plantas foram seccionadas em parte aérea e sistema radicular, sendo as amostras acondicionadas em sacos de papel tipo kraft, e submetidas a secagem a 65 °C em estufa de circulação forçada de ar por 72 horas. Procedeu-se com pesagem em balança analítica de precisão tipo capela, determinando-se a massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR), expressas em gramas (g).

Aos 30 dias após o início da imposição dos tratamentos também foram coletadas amostras foliares, folha diagnose, para determinar os teores de macronutrientes nos tecidos foliares. Para isso parte das amostras foliares foram submetidas ao método Kejl Dahl para determinação do teor de nitrogênio, fósforo e potássio, expressos em g kg^{-1} de matéria seca (SILVA, 2009). Outra parte das amostras foliares foram submetidas ao método da digestão seca para determinar o teor de cálcio e magnésio, expressos em g kg^{-1} de matéria seca (SILVA, 2009).

No final do ciclo da cultura foram determinados os componentes da produção da soja e a produção por planta, determinando-se o número de vagens por planta (NVP). Posteriormente

os grãos foram colhidos e suas as massas foram determinadas, fornecendo os dados de produção de grãos por planta (PRODP), expressas em gramas (g), com a correção do teor de umidade para 13% conforme a metodologia de Marcos Filho (2015). Para determinação da massa de cem grãos (MCG) foi separada uma amostra de cada parcela experimental, onde procedeu-se a contagem de 4 repetições de 25 grãos e posteriormente determinou-se a massa de cem grãos.

Os dados foram submetidos à análise de variância e quando pertinente comparados pelo teste de Tukey ambos a 5% probabilidade de erro com auxílio do software SISVAR 5.1 (FERREIRA, 2011).

4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.3.1 Trocas gasosas foliares e teor relativo de clorofila

O desenvolvimento da soja em condições de solo encharcado e restrição luminosa a partir do florescimento pleno (R_2) afetou negativamente as trocas gasosas, com efeito significativo para a interação entre os fatores presença e ausência de solo encharcado e presença e ausência de restrição luminosa nas plantas para assimilação líquida de CO_2 (A), transpiração (E) e condutância estomática (g_s) (Figura 1).

Na figura 1 são apresentados os dados da análise de trocas gasosas realizada 20 dias após o início da imposição dos tratamentos. O resultado demonstra que plantas submetidas à irrigação normal e presença de restrição luminosa apresentam redução de A , E e g_s da ordem de 34%, 22% e 32%, respectivamente, quando comparadas às plantas cultivadas com irrigação normal em pleno sol. Para plantas conduzidas com solo encharcado em pleno sol também foi observada redução de A , E e g_s da ordem de 40%, 28% e 31%, respectivamente, quando comparados às plantas cultivadas com irrigação normal em pleno sol. Para plantas conduzidas em solo encharcado, aquelas em pleno sol apresentaram valor inferior em A de 11%, comparado as plantas cultivadas com restrição luminosa (Figura 1A e 1B).

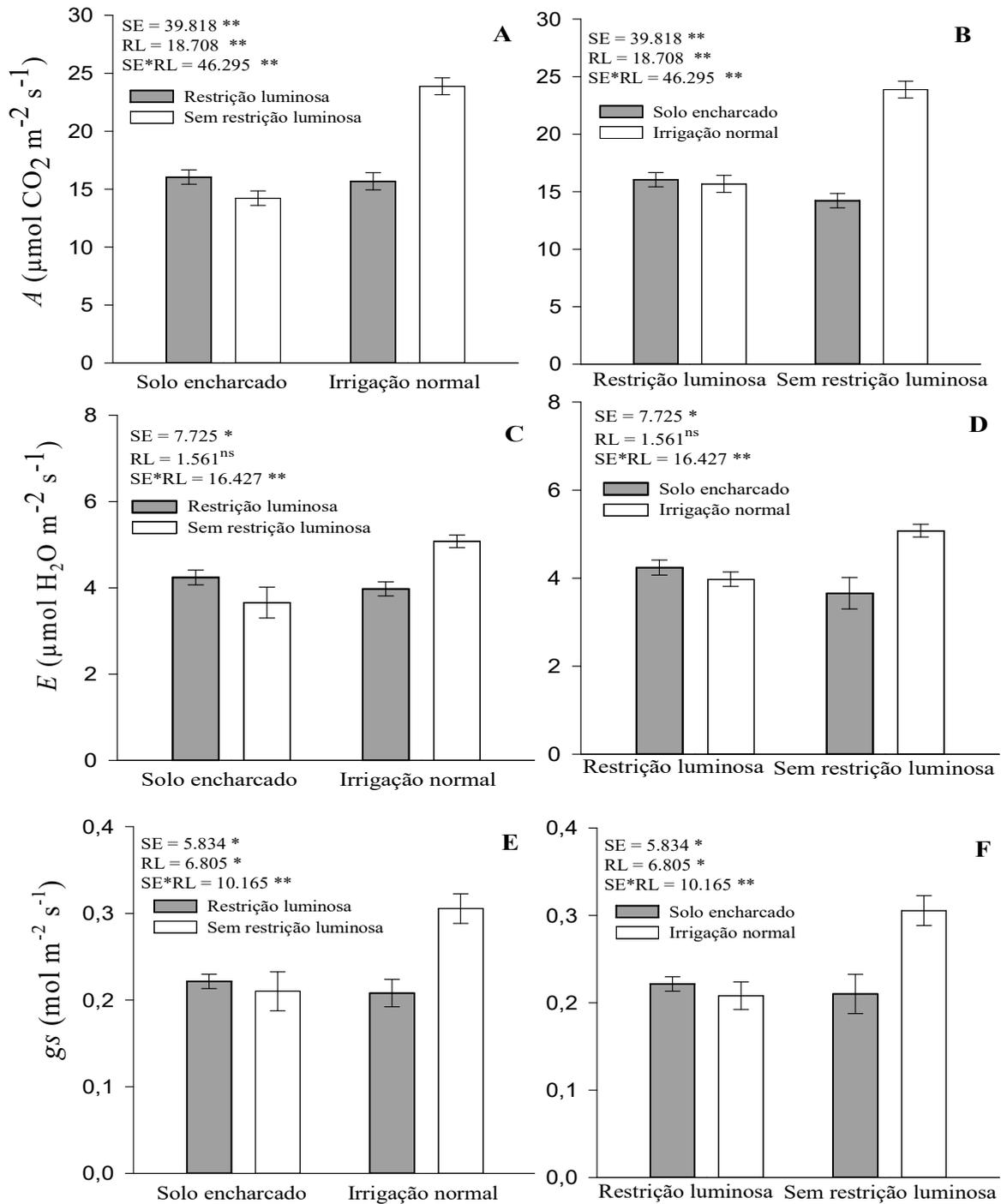


Figura 1 - Taxa de assimilação líquida de CO_2 (A e B), taxa de transpiração (C e D) e condutância estomática (E e F) de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os dados foram obtidos aos 20 dias após o florescimento pleno (R_2), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência dos fatores solo encharcado (SE) e restrição luminosa (RL). Os valores de F calculado seguidos de * ($p < 0,05$); ** ($p < 0,01$); ^{ns} não significativo. As barras nas colunas representam o erro padrão.

Para plantas em condição de solo encharcado a pleno sol, as alterações existentes nas trocas gasosas estão relacionadas à baixa concentração de oxigênio disponível ao sistema radicular. Para explicar essa relação é preciso destacar que em condição de hipóxia, baixa

concentração de oxigênio, pode ocorrer suberização ou lignificação da raiz (CLARK; HARRIS, 1981) e menor atividade de aquaporinas (AROCA; PORCEL; RUIZ-LOZANO, 2012) o que reduz a capacidade de absorção de água. Assim, as raízes em condição de hipóxia apresentam menor condutividade hidráulica, reduzindo o potencial água na planta (ASHRAF, 2012). O menor potencial água na planta proporciona maior produção de ácido abscísico nas raízes e consequentemente aumento da sua concentração nas folhas (WILKINSON; DAVIES, 2002) promovendo o fechamento estomático (HOLBROOK et al., 2002), embora as folhas não apresentem perda aparente de turgor (MAURENZA; MARENCO; PIEDADE, 2009).

Assim, o estado de hipóxia dos tecidos radiculares condiciona modificações metabólicas e morfológicas que alteram as relações hídricas nas plantas, resultando em menor abertura estomática que pode ser a causa da redução de E observada nesse estudo em plantas submetidas a condição de solo encharcado em pleno sol em relação as plantas com irrigação normal a pleno sol. Na condição de hipóxia, reduzir a abertura estomática pode ser um mecanismo de sobrevivência, vista a necessidade de reduzir a perda de água pela transpiração, uma vez que absorção de água é prejudicada (DALMOLIN et al., 2012). No entanto, a redução da abertura estomática, com conseqüente redução da transpiração, visando manter o status hídrico satisfatório, resulta em menor difusão de CO_2 pelos estômatos (KOZLOWSKI; PALLARDY, 2002) o que reduz a taxa fotossintética, uma resposta comum para plantas com o sistema radicular exposto a condição de solo encharcado (ASHRAF et al., 2011). Estas afirmações são confirmadas com a redução de A encontrada no presente estudo para plantas em condição de solo encharcado a pleno sol.

Para plantas em condição de solo encharcado a pleno sol, o declínio de A também está associado à redução do teor relativo de clorofila das folhas (índice SPAD). Aos 20 dias de imposição dos tratamentos as plantas expostas à condição de solo encharcado a pleno sol apresentavam-se com aspecto clorótico e consequentemente com redução dos valores de índice SPAD de 14% e 13% em relação às plantas conduzidas com irrigação normal sem restrição luminosa e plantas conduzidas com solo encharcado e restrição luminosa, respectivamente (Figura 2).

O aspecto clorótico das folhas das plantas submetidas à condição de solo encharcado a pleno sol pode estar associado a depleção do teor de oxigênio nos tecidos das raízes conduzidas em solo encharcado, que estimula a produção de ACC, um precursor do etileno. Posteriormente esse precursor é transportado para parte aérea, onde na presença de oxigênio é convertido a etileno (IRFAN et al., 2010). O incremento da concentração de etileno nos tecidos foliares estimula a maior atividade das enzimas clorofilase e oxidase que degradam moléculas

de clorofila (JACOMINO et al., 2003). Associado a isso está o aumento da produção de espécies reativas de oxigênio (BANTI et al., 2013) que também promovem degradação de moléculas de clorofila (ASHRAF, 2009), tornando as folhas cloróticas. Desta forma, em função das moléculas de clorofila serem diretamente responsáveis pela fotossíntese, em condição de hipóxia, provavelmente essa é principal causa da redução na assimilação de CO₂ (OLIVEIRA; JOLY, 2010).

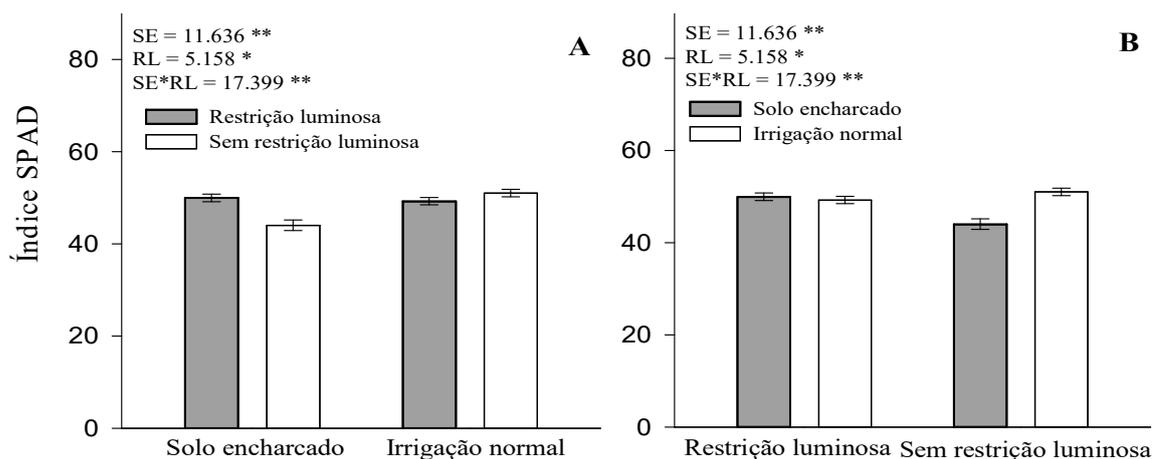


Figura 2 - Teor relativo de clorofila (Índice SPAD) (A e B) de plantas de soja da cultivar Bayer 2606® IPRO. Os dados foram obtidos aos 20 dias após o florescimento pleno (R₂), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência dos fatores solo encharcado (SE) e restrição luminosa (RL). Os valores de F calculado seguidos *(p < 0,05); ** (p < 0,01); ns não significativo. As barras nas colunas representam o erro padrão da média.

Ainda para plantas conduzidas em condição de solo encharcado, aquelas expostas há restrição luminosa apresentaram maior *A* e índice SPAD, discordando com os resultados encontrados por Dalmolin et al. (2012) em estudo com *Vochysia divergens*, uma planta adaptada ao desenvolvimento em ambiente com baixa luminosidade, na presença e ausência dos fatores solo encharcado e sombreamento. Segundo os autores, para plantas em condição de solo encharcado, sombreadas ou em pleno sol, apresentavam folhas cloróticas e maiores perdas na fotossíntese líquida em comparação com plantas com irrigação normal com presença de sombreamento.

Para plantas conduzidas sob condição de restrição luminosa, a redução observada de *A*, *E* e *g_s* podem ser explicadas pela menor densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA). Os processos fotossintéticos são muito sensíveis a baixa disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa (HUANG et al., 2011). Com isso, observa-se que a média de

DFFFA nos tratamentos com restrição luminosa e a pleno sol no momento da avaliação foram de $362,86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $1623,73 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, com redução de 78% do DFFFA dentro das estruturas com tela de sombreamento.

Su et al. (2014) encontraram resultados semelhantes, estudando o efeito do sombreamento em plantas de soja cultivadas em consórcio com milho. Nesse estudo, a copa das plantas de soja interceptava 50% menos radiação fotossinteticamente ativa em relação à copa de plantas de milho. Segundo os autores, o sombreamento causado pelo milho nas plantas de soja proporcionou redução de A , E e g_s da ordem de 38%, 43% e 55%, respectivamente, estando de acordo com os resultados do presente estudo.

Pode-se então afirmar que os dados indicam que plantas de soja expostas às condições de solo encharcado e restrição luminosa, por um período de 20 dias, a partir do florescimento pleno (R_2), apresentam variações nas trocas gasosas, com redução da fotossíntese. No entanto, para plantas em condição de solo encharcado, a restrição luminosa parece atenuar os efeitos negativos da hipóxia, com sintomas não aparentes de clorose nas folhas e menores quedas na assimilação líquida de CO_2 .

4.3.2 Análises biométricas e teores foliares de nutrientes

O período de 30 dias de desenvolvimento em solo encharcado a partir do florescimento pleno (R_2) resultou em efeito negativo no acúmulo de massa seca das plantas de soja. Na figura 3 são apresentados os valores referentes às médias dos tratamentos com solo encharcado e irrigação normal. O desenvolvimento em solo encharcado na fase reprodutiva causou redução do acúmulo de massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) da ordem de 38% e 20%, respectivamente, quando comparado às plantas com irrigação normal.

Resultados semelhantes foram encontrados por Fante et al. (2010), estudando as respostas de cultivares de soja em condição de solo encharcado. Estes autores verificaram que a cultivar BRS 267 apresentou redução da ordem de 55% da massa de matéria seca total de plantas em relação às do tratamento controle.

Em plantas submetidas à condição de solo encharcado ocorreu redução da taxa fotossintética e conseqüentemente declínio da produção de fotoassimilados utilizados no crescimento e desenvolvimento das plantas (ASHRAF et al., 2011). No entanto, outros eventos associados à condição de hipóxia também ajudam a explicar a redução do acúmulo de massa seca, por exemplo, a depleção de oxigênio nos tecidos radiculares que condiciona redução da taxa de respiração aeróbica, dependente de oxigênio, reduzindo drasticamente a produção de

energia metabólica destinada à manutenção do metabolismo radicular (SAIRAM et al., 2008). Para a manutenção da atividade metabólica dos tecidos radiculares o metabolismo passa ser anaeróbico (BORELLA et al., 2013).

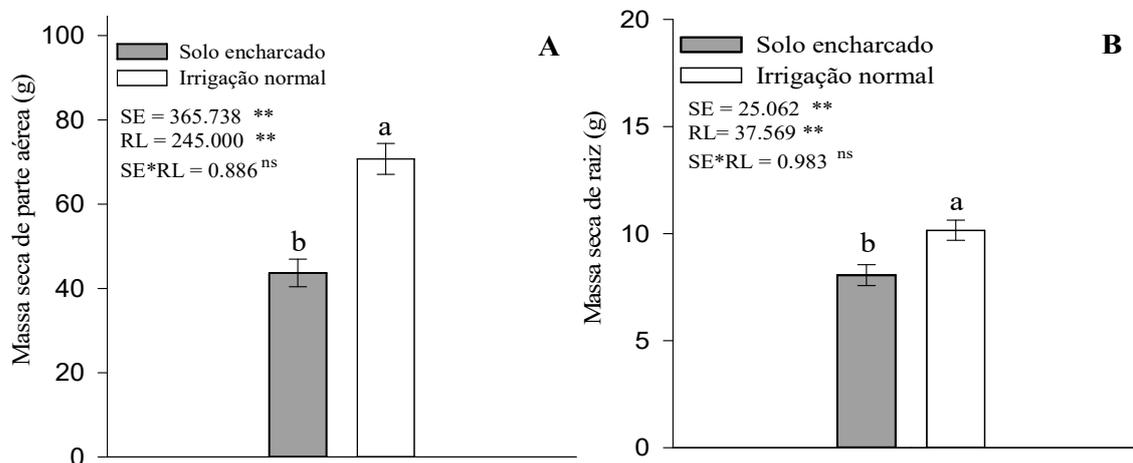


Figura 3 - Massa seca de parte aérea (A) e massa seca de raiz (B) de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os valores são médias dos tratamentos com solo encharcado e irrigação normal, obtidos aos 30 dias após o florescimento pleno (R₂), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência dos fatores solo encharcado (SE) e restrição luminosa (RL). As colunas seguidas de letras minúsculas semelhantes não diferem entre si pelo teste de Tukey com 5% de probabilidade. Os valores de F calculado seguidos de *(p < 0,05); ** (p < 0,01); ^{ns} não significativo. As barras nas colunas representam o erro padrão.

Ainda vale destacar que, na via anaeróbica, que é menos eficiente na produção de energia, ocorre a produção de grandes quantidades de piruvato, que é convertido em acetaldeído e ácido láctico, compostos tóxicos em altas concentrações nas plantas, com capacidade de causar lesões nos tecidos radiculares e foliares (DREW, 1997). Além disso, plantas desenvolvendo-se com o sistema radicular em estado de hipóxia também apresentam aumento da produção de radicais livres que também causam danos aos tecidos foliares e radiculares (BANTI et al., 2013). No presente estudo foram observados danos nos tecidos radiculares, com a presença de tecido necrosado, o que pode ser uma das causas da redução do acúmulo de massa seca do sistema radicular.

O desenvolvimento e crescimento das plantas conduzidas em solo encharcado também pode ser afetado negativamente pela redução da permeabilidade das membranas dos tecidos expostos a condição de solo encharcado (ELSE et al., 2001), causando redução da absorção de íons em tecidos radiculares (IRFAN et al., 2010). Além disso, plantas com o sistema radicular em estado de hipóxia apresentam declínio da produção de ATP e conseqüentemente redução da

absorção ativa de nutrientes (REHEM et al., 2009). A menor capacidade de absorção de íons dos tecidos radiculares em condição de hipóxia causa redução dos teores de nutrientes na parte aérea das plantas cultivadas em solo encharcado (ASHRAF et al., 2011), como nitrogênio, fósforo, potássio (REHEM et al., 2009) e magnésio (PIRES; SOPRANO; CASSOL, 2002) e consequentemente contribui para a redução do crescimento e acúmulo de massa seca das plantas de soja.

Essa discussão é confirmada para plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol, pois apresentaram redução do teor foliar de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio. No entanto, para plantas em solo encharcado com presença de sombreamento os teores de nutrientes foliares não foram afetados (Tabela 1).

Tabela 1. Teores de nutrientes em folhas de soja (g kg^{-1}) da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os dados foram obtidos 30 dias após o florescimento pleno (R_2), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência dos fatores solo encharcado (SE) e restrição luminosa (RL), no município de Marechal Cândido Rondon – PR, 2018/2019⁽¹⁾.

SE	Nitrogênio		Fósforo		Potássio		Magnésio		Cálcio	
	RL									
	Com	Sem	Com	Sem	Com	Sem	Com	Sem	Com	Sem
Com	52,30	29,67	5,54	3,31	17,66	13,10	4,49	1,72	20,18	18,81
Sem	53,41	51,94	5,37	4,96	17,74	18,11	4,42	4,38	17,77 ^{ns}	18,49
Suficiente ⁽²⁾	40 – 54		2,5 – 5		17 – 25		3 – 10		4 – 20	
CV (%)	11,59		13,48		3,77		19,08		11,97	
SE ⁽³⁾	819,82**		7,828*		62,00**		19,84**		2,22 ^{ns}	
PS ⁽³⁾	871,10**		25,14**		37,67**		23,55**		0,123 ^{ns}	
SE*PS ⁽³⁾	671,30**		11,84**		57,35**		21,44**		1,30 ^{ns}	

⁽²⁾ Segundo Silva (2009). ⁽³⁾ Os valores de F calculado seguidos *($p < 0,05$); **($p < 0,01$); ^{ns} não significativo.

Uma explicação para esse resultado, apesar de especulativa, consiste na possibilidade de ter ocorrido menor diluição dos nutrientes nos tecidos da parte aérea das plantas conduzidas em solo encharcado e presença de restrição luminosa em reação às plantas em solo encharcado a pleno sol. Para compreender essa possível relação, observa-se que plantas conduzidas em solo encharcado e presença de restrição luminosa e plantas em solo encharcado a pleno sol apresentaram médias de massa seca de parte aérea de $32,5 \pm 3,4$ g e $54,1 \pm 3,22$ g, respectivamente. Assim, essa condição pode ter proporcionado menor diluição dos nutrientes

na parte aérea e conseqüentemente evitado a redução do teor foliar dos nutrientes avaliados nas plantas conduzidas em solo encharcado com presença de restrição luminosa.

Os dados apresentados na tabela 1 demonstram que plantas em solo encharcado a pleno sol apresentaram redução do teor de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio da ordem de 43%, 32%, 22% e 65%, respectivamente, quando comparadas às plantas cultivadas com irrigação normal em pleno sol. Para plantas conduzidas com solo encharcado em pleno sol também foi observado menor teor de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio da ordem de 44%, 38%, 21% e 65%, respectivamente, quando comparados às plantas cultivadas com irrigação normal e presença de restrição luminosa. Além disso, plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol apresentaram teores foliares de nitrogênio, potássio e magnésio inferiores aos níveis de suficiência para soja (SILVA, 2009), corroborando para redução do acúmulo de massa seca observada no estudo.

O período de 30 dias de desenvolvimento com restrição luminosa a partir do florescimento pleno (R_2) também afetou negativamente o acúmulo de massa seca nas plantas de soja. Na figura 4 são apresentados os valores médios dos tratamentos com presença de sombreamento e a pleno sol, nos quais as plantas submetidas a condição de restrição luminosa apresentaram redução do acúmulo da MSPA e MSR de 32% e 23%, respectivamente, quando comparado às plantas em pleno sol. No entanto a exposição a restrição luminosa proporcionou incremento na altura das plantas (ALT) de 10% em relação às plantas a pleno sol (Figura 4 A).

O incremento em ALT das plantas conduzidas em condição de restrição luminosa está relacionado a alteração no balanço hormonal. A menor interceptação de radiação solar resulta em menor degradação de auxina no ápice das plantas, causando forte dominância apical (TAIZ et al., 2017). Melges, Lopes e Oliva (1989) demonstraram que plantas de soja em condição de sombreamento, com menor interceptação de radiação solar, apresentam maior dominância apical, levando ao alongamento dos entrenós e conseqüentemente maior estatura das plantas, corroborando os resultados do presente estudo.

Para plantas de soja conduzidas sob restrição luminosa ocorre redução da taxa de assimilação líquida de CO_2 (SU et al., 2014; FIOREZI et al., 2013) causando menor produção de fotoassimilados destinados ao crescimento das plantas, contribuindo para a redução da MSPA e MSR que foi observado nesse estudo. A menor assimilação líquida de carbono observada em plantas conduzidas com restrição da luminosidade incidente é explicada pela sensibilidade do aparato fotossintético ao declínio da interceptação de radiação fotossintética ativa (HUANG et al., 2011). Assim, pode ser atribuído o menor acúmulo de massa seca de plantas em ambiente com baixa luminosidade, à redução da produção de fotoassimilados.

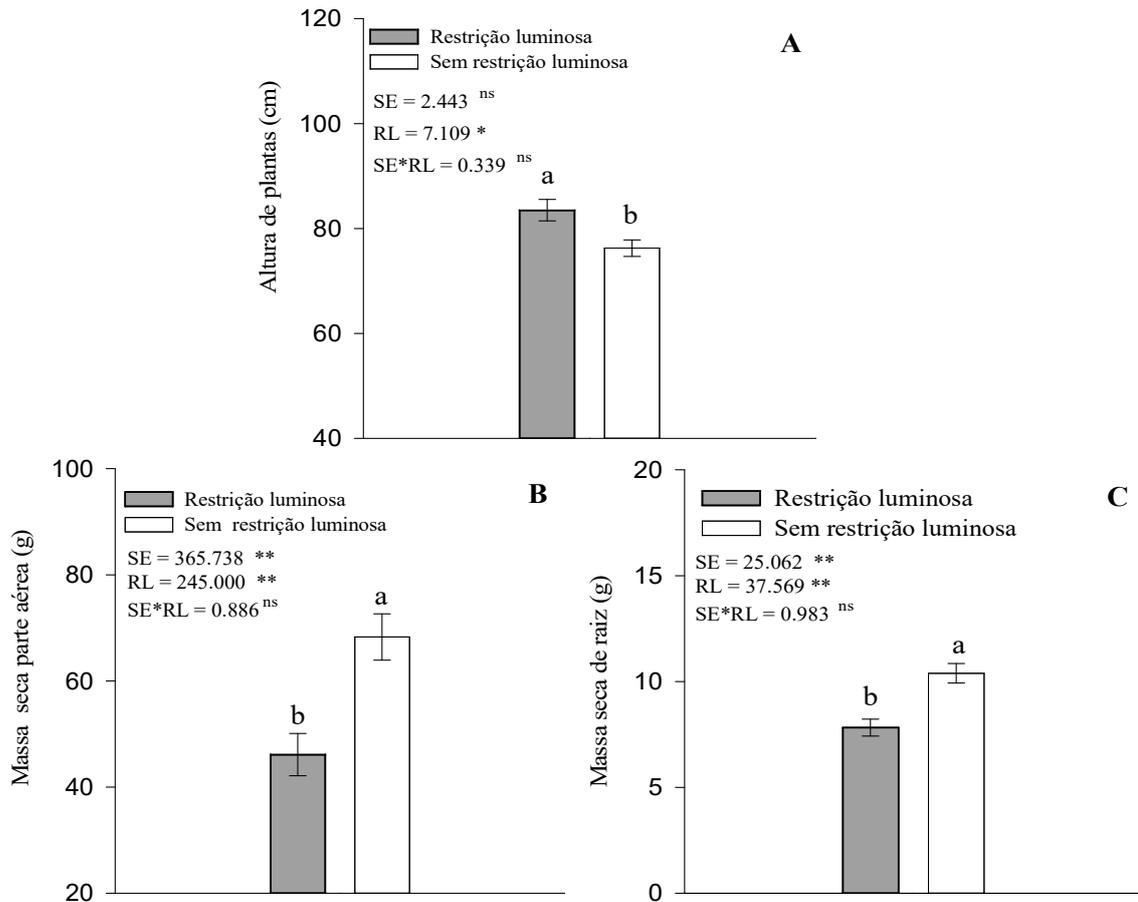


Figura 4 - Altura de plantas (A), massa seca de parte aérea (B) e massa seca de raiz (C) de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os valores são médias dos tratamentos com plantas sombreadas e plantas a pleno sol, obtidos aos 30 dias após o florescimento pleno (R₂), quando foram impostos os tratamentos referentes a presença e ausência dos fatores solo encharcado (SE) e restrição luminosa (RL). As colunas seguidas de letras minúsculas semelhantes não diferem entre si pelo teste de Tukey com 5% de probabilidade. Os valores de F calculado seguidos *(p < 0,05); **(p < 0,01); ^{ns} não significativo. As barras nas colunas representam o erro padrão.

Resultado semelhante foi encontrado por Su et al. (2014), em estudo que avaliou o efeito da restrição da luminosidade incidente em plantas de soja cultivadas em consórcio com milho. No trabalho realizado por esses pesquisadores, a copa das plantas de soja interceptaram apenas 50% da radiação fotossintética ativa interceptada pelas copas de plantas de milho. Para os autores essa condição causou redução de 78,7% da biomassa de plantas de soja cultivadas em consórcio com milho em relação às plantas de soja em pleno sol. Wu et al. (2016) também demonstraram que plantas de soja com menor interceptação de radiação fotossinteticamente ativa apresentam redução da produção de fitomassa pela menor fixação de carbono.

4.3.3 Componentes da produção e produção por planta

O período de 30 dias de desenvolvimento da soja em condições de solo encharcado e restrição luminosa, a partir do florescimento pleno (R_2), influenciou negativamente a produção de grãos, com efeito significativo de interação entre os fatores presença e ausência de solo encharcado e presença e ausência de restrição luminosa, para os componentes da produção e produção por planta (Figura 5).

Para plantas submetidas à irrigação normal e restrição luminosa ocorreu redução do número de vagens por planta (NVP), massa de cem grãos (MCG) e produção por planta (PRODP) da ordem de 42%, 33% e 41%, respectivamente, quando comparadas às plantas submetidas à irrigação normal em pleno sol. Plantas conduzidas em solo encharcado a pleno sol também apresentaram redução em NVP, MCG e PRODP da ordem de 40%, 34% e 42%, respectivamente, quando comparadas às plantas com irrigação normal a pleno sol (Figura 5).

Em estudo realizado por Rhine et al. (2010) também constatou-se pronunciada redução da produção de grãos quando a imposição do estresse por encharcamento ocorreu no início da fase reprodutiva. Oosterhvis et al. (1990) demonstraram que a imposição da condição de solo encharcado para a cultura da soja resultou em redução de produtividade da ordem de 40 a 52% com encharcamento no estágio R_2 . Beutler et al. (2014) encontraram resultado semelhante ao do presente estudo, onde o desenvolvimento de plantas de soja em condição de solo encharcado, a partir do estágio fenológico R_2 , resultou em uma redução de 41% no rendimento de grãos, associada a menor massa de grãos e menor número de vagens por planta.

Para plantas com irrigação normal e presença de restrição luminosa, a redução do NVP, MCG e PRODP está associada à menor interceptação de radiação fotossinteticamente ativa. A menor interceptação de fótons fotossinteticamente ativos por plantas de soja causa redução da assimilação líquida de carbono e conseqüentemente redução dos componentes da produção, como o número de vagens, número e massa média de grãos, reduzindo a produção por conseqüência da menor taxa fotossintética (FIOREZE et al., 2013). Essa discussão é confirmada pela redução da assimilação de carbono encontrada no presente estudo.

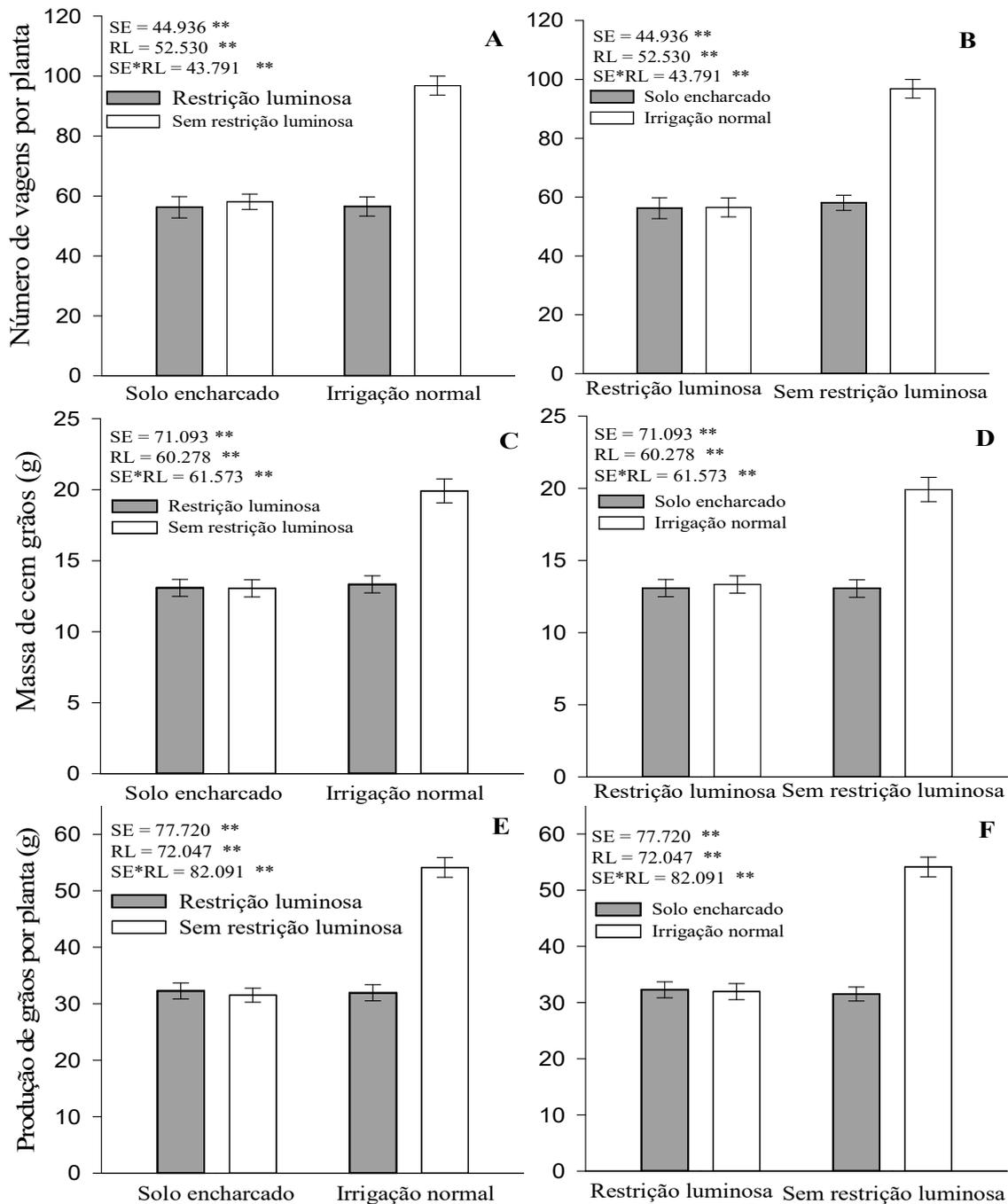


Figura 5 - Produção de grãos por planta (A e B), número de vagens por planta (C e D) e massa de cem grãos (E e F) de plantas de soja da cultivar Bayer 2606[®] IPRO. Os dados foram obtidos de plantas submetidas por um período de 30 dias, a partir do florescimento pleno (R₂), aos tratamentos referentes a presença e ausência dos fatores solo encharcado (SE) e restrição luminosa (RL). Valores de F cauculado seguidos de *(p < 0,05); **(p < 0,01); ^{ns} não significativo. As barras nas colunas representam o erro padrão.

Resultados semelhantes ao do presente estudo foram relatados por Yan et al. (2010). Estes autores, avaliando o comportamento de genótipos de soja à condição de restrição da

luminosidade incidente, observaram que a menor incidência de radiação solar resultou na redução do número de vagens por planta, massa de cem grãos e conseqüentemente da produção de grãos de soja.

Para plantas submetidas à condição de solo encharcado e restrição luminosa não foi observada diferença significativa para NVP, MCG e PRODP quando comparadas às plantas submetidas à condição de solo encharcado a pleno sol e plantas submetidas à irrigação normal e presença de restrição luminosa (Figura 5). Desta forma, observa-se que plantas submetidas simultaneamente aos estresses ambientais solo encharcado e restrição luminosa, parecem apresentar uma aclimatação, resultante da interação das condições de solo encharcado e restrição luminosa evitando que a redução dos componentes de produção sejam o somatório dos efeitos isolados dos estresses estudados.

Nas plantas, existe aumento gradativo na demanda de fotoassimilados da fase vegetativa para a reprodutiva, atingindo a maior demanda fotossintética no período que compreende o florescimento ao enchimento de grãos (PEREIRA, 2002). Assim, observa-se que a PRODP no presente estudo está correlacionada positivamente com a assimilação líquida de CO₂ ($r = 0,93$; $p < 0,05$) determinada aos 20 dias após a imposição dos estresses ambientais. A correlação positiva entre PRODP e *A* ajuda explicar o comportamento semelhante da produção de grãos para plantas expostas as condições de solo encharcado e/ou restrição luminosa quando comparadas entre si. Além de corroborar para maior produção de grãos em plantas do tratamento sem estresse que apresentaram maior assimilação líquida de CO₂ no estudo.

4.4 CONCLUSÃO

Para a cultura da soja a incidência do estresse ambiental encharcamento do solo e restrição luminosa de forma isolada ou em conjunto, na fase reprodutiva, proporcionam menor condutância estomática, transpiração e redução da fotossíntese líquida em comparação às plantas cultivadas na condição sem estresse.

As plantas de soja em condição de solo encharcado a pleno sol apresentam folhas cloróticas com menores teores de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio em relação às plantas dos demais tratamentos.

Plantas de soja expostas ao desenvolvimento em solo encharcado apresentaram menor acúmulo de massa. Para plantas de soja em condição de restrição luminosa ocorre redução do acúmulo massa seca, associada ao estiolamento das plantas.

Os componentes da produção e produção de grãos de plantas de soja expostas a incidência dos estresses ambientais solo encharcado e restrição luminosa de forma conjunta ou isolada são semelhantes entre si e inferiores aos de plantas sem estresse.

4. 5 REFERÊNCIAS

AROCA, R.; PORCEL, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. **Journal of Experimental Botany**, v. 43, n. 1, p. 43–57, 2012.

ASHRAF, M. A. et al. Alleviation of waterlogging stress in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. **Crop and Pasture Science**, v. 62, n. 1, p. 25–38, 2011.

ASHRAF, M. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. **Biotechnology Advances**, v. 27, n. 1, p. 84–93, 2009.

ASHRAF. Waterlogging stress in plants: A review. **African journal of agricultural research**, v. 7, n. 13, p. 1976–1981, 2012.

BANTI, V. et al. Low oxygen response mechanisms in green organisms. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 3, p. 4734–4761, 2013.

BEUTLER, A. N. et al. Soil hydric excess and soybean yield and development in Brazil. **Australian Journal of Crop Science**, v. 8, n. 10, p. 1466–1466, 2014.

BORELLA, J. et al. Atividade de enzimas fermentativas em raízes e nódulos de soja sob condições de hipóxia e pós-hipóxia. **Ciência Rural**, v. 43, n. 6, p. 970–977, 2013.

CLARK, L. H.; HARRIS, W. H. Observations on the Root Anatomy of Rice (*Oryza sativa* L.). **American Journal of Botany**, v. 68, n. 2, p. 154–161, 1981.

DALMOLIN, Â. C. et al. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 51, n. 2, p. 281–294, 2012.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and Acclimation Under Hypoxia and Anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 14, n. 2, p. 83–94, 1997.

ELSE, M. A. et al. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. **Physiologia Plantarum**, v. 111, n. 1, p. 46–54, 2001.

FANTE, C. A. et al. Respostas fisiológicas em cultivares de soja submetidas ao alagamento em diferentes estádios. **Bragantia**, v. 69, n. 2, p. 253–261, 2010.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, n. 6, p. 1039–1042, 2011.

FIGEZE, S. L. et al. Fisiologia e produção da soja tratada com cinetina e cálcio sob déficit hídrico e sombreamento. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 48, n. 11, p. 1432–1439, 2013.

HOLBROOK, N. M. et al. Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: Response of grafted plants to soil drying. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 373, p. 1503–1514, 2002.

HUANG, D. et al. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. **Photosynthetica**, v. 49, n. 4, p. 611–618, 2011.

IRFAN, M. et al. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, n. 4, p. 3–17, 2010.

JACOMINO, A. P.; MENDONÇA, K.; KLUGE, R. A. Armazenamento refrigerado de limões “Siciliano” tratados com etileno. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 25, n. 1, p. 45–48, 2003.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. **Botanical Review**, v. 68, n. 2, p. 270–334, 2002.

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de Sementes de Plantas Cultivadas**. 1. ed. Londrina: Abrates, 2015.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PIEDADE, M. T. F. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 519–526, 2009.

MELGES, E.; NEI F. LOPES; MARCO A. OLIVA. Crescimento e conversão da energia solar em soja cultivada sob quatro níveis de radiação solar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 24, n. 9, p. 1065–1072, 1989.

NOVAES, R. F. De; NEVES, J. C. L.; BARROS, N. F. De. Ensaio em ambiente controlado.

In: OLIVEIRA, A. J. et al. (Eds.). **Métodos de pesquisa em fertilidade do solo**. Brasília DF: Embrapa-SE, 1991. p. 189–253.

OLIVEIRA, V. C. De; JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth response. **Trees**, v. 24 n. 1, p. 185–193, 2010.

OOSTERHUIS. et al. Physiological responses of two soybean [*Glycine max* (L.) Merr] cultivars to shortterm flooding. **Experimental Botany**. v. 30, n. 1, p. 85–92, 1990.

PEREIRA, C. R. **Análise do crescimento e desenvolvimento da cultura de soja sob diferentes condições ambientais**. Viçosa, 2002. 282p. Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola), Universidade Federal de Viçosa.

PIRES, J. L.; SOPRANO, E.; CASSOL, B. Adaptações morfofisiológicas da soja em solo inundado. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 37, n. 1, p. 41–50, 2002.

REHEM, B. C. et al. Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição

química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 31, n. 3, p. 805–815, 2009.

RHINE, M. D. et al. Yield and nutritional responses to waterlogging of soybean cultivars. **Irrigation Science**, v. 28, n. 2, p. 135–142, 2010.

SAIRAM, R. K. et al. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum**, v. 52, n. 3, p. 401–412, 2008.

SANTOS, H. G. dos. et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 3.ed. Brasília, 2013.

SILVA, F. C. da. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. 2. ed. Brasília: Embrapa informação tecnológica, 2009.

SLAVIK, B. **Methods of studying plant water relations**. Berlin: Springer, 1974. 452p

SU, B. Y. et al. Growth and photosynthetic responses of soybean seedlings to maize shading in relay intercropping system in Southwest China. **Photosynthetica**, v. 52, n. 3, p. 332–340, 2014.

TAIZ, L. et al. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

VAN DONGEN, J. T. et al. Regulation of respiration in plants: A role for alternative metabolic pathways. **Journal of Plant Physiology**, v. 168, n. 12, p. 1434–1443, 2011.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 1, p. 195–210, 2002.

WU, Y. et al. Responses to shade and subsequent recovery of soya bean in maize-soya bean relay strip intercropping. **Plant Production Science**, v. 19, n. 2, p. 1–9, 2016.

YAN, Y. et al. Seed treatment with uniconazole powder improves soybean seedling growth under shading by corn in relay strip intercropping system. **Plant Production Science**, v. 13, n. 4, p. 367–374, 2010.

5 CONCLUSÕES GERAIS

As plantas expostas ao estresse causado pela restrição luminosa sejam em solo com irrigação normal ou encharcado, desenvolvem aclimações que permitem aumento da eficiência de utilização da radiação fotossinteticamente ativa pela fotossíntese, evidenciada pelo aumento da eficiência quântica aparente. Nesse sentido, plantas de soja expostas por quinze dias a restrição luminosa, seja em solo com irrigação normal ou encharcado, apresentaram maior taxa fotossintética que plantas cultivadas na condição sem estresse, quando ambas estão expostas à baixa luminosidade.

Considerando a taxa fotossintética ao longo do dia, o processo de aclimação a baixa luminosidade incidente foi importante para mitigar o efeito negativo da drástica redução da incidência de luminosidade imposta no estudo. No entanto, a restrição luminosa ao longo do dia, seja em solo com irrigação normal ou encharcado, apesar da aclimação das plantas, proporcionou grande redução das taxas fotossintéticas. Plantas submetidas a restrição luminosa também apresentam menor abertura estomática e transpiração, especialmente no período da manhã e no final do dia.

Plantas de soja em solo encharcado a pleno sol em poucos dias de exposição ao estresse apresentam folhas cloróticas e baixa eficiência de utilização da radiação fotossinteticamente ativa pela fotossíntese. Esse comportamento é evidenciado por apresentarem aos quinze dias de imposição dos estresses baixa eficiência quântica aparente e forte redução da taxa fotossintética sob baixa ou elevada luminosidade em relação às plantas dos demais tratamentos. Plantas conduzidas no solo encharcado em pleno sol ao longo do dia apresentam redução das taxas fotossintéticas, abertura estomática e transpiração, e apresentaram limitações no aporte de CO₂ nos tecidos foliares.

Os efeitos negativos proporcionados as trocas gasosas foliares de plantas de soja desenvolvendo em solo encharcado e/ou ambiente com restrição luminosa foram mantidos aos vinte dias de imposição dos tratamentos. Sendo evidenciados pela redução da fotossíntese líquida, menor transpiração e abertura estomática.

Ao final do período de trinta dias de desenvolvimento em solo encharcado e/ou ambiente com restrição luminosa, os declínios nas taxas fotossintéticas refletiram em menor acúmulo de massa seca das plantas em solo encharcado e/ou restrição luminosa. Ainda vale destacar que o período de desenvolvimento em solo encharcado em pleno sol proporcionou redução dos teores foliares de N, P, K e Mg, prejudicando o acúmulo de massa seca das plantas de soja.

Desta forma, os prejuízos causados ao metabolismo plantas conduzidas nas condições de solo encharcado e sombreamento, por um período de trinta dias, a partir do florescimento pleno (R₂), são severos ao ponto de causar grande redução dos componentes de produção e produção de grãos. Ressalta-se que plantas de soja expostas ao solo encharcado e ambiente com baixa luminosidade de forma isolada ou em conjunto apresentam comportamento semelhante, nas condições deste estudo, para componentes de produção e produção de grãos por planta.

Os resultados deste estudo demonstram que um período de exposição prolongado aos estresses causados pelo encharcamento do solo e/ou baixa luminosidade, na fase reprodutiva, causam grande prejuízo na assimilação de carbono que se correlaciona com o declínio da produção de grãos das plantas de soja.