

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Instituto de Biologia
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal



Tese

**Efeito do ambiente parental na performance de gerações de soja cultivadas
sob deficiência hídrica**

Kezia Aparecida Guidorizi

Pelotas, 2019.

Kezia Aparecida Guidorizi

**Efeito do ambiente parental na performance de gerações de soja cultivadas
sob deficiência hídrica**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Fisiologia Vegetal.

Orientador: Dr. Gustavo Maia Souza

Pelotas, 2019.

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

G948e Guidorizi, Kezia Aparecida

Efeito do ambiente parental na performance de gerações de soja cultivadas sob deficiência hídrica / Kezia Aparecida Guidorizi ; Gustavo Maia Souza, orientador. — Pelotas, 2019.

98 f.

Tese (Doutorado) — Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2019.

1. Plasticidade fenotípica. 2. Estresse. 3. Fotossíntese. I. Souza, Gustavo Maia, orient. II. Título.

CDD : 575.12

Elaborada por Ubirajara Buddin Cruz CRB: 10/901

Kezia Aparecida Guidorizi

**Efeito do ambiente parental na performance de gerações de soja cultivadas
sob deficiência hídrica**

Tese aprovada, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Fisiologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas.

Data da defesa: 28/05/2019

Banca examinadora:

Prof. Dr. Gustavo Maia Souza (Orientador)
Doutor em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, UNESP.

Dra. Ana Claudia Macedo
Doutora em Agronomia pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, UNESP.

Dra. Ana Claudia Barneche de Oliveira.
Doutora em Agronomia pela Universidade Federal de Lavras, UFLA.

Dr. Germani Concenção
Doutor em Fitotecnia pela Universidade Federal de Viçosa, UFV.

Agradecimentos

Aos meus pais, Wilson e Maria Elena por todo apoio e amor. Agradeço também as minhas irmãs, Michele e Kelly, pela força e palavras de sabedoria. Vocês são as pessoas escolhidas por Deus pra fazerem parte da minha vida e por me ensinar a amar.

Aos amigos Gabriela, Douglas e Gabriel que foram essenciais pra mim nestes anos, nos momentos mais felizes e também nos mais difíceis, juntos aprendemos lições para a vida toda, e eu aprendi que nada melhor no mundo do que ter pessoas pra confiar. Agradeço também à Francine e Yutcelia, pessoas maravilhosas que vou levar comigo sempre. Agradeço também ao André, meu dicionário ambulante dotado de sabedoria e Bilinguismo. À equipe do laboratório de Metabolismo Vegetal e LACEV que se tornaram grandes amigos. Meus sinceros agradecimentos especiais a Roberta e Jéssica, que me ajudaram em todas as etapas do experimento da Tese. Agradeço também a Adrya, Luiz Gustavo, Ricardo, Thiago, Audrey e Heliur pelos tempos bons e pelas risadas regadas de café.

À minha amiga Daiane Prochnow, uma mulher forte, inteligente e com grande potencial em me aguentar no mesmo apartamento, me aconselhando e me distraindo com suas refeições maravilhosas, e com o chimarrão e a faxina nos finais de semana.

Ao Frank, pelo amor e apoio incondicional e por nos mantermos unidos mesmo com toda a distância.

Às minhas amigas Lillian e Fran, pela amizade sincera de tantos e tantos anos.

Ao meu orientador Gustavo, que me acompanha desde a iniciação científica e me mostrou o caminho da pesquisa. Sem dúvidas foi essencial para o meu crescimento acadêmico.

Aos professores do Programa de pós-graduação em Fisiologia vegetal, pelos ensinamentos e apoio. Agradeço a CAPES pela bolsa de Doutorado e pela UFPel por me acolher todos estes anos.

Não tente adivinhar o que as pessoas pensam a seu respeito.

Faça a sua parte, se doe sem medo.

O que importa mesmo é o que você é. Mesmo que outras pessoas não se importem. Atitudes simples podem melhorar sua vida. Não julgue para não ser julgado. Um covarde é incapaz de demonstrar amor- isso é privilégio dos corajosos.

Mahatma Gandhi

Resumo

GUIDORIZI, Kezia Aparecida. **Efeito do ambiente parental na performance de gerações de soja cultivadas sob deficiência hídrica**. 2019. 98f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) - Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2019.

Perturbações ambientais são comuns no sistema de cultivo e a seca é um dos principais fatores de estresse para as plantas. Em condições de seca, o crescimento e a sobrevivência de uma planta dependem das suas características adaptativas e da capacidade de aclimação. Como perturbações ambientais podem ocorrer várias vezes, é vantajoso para as plantas serem capazes de se lembrar do passado e usar esse conhecimento armazenado para adaptar-se a novos desafios durante seu ciclo de vida e até mesmo transferir esta informação para as próximas gerações. O objetivo do primeiro estudo foi avaliar as alterações no desempenho fisiológico das plantas de soja (originadas de sementes e cultivares produzidos em diferentes ambientes) submetidas à seca. O objetivo do segundo estudo foi avaliar os efeitos da seca na memória transgeracional das plantas do primeiro estudo, e verificar a influência dos diferentes ambientes de produção das sementes. Os resultados permitiram detectar possíveis efeitos de memória transgeracional em diferentes escalas de observação. Enquanto que alguns grupos de plantas têm influência dos possíveis efeitos de memória nas trocas gasosas e na atividade das enzimas, outros grupos apresentam efeitos de memória nos parâmetros de crescimento e produção. Além disso, a suspensão da irrigação de progênies das plantas que também passaram por deficiência hídrica, interfere no metabolismo de diferentes formas quando se considera o ambiente de procedência das sementes (ambiente dos avós). Este estudo demonstra que as plantas podem expressar os efeitos de memória intergeracional e transgeracional de diferentes formas para garantir sua sobrevivência, e estes efeitos podem ser influenciados pelo cultivar e pelo ambiente de produção de sementes de soja.

Palavras-chave: Plasticidade fenotípica. Fotossíntese. Estresse

Abstract

GUIDORIZI, Kezia Aparecida. **Effect of the parental environment on the performance of soybeans grown under water deficiency**. 2019. 98f. Thesis (doctorate degree) – Post-graduate Program Plant Physiology, Institute of Biology, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2019.

Environmental disturbances are common in the cropping system and drought is one of the main stress factors for plants. Under drought conditions, the growth and survival of a plant depend on its adaptive characteristics and acclimatization capacity. As environmental disturbances can occur multiple times, it is advantageous for plants to be able to remember the past and use this stored knowledge to adapt to new challenges during their life cycle and even transfer this information to the next generations. The aim of the first study was to evaluate changes in the physiological performance of soybean plants (originated from seeds and cultivars produced in different environments) subjected to drought. The aim of the second study was to evaluate the effects of drought on the transgenerational memory of plants from the first study, and to verify the influence of different seed production environments. The results allowed to detect possible transgenerational memory effects at different observation scales. While some groups of plants are influenced by possible memory effects on gas exchange and enzyme activity, other groups have memory effects on growth and production parameters. In addition, the suspension of irrigation of progenies of plants that also experienced water deficit interferes with the metabolism in different ways when considering the environment where the seeds come from (grandparents' environment). This study demonstrates that plants can express the effects of intergenerational and transgenerational memory in different ways to ensure their survival, and these effects can be influenced by the cultivar and by the soybean seed production environment.

Key-words: Phenotypic plasticity. Photosynthesis. Stress.

Lista de figuras

Figura 1: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Chapadão do Sul no período da safra 2015/2016.....	28
Figura 2: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Primavera do Leste-MT no período da safra 2015/2016	29
Figura 3: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Pato Branco- PR no período da safra 2015/2016	30
Figura 4: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Itaberá no período da safra 2015/2016	31
Figura 5: Descrição dos períodos de suspensão da irrigação e períodos de 36 horas de reidratação. Círculos (●) indicam o período das análises quando as plantas passavam por suspensão da irrigação (S1 e S2). Triângulos (▲) indicam o período das análises realizadas após 36 horas de reidratação (R1 e R2).....	33
Figura 6: Potencial da água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-PR (IT) submetidas à irrigação constante (100) e a ciclos de suspensão da irrigação (0).....	38
Figura 7: Potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste-MT (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	39
Figura 8: Eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m), índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DIO/RC) e fluxo específico de elétrons com capacidade de reduzir os aceptores finais de elétrons na porção aceptora de elétrons do FSI por centro de reação ativo (REO/RC) das plantas de soja do cultivar NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	40
Figura 9: Eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) e índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DIO/RC) e o fluxo específico de elétrons (REO/RC) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste-MT (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	41
Figura 10: Assimilação de CO_2 (A), conteúdo interno de CO_2 (C_i), condutância estomática (gs) e transpiração foliar (E) do cultivar de soja NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	42
Figura 11: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila do cultivar de soja NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	43
Figura 12: Assimilação de CO_2 (A), conteúdo interno de CO_2 (C_i), condutância estomática (gs) e transpiração foliar (E) do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	44
Figura 13: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste.MT (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	46

Figura 14: Atividade da superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica (MDA) das plantas do cultivar de soja NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	48
Figura 15: Atividade da superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica (MDA) das plantas do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	50
Figura 16: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm ²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) de soja do cultivar NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT) submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	51
Figura 17: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm ²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0).....	52
Figura 18: Análise multivariada por componentes principais do cultivar NA5909. (A) PCA dos parâmetros de fluorescência da clorofila-a, estado hídrico da planta e trocas gasosas. (B) PCA dos parâmetros de biomassa de plantas irrigadas. (C) PCA dos parâmetros de biomassa de plantas que passaram por suspensão da irrigação. Símbolos quadrados preenchidos (■) são plantas irrigadas de sementes de Pato Branco. Símbolos triangulares preenchidos (▼) são plantas irrigadas de sementes de Itaberá. Símbolos quadrados vazios (□) são plantas com suspensão da irrigação de Pato Branco. Símbolos triangulares vazios (Δ) são plantas com suspensão da irrigação de Itaberá.....	59
Figura 19: Análise multivariada por componentes principais do cultivar BMX Desafio (A) PCA dos parâmetros de fluorescência da clorofila-a, estado hídrico da planta e trocas gasosas. (B) PCA dos parâmetros de biomassa. Quadrados preenchidos (■) são plantas irrigadas de sementes de Chapadão do Sul. Círculos preenchidos (●) são plantas irrigadas de sementes de Primavera do Leste. Quadrados vazios (□) são plantas com suspensão da irrigação de Chapadão do Sul. Círculos vazios (○) são plantas com suspensão da irrigação de Primavera do Leste.....	60
CAPÍTULO 2	
Figura 1: Esquema representativo dos tratamentos desse estudo. Os cultivares utilizados foram NA5909 e BMX Desafio. Os ambientes dos avós de NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Para o cultivar BMX Desafio os ambientes dos avós foram Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação intercalados com reidratação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo (fundo cinza), temos pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais com irrigação e filhos com suspensão da irrigação (100/0), Pais com suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....	70
Figura 2: Potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....	75

Figura 3: Potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

76

Figura 4: Eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) e índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_o/RC) e o fluxo específico de elétrons (RE_o/RC) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

77

Figura 5: Eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) e índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_o/RC) e o fluxo específico de elétrons (RE_o/RC) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

78

Figura 6: Assimilação de CO_2 (A), conteúdo interno de CO_2 (Ci), condutância estomática (gs) e transpiração foliar (E) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

79

Figura 7: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

80

Figura 8: Assimilação de CO_2 (A), conteúdo interno de CO_2 (Ci), condutância estomática (gs) e transpiração foliar (E) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

81

Figura 9: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (*k*), eficiência intrínseca do uso da água (A/*g*s) e índice de clorofila das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

82

Figura 10: Atividade da Superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e de peroxidação lipídica (MDA) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

83

Figura11: Atividade da Superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e de peroxidação lipídica (MDA) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

85

Figura12: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

87

Figura13: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).....

88

Lista de Tabelas

Tabela 1: Descrição dos tratamentos do experimento 32

Tabela 2: Análise das sementes de dois cultivares (NA 5909 RG e BMX Desafio), cada um com dois lotes de sementes de diferentes ambientes de produção. 37

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL.....	16
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	21
CAPITULO I-Influência do ambiente de procedência das sementes na fisiologia de cultivares de soja submetidos à períodos de suspensão da irrigação e reidratação.	24
1 INTRODUÇÃO.....	24
2 MATERIAIS E MÉTODOS	26
2.1 Material.....	26
2.2 Métodos.....	26
2.2.1 Obtenção de sementes	27
2.2.2 Ambiente de procedência das sementes.....	27
2.2.3 Análise de qualidade das sementes.....	31
2.2.4 Experimento em casa de vegetação	32
2.2.5 Trocas gasosas.....	33
2.2.6 Avaliação fluorescência da clorofila α	34
2.2.7 Índice de clorofila	34
2.2.8 Análises bioquímicas	35
2.2.9 Teores de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.....	35
2.2.10 Rendimento de biomassa.....	36
3 ANÁLISE DOS DADOS	36
4 RESULTADOS	36
4.1 Testes de qualidade das sementes provenientes dos diferentes ambientes de produção das sementes.	36
4.2 Estado hídrico das plantas cultivadas em casa de vegetação.....	37
4.3 Fluorescência da clorofila- α	39
4.4 Trocas gasosas	41
4.5 Atividade das enzimas antioxidantes, conteúdo de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.	46
4.6 Biomassa.....	50
8 DISCUSSÃO.....	53
9 CONCLUSÃO	61
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
CAPITULO II- Efeito dos avós e dos pais no desempenho da soja submetida à deficiência hídrica	67
1. INTRODUÇÃO.....	67
2. MATERIAIS E MÉTODOS	69
2.1 Material.....	69
2.2 Métodos.....	69

2.2.3 Experimento em casa de vegetação	69
2.2.4 Análises bioquímicas	71
2.2.5 Teores de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.....	72
2.2.6 Trocas gasosas.....	72
2.2.7 Avaliação fluorescência da clorofila a.....	73
2.2.8 Índice de clorofila	73
2.2.9 Rendimento de biomassa.....	73
3 ANÁLISE DOS DADOS	74
4 RESULTADOS	74
4.1 Estado hídrico das plantas cultivadas em casa de vegetação.....	74
4.2 Fluorescência da clorofila-a	76
4.3 Trocas gasosas	78
4.4 Atividade das enzimas antioxidantes, peroxidação lipídica e teor de H ₂ O ₂	82
4.5 Biomassa.....	86
5 DISCUSSÃO.....	89
6 CONCLUSÃO	93
CONSIDERAÇÕES FINAIS	94
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	95

INTRODUÇÃO GERAL

A soja (*Glycine max* (L.) Merr.) é uma das espécies mais cultivadas no mundo. É uma fonte de óleo e proteína e também desempenha um papel importante no crescimento de outras culturas com a adição de nitrogênio ao solo (SINGH, 2010).

No Brasil a produção de soja foi de 124.844,5 mil toneladas na safra 2019/2020 representando um aumento de 4,3% em relação à safra anterior. A partir destes dados o Brasil se tornou o mais produtor de soja do mundo, mesmo com a redução de 9,2% da produção do estado do Rio Grande do Sul que foi comprometida por períodos de severa seca (CONAB, 2020).

A soja requer água suficiente para atingir seu potencial de rendimento, e a falta de umidade do solo em estágios críticos do crescimento afeta profundamente a produtividade (SILVENTE; SOBOLEV; LARA, 2012).

O estresse hídrico impacta diretamente a fisiologia das plantas, especialmente a capacidade fotossintética por diminuir o potencial de água da folha e condutância estomática e consequente reduzir a disponibilidade de CO₂, resultando em perdas significativas de assimilação de carbono e aumento da respiração (OSAKABE et al., 2014; YU; WANG; ZHUANG et al., 2004).

O estresse por falta de água também pode induzir o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), que são altamente reativas e tóxicas, e podem levar a perda da função das organelas, vazamento de eletrólitos, danos em proteínas e lipídios, danos moleculares, redução da eficiência metabólica e uma possível morte celular (SCHNEIDER; CAVERZAN; CHAVARRIA, 2019). Se o estresse for prolongado, o crescimento da planta e a produtividade são severamente diminuídos (OSAKABE et al., 2014).

Além disso, o ambiente durante o desenvolvimento da semente pode impactar de forma significativa na reserva de carboidratos, proteínas, minerais e na qualidade geral da semente que por sua vez implica em diferenças quanto a germinação e crescimento das mudas nas próximas gerações. (WIJEWARDANA et al., 2019).

Além da seca, a produtividade agrícola dos países é diretamente afetada por vários outros fatores ambientais desfavoráveis como temperaturas extremas, deficiência de nutrientes, salinidade e alagamento (DHUNGANA et al., 2021; EL

SABAGH et al., 2019; PAWLOWSKI et al., 2019; JÄHNE et al., 2019). Para mitigar os efeitos das condições ambientais desfavoráveis para o desenvolvimento e produção das culturas agrícolas, os cientistas têm testado diversas técnicas para induzir tolerância ao estresse.

A aplicação foliar de bioreguladores, como ácido gama-aminobutírico (GABA) e a acetilcolina (ACh) mitigaram o estresse por seca em soja atuando no aumento da eficiência do uso da água e da atividade das enzimas antioxidantes, reduzindo o estresse oxidativo e promovendo maior estabelecimento de sementes (BRAGA et al., 2021).

O tratamento hormonal com ácido jasmônico e ácido salicílico diminuiu a entrada de Na^+ nas células da folha e também mitigaram o estresse oxidativo, osmótico e iônico, bem como promoveu o aumento dos açúcares solúveis, proteínas e glicina betaína das plantas de soja submetidas a salinidade (FARHANGI-ABRIZ; GHASSEMI-GOLEZANI, 2018).

O aminoácido glutamato aplicado às sementes contribuiu para o aumento do conteúdo relativo de água, da produtividade e massa seca das plantas de soja submetidas à estresse hídrico moderado e severo, enquanto que a aplicação de prolina nas folhas permitiu aumento da massa seca, área de raiz e atividade da nitrato redutase das plantas submetidas à estresse hídrico moderado (TEIXEIRA et al., 2020).

A combinação de aplicação de osmoprotetores como prolina e glicina betaína em plantas de soja, adubadas com composto orgânico ou fertilizante mineral, promoveu o acúmulo de prolina e a melhoria do teor de nitrogênio que resultou em um aumento da produção de sementes sob estresse hídrico (EL SABAGH et al., 2016).

Além da alteração do manejo agrícola para induzir a tolerância ao estresse, as próprias plantas desenvolvem adaptações fisiológicas, bioquímicas e moleculares de forma complexa para se ajustar e se adaptar a uma variedade de estresses ambientais (OSAKABE et al., 2014).

Como as plantas não se movem, assim como os animais, elas precisam suportar o que vier. Mudanças fenotípicas que minimizam o estresse, portanto, são importantes (BRADSHAW, 2006). Esta habilidade do organismo alterar suas características para aclimatar-se ou compensar alguma condição ambiental variável denomina-se plasticidade fenotípica. (BRADSHAW, 1965; VALLADARES;

SANCHEZ-GOMEZ; ZAVALAA, 2006).

As plantas por possuírem plasticidade fenotípica, também se tornam capazes de fortalecer ainda mais suas defesas ao reter memórias de estresse, permitindo respostas mais fortes ou mais rápidas caso uma perturbação ambiental volte a ocorrer (CRISP et al., 2016).

Memória é a habilidade de acessar experiências passadas para que novas respostas incorporem informações relevantes do passado (TREWAVAS, 2003). A habilidade de gerar memórias é uma característica essencial dos organismos vivos em todos os aspectos da vida (GALVIZ; RIBEIRO; SOUZA, 2020).

Um mecanismo frequentemente elucidado em relação às memórias ambientais é a epigenética (CRISP et al., 2016). As mudanças epigenéticas podem levar a mudanças na expressão gênica que são sensíveis a sinais ambientais (RICO et al., 2014). Assim, as modificações do epigenoma podem variar conforme a natureza do estímulo, incluindo modificações no estado da cromatina, metilação e desmetilação do DNA que controlam a expressão gênica, pequenos RNAs e RNAs não codificantes (GALVIZ; RIBEIRO; SOUZA, 2020; CRISP et al., 2016; KUMAR; SINGH, 2016).

Como perturbações ambientais podem ocorrer várias vezes, é vantajoso para as plantas serem capazes de se lembrar do passado e usar esse conhecimento armazenado para adaptar-se a novos desafios (KINOSHITA; SEKI, 2014). No entanto, estudos com eventos únicos de seca são mais comuns, e os efeitos de eventos recorrentes de seca são menos abordados e, portanto, ainda de difícil compreensão (WALTER et al., 2013).

Em alguns casos, a exposição contínua das plantas a um fator estressante resulta em um desempenho reduzido quando comparado com um único evento de estresse (SCHEFFER et al., 2001). No entanto, outros casos analisados sugerem que as plantas são capazes de se acostumar a episódios de estresse recorrentes e respondem de forma mais rápida e mais forte quando submetidas a um estresse cíclico (BRUCE et al., 2007; HU et al., 2015).

O estresse abiótico como a desidratação ou estresse por calor, impostos pelo sol durante um dia quente e seco, ativam as defesas da planta que são essenciais para a sobrevivência. No entanto, o estresse é transitório e é seguido por um período de recuperação durante o qual a planta deve encontrar um equilíbrio entre recursos de investimento na preparação ao estresse versus redefinição desta

memória. Crisp et al, (2016) especulam que a resposta predominante é a redefinição (“esquecimento”). A maioria dos transcritos, proteínas, metabólitos e respostas fisiológicas retornam a um estado de pré-estresse. Essa recuperação é provavelmente uma importante estratégia evolutiva. No entanto, o grau de memória provavelmente será importante principalmente em ambientes dinâmicos que tender a proporcionar as plantas estresses repetitivos. Assim, as plantas devem equilibrar o potencial de proteção contra o estresse futuro, formando memórias de estresse e as vantagens de redefinição se as condições favoráveis persistirem.

Com a imposição de um segundo ciclo de seca, por exemplo, as plantas de *Cistus albidus* apresentaram um aumento do conteúdo relativo de água (CRA), em função de um possível ajuste osmótico após serem expostas a um ciclo de estresse hídrico e recuperação, além disso, a recuperação da fotossíntese e a eficiência do uso da água (A/E) foram melhoradas pela exposição prévia à seca. Essas respostas foram atribuídas à menor condutância estomática e manutenção da condutância do mesofilo no segundo ciclo de déficit hídrico (GALLE et al., 2011).

Também sob déficit hídrico, as plantas de cana de açúcar submetidas a três ciclos de deficiência hídrica mostraram semelhante assimilação de CO₂ e menor condutância estomática em comparação com as plantas irrigadas. Além disso, apresentaram um aumento da concentração de ácido abscísico, e concentrações de peróxido de hidrogênio nas raízes, maior massa de raiz e relação raiz: parte aérea em comparação com as plantas irrigadas. Estes dados sugerem que as plantas de cana-de-açúcar foram capazes de armazenar informações de eventos estressantes anteriores, com o desempenho da planta melhorando sob déficits hídricos (MARCOS et al., 2018).

Já existem evidências que tais características adaptativas podem ser transmitidas entre as gerações, processo chamado de plasticidade fenotípica transgeracional ou memória transgeracional (CRISP et al., 2016; GENG; GAO; YANG, 2013). Os mecanismos chaves para este processo são baseados principalmente pela transmissão de genes metilados dos pais, ou alterações na cromatina, que dependem de estabilidade na divisão mitótica ou meiótica das células (CRISP et al, 2016; CALARCO et al., 2012; TURGUT- KARA; ARIKAN; CELIK, 2020).

Os papéis das mudanças epigenéticas na resposta da planta ao estresse estão se tornando cada vez mais evidentes, sugerindo que os mecanismos

epigenéticos ou até mesmo a modificação da composição das sementes, como uma memória na forma de metabólitos ou proteínas depositadas na semente ou embrião, desempenham um papel importante nos processos de tolerância ao estresse, aclimatação, adaptação e evolução (KUMAR; SINGH, 2016; LÄMKE; BÄURLE, 2017; WIJEWARDANA et al., 2019)

No capítulo 1 propomos que variações no desempenho fisiológico de soja, induzidas por diferentes ambientes de produção de sementes, podem afetar o desempenho fisiológico de plantas de soja de um mesmo cultivar quando cultivadas sob condições ambientais similares. Propomos também que plantas expostas a estresse hídrico se tornam mais resistentes à exposição futura através da aquisição de memória, sendo esta revelada na mesma geração ou de modo transgeracional.

No capítulo 2 propomos que as plantas de soja do mesmo cultivar, submetidas à irrigação constante e a suspensão da irrigação, respondem de formas distintas quando as proles foram cultivadas sempre irrigadas ou com ciclos recorrentes de seca. Além disso, o ambiente dos avós foi considerado para permitir o quanto uma memória de estresse pode persistir em plantas de soja.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v.13. p. 115– 155, 1965

BRADSHAW, A.D. Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? **New Phytologist**, v. 170, p.644-648, 2006.

BRAGA-REIS, I; NERIS, D.M; RIBAS, A.F; VIEIRA, L.G.E; SOUZA, G.M. Gamma-aminobutyric acid (GABA) and acetylcholine (ACh) alleviate water deficit effects in soybean: From gene expression up to growth performance. **Environmental and Experimental Botany**, v.182, 2021.

BRUCE, T.J.A; MATTHES, M.C; NAPIER, J.A; PICKETT, J.A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v.173, p.603-608, 2007.

CALARCO, J. P; BORGES, F. DONOGHUE, M. T. A; VAN EX, F; JULLIEN, P. E.; LOPES, T; GARDNER, R. BERGER, F; FEIJÓ, J. A; BECKER, J. D; MARTIENSSSEN R. A. Reprogramming of DNA methylation in pollen guides epigenetic inheritance via small RNA. **Cell**, v.151, p.194–205, 2012.

CONAB. Acomp. safra bras. grãos, v. 7 - Safra 2019/20 - Décimo segundo levantamento, Brasília, p. 1-68, setembro 2020.

CRISP, P.A; GANGULY, D; EICHTEN, S.R; BOREVITZ, J.O; POGSON, B.J. Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. **Science Advances**, v.2, n.2, 2016.

DHUNGANA, S.K, KIM, H.S., KANG, B.K, SEO, J.H ; KIM, H.T; HYEON OH, J.; SHIN, S.O; BAEK , I.Y. Analysis of differentially expressed genes in soybean leaf tissue of tolerant and susceptible cultivars under flooding stress revealed by RNA sequencing. **Journal of Crop Science and Biotechnology**. 24, p.83-91, 2021.

EL SABAGH, A; SOROUR, S; MORSI, A; ISLAM, M.S; UEDA, A; BARUTÇULAR, C; ARIOGLU, H; SANEOKA, H. Role of osmoprotectants and compost application in improving water stress tolerance in soybean (*Glycine max* L.). **International Journal of Current Research**, v.8, p.25949-25954, 2016.

EL SABAGH1, A.; HOSSAIN, A.; ISLAM, M.S.; BARUTÇULAR, C.; RATNASEKERA, D.; KUMAR, N.; MEENA, R.S.; GHARIB, H.S.; SANEOKA, H.; DA SILVA, J.A.T. Sustainable soybean production and abiotic stress management in saline environments: a critical review. **Australian Journal of Crop Science**, v.13, n.02, p. 228-236, 2019

FARHANGI-ABRIZ. S; GHASSEMI-GOLEZANI, K. How can salicylic acid and jasmonic acid mitigate salt toxicity in soybean plants? **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v.147, p.1010-1016, 2018

GALLE, A; FLOREZ-SARASA, I; EL AOUOUAD, H; FLEXAS, J. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semideciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.5207-5216, 2011.

GALVIZ, Y.C.F; RIBEIRO, R.V; SOUZA, G.M. Yes, plants do have memory. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v.32, p.195-202, 2020.

GENG, Y; GAO, L; YANG, J. Epigenetic flexibility underlying **Phenotypic Plasticity**. **Progress in Botany**, v. 74, p.153-163, 2013.

HU, T; LIU, S.Q, AMOMBO, E; FU, J.M. Stress memory induced rearrangements of HSP transcription, photosystem II photochemistry and metabolism of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) in response to high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v.6, 2015.

JÄHNE, F; BALKO, C; HAHN, V; WÜRSCHUM, T; LEISER, W.L. Cold stress tolerance of soybeans during flowering: QTL mapping and efficient selection strategies under controlled conditions. **Plant Breeding**, v.138, p.708-720, 2019

KINOSHITA, T; SEKI, M. Epigenetic memory for stress response and adaptation in plants. **Plant Cell Physiology**, v.55, n.11, p.1859-1863, 2014

KUMAR S, SINGH A. Epigenetic regulation of abiotic stress tolerance in plants. **Advances in Plants & Agriculture Research**, v.5, n.3, p. 517-521, 2016.

LÄMKE, J; BÄURLE, I. Epigenetic and chromatin-based mechanisms in environmental stress adaptation and stress memory in plants. **Genome Biology**, v.18, n.124, 2017.

MARCOS, F.C.C; SILVEIRA, N.M; MOKOCHINSKI, J.B; SAWAYA, A.C.H.F; MARCHIORI, P.E.R; MACHADO, E.C; SOUZA, G.M; LANDELL, M.G.A; RIBEIRO RV. Drought tolerance of sugarcane is improved by previous exposure to water deficit. **Journal of Plant Physiology**, v.223, p. 9-18, 2018

PAWLOWSKI, M.L; HELFENSTEIN, J; FROSSARD, E; HARTMAN, G.L. Boron and zinc deficiencies and toxicities and their interactions with other nutrients in soybean roots, leaves, and seeds. **Journal of Plant Nutrition**, v. 42, n.6, p. 634-649, 2019.

OSAKABE, Y; OSAKABE, K; SHINOZAKI, K; TRAN, LAM-SON. Response of plants to water stress. **Frontiers in Plant Science**, v.5, 2014.

RICO, L; OGAYA, R; BARBETA, A; PEÑUELAS, J. Changes in DNA methylation fingerprint of *Quercus ilex* trees in response to experimental field drought simulating projected climate change. **Plant Biology**, v.16, n.2, p.419-427, 2014.

SCHEFFER M, CARPENTER S, FOLEY JA, FOLKE C, WALKER B. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v.413, p.591–596, 2001.

SCHNEIDER, J.R; CAVERZAN, A; CHAVARRIA, G. Water deficit stress, ROS involvement, and plant performance. **Archives of Agronomy and Soil Science**, v.65, n.8, 2019

SINGH, G. Soybean: Botany, production, and uses. Oxfordshire, UK: CABI Publishing. 2010.

SILVENTE. S.; SOBOLEV, A.P.; LARA, M. Metabolite Adjustments in Drought Tolerant and Sensitive Soybean Genotypes in Response to Water Stress. **PLOS ONE**, v. 7, n. 6, 2012.

TEIXEIRA, W.F; SOARES, L.H; FAGAN, E.B; MELLO, S.C; REICHARDT, K; DOURADO-NETO. D. Amino Acids as Stress Reducers in Soybean Plant Growth Under Different Water-Deficit Conditions. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.39, p.905–919, 2020.

TREWAVAS, A. Aspects of plant intelligence. **Annals of Botany**, v.92, p.1–20, 2003.

TURGUT-KARA, N; ARIKAN, B, CELIK, H. Epigenetic memory and priming in plants. **Genetica**, v.148, p. 47-54, 2020.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimations of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, v.94, p. 1103-1116, 2006.

WALTER, J; JENTSCH, A; BEIERKUHNLEIN, C; KREYLING, J. Ecological stress memory and cross tolerance in plants in the face of climate extremes. **Environmental and Experimental Botany**, v.94, p.3–8, 2013

WIJEWARDANA, C; REDDY, K.R; KRUTZ, L.J; GAO, W; BELLALLOUI, N. Poor seed quality, reduced germination, and decreased seedling vigor in soybean is linked to exposure of the maternal lines to drought stress. **bioRxiv**, v. 26, 2019

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

CAPITULO I

Influência do ambiente de procedência das sementes na fisiologia de cultivares de soja submetidos à períodos de suspensão da irrigação e reidratação.

1 INTRODUÇÃO

Perturbações ambientais são comuns nos sistemas de produção e para alcançar altos potenciais produtivos em plantas cultivadas é importante levar em conta as condições ambientais, pois elas são um importante fator que influencia o crescimento e o desenvolvimento, além de poder limitar o potencial genético das culturas (GENG; GAO; YANG, 2013).

O déficit hídrico é um dos fatores de estresse mais comuns e perigosos durante o ciclo de vida de uma planta. Sob condições de seca, o crescimento e a sobrevivência de uma planta dependem de suas características adaptativas e capacidade de aclimação (BRESTA et al., 2018).

A habilidade individual do organismo de alterar suas características para se aclimatar ou compensar alguma condição ambiental variável denomina-se plasticidade fenotípica (PF). A PF está relacionada a qualquer alteração de um organismo em resposta a um sinal ambiental, por meio da variação de sua expressão gênica (BRADSHAW, 1965; VALADARES et al, 2006).

Nos últimos anos a PF vem sendo amplamente estudada, o que mostra que essa característica não é simplesmente de indivíduos bem adaptados a novas condições, mas também pode afetar o desempenho e sucesso reprodutivo dos organismos individuais, que por sua vez afetará a composição da próxima geração (GENG; GAO; YANG, 2013).

Um mecanismo bem documentado é no processo de formação das sementes, em que os desafios ambientais, principalmente para a planta mãe, influenciam os recursos que são “empacotados” em sementes, fundamental para o crescimento inicial da produção de mudas. (HERMAN; SULTAN, 2011).

Estão surgindo cada vez mais evidências de que as plantas podem sentir mudanças no ambiente durante o crescimento e têm a capacidade de modificar o

fenótipo de suas progênes para serem mais adaptadas às condições de crescimento (BOIKO; KOVALCHUK, 2011).

Uma possível resposta da planta à exposição ao fator estressante é que elas se tornam mais resistentes à exposição futura através da aquisição de memória, uma resposta referida como aclimatação, *priming* ou "*hardening*". (CRISP et al., 2016).

Memória é a habilidade de acessar experiências passadas para que novas respostas incorporem informações relevantes do passado (TREWAVAS, 2003). A habilidade de gerar memórias é uma característica essencial dos organismos vivos em todos os aspectos da vida (WITZANY, 2018). Qualquer tipo de histerese, o fenômeno de um atraso nas respostas a condições alteradas devido à experiência anterior, mostra o funcionamento da memória (THELLIER; LUTTGE, 2013).

Como perturbações ambientais podem ocorrer várias vezes, é vantajoso para as plantas serem capazes de se lembrar do passado e usar esse conhecimento armazenado para adaptar-se a novos desafios (KINOSHITA; SEKI, 2014). No entanto, estudos com eventos únicos de seca são mais comuns, e os efeitos de eventos recorrentes de seca são menos abordados e, portanto, ainda de difícil compreensão (WALTER et al., 2013).

Independentemente das condições ambientais reais, uma espécie com um determinado genótipo pode gerar vários fenótipos (HILKER; SCHMULLING, 2019).

Neste contexto, propomos que variações no desempenho fisiológico de soja, induzidas por diferentes ambientes de produção de sementes, podem afetar o desempenho fisiológico de plantas de soja de um mesmo cultivar (mas oriundas das diferentes procedências) quando cultivadas sob condições ambientais similares. Propomos também que plantas expostas a estresse hídrico se tornam mais resistentes à exposição futura através da aquisição de memória, sendo esta revelada na mesma geração ou de modo transgeracional.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo foi realizado em casa de vegetação e no Laboratório de Metabolismo Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Pelotas – RS. Abaixo estão descritas as metodologias utilizadas e um detalhamento dos experimentos realizados para atender aos objetivos propostos.

2.1 Material

Foram utilizadas sementes de dois cultivares de *Glycine max* (L.) Merr (soja), cedidas pela empresa STOLLER DO BRASIL e sementeiras parceiras, sendo elas o cultivar Brasmax Desafio RR (BMX Desafio) e NA5909 RG.

As sementes do cultivar NA5909 RG foram enviadas por duas sementeiras parceiras com produção de sementes de soja na região de Pato Branco-PR (PB) e em Itaberá- SP (IT). As sementes do cultivar BMX Desafio foram enviadas por sementeiras com produção de sementes em Chapadão do Sul- MS (CHS) e em Primavera do Leste-MS (PL). Para diminuir possíveis variações entre as sementes, foram utilizadas as sementes com a mesma categoria (S2) e tamanho (peneira 6,5).

Segundo o registro nacional de Cultivares- RNC, o cultivar NA5909 RG é soja geneticamente modificada, tolerante ao herbicida glifosato (Soja Roundup Ready) de crescimento do tipo indeterminado e grupo de maturação 6.2. A cor da flor é roxa, vagem marrom clara, semente esférica com brilho médio, tegumento amarelo, hilo de cor preta imperfeita e presença de pigmentação antociânica do hipocótilo.

O Cultivar BRASMAX Desafio RR (BMX Desafio) é soja geneticamente modificada, tolerante ao herbicida glifosato (Soja Roundup Ready), de crescimento indeterminado com grupo de maturação 7.4. Apresenta flor branca, vagem cinza escura, semente esférica com brilho alto, tegumento amarelo e hilo marrom claro (MAPA, 2016).

2.2 Métodos

Com o enfoque no estudo das características fisiológicas de sementes de dois cultivares de sojas originadas de diferentes locais de procedência das sementes, o

estudo foi realizado em diferentes etapas:

2.2.1 Obtenção de sementes

As sementes dos cultivares NA5909 RG e BMX Desafio foram enviadas separadamente pelas sementeiras parceiras de cada região produtora de sementes de soja, dois meses antes do período ideal do plantio da soja. Após o recebimento, as sementes foram armazenadas em câmara fria no laboratório de análise de sementes do Programa de Pós-Graduação em Ciências e Tecnologia de Sementes da Universidade Federal de Pelotas. As sementes foram enviadas sem TSI (tratamento de sementes industrial).

2.2.2 Ambiente de procedência das sementes

A partir do período do recebimento até o início das análises com as sementes, foram coletados os dados climáticos de cada região de procedência das sementes no período da safra 2015/2016 (setembro de 2015 a maio de 2016) no banco de dados do site Agritempo. Estes dados (temperatura média mínima, temperatura média máxima e precipitação) foram importantes para calcular o balanço hídrico de cada região, segundo o método de Rolim, Sentelhas e Barbieri (1998). Sendo assim, estes dados permitiram uma comparação das condições ambientais impostas na formação das sementes de cada ambiente de procedência das mesmas, dentro do mesmo cultivar. Para o cultivar NA 5909 RG, foi compara as variações do clima de Pato Branco-PR com o clima de Itaberá-SP. Para o cultivar BMX Desafio, comparou-se as condições do clima de Chapadão do Sul-MS com os de Primavera do Leste-MT.

Cultivar BMX Desafio: O município de Chapadão do Sul faz parte do estado do Mato Grosso do Sul na Região Centro-Oeste do país, e fica localizado na região nordeste do Estado. Na safra 2015/2016, o município de Chapadão do Sul demonstrou maior avanço no plantio de soja a partir de 06 de novembro devido ao maior índice pluviométrico terem ocorrido próximos a estas datas (Figura 2). Em relação à colheita, os avanços foram mais significativos a partir de 04 de março,

tendo em vista o plantio mais tardio devido à estiagem ocorrida nos meses de outubro e novembro nesta região. No ano de 2016, o município foi considerado entre os 10 maiores produtores de soja do estado do Mato Grosso do Sul (274,901 mil toneladas) de acordo com os dados do SIGA (Sistema de Informação Geográfica do Agronegócio) da APROSOJA/MS (Associação dos Produtores de Soja). A APROSOJA/MS (Circular técnica nº154) apontou que, apesar dos problemas enfrentados pelos produtores do estado em razão das variações climáticas, em Chapadão do Sul esta variação foi menor na safra 2015/2016 (Figura 2) e apresentou resultado final positivo com uma produtividade média de 52 sacas/ha. (SIGA, 2009).

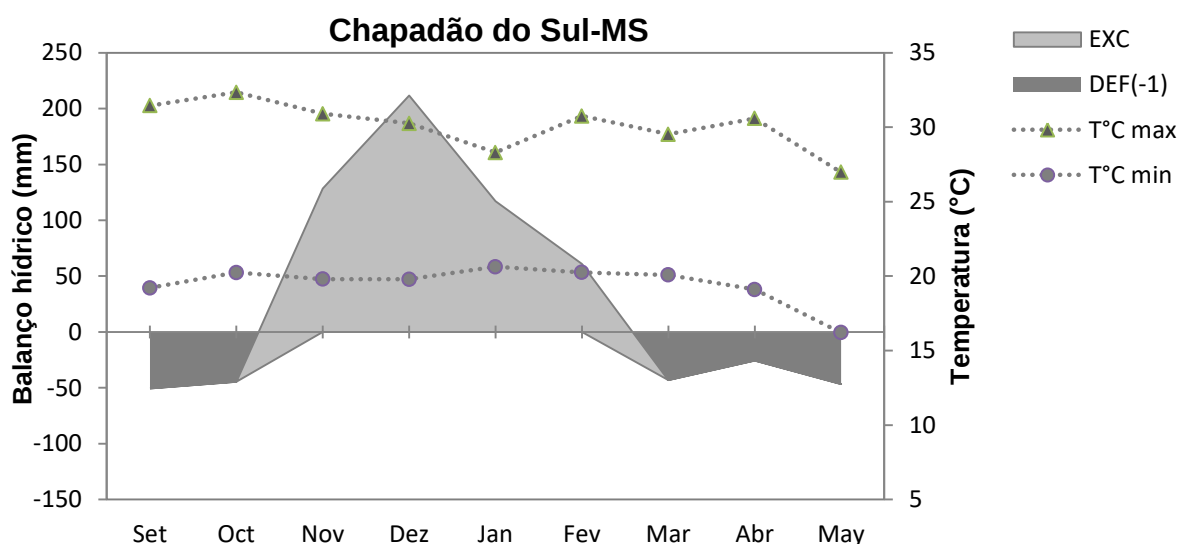


Figura 1: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Chapadão do Sul no período da safra 2015/2016.

O município de Primavera do Leste (situada a 546 km de Chapadão do Sul) é um município brasileiro do estado do Mato Grosso, Região Centro-Oeste brasileira e sudeste mato-grossense, com altitude média de 636 metros com clima classificado como tropical semiúmido (FIORAVANTI; ALCÂNTARA, 2017). Na safra 2015/2016, a região sudeste mato-grossense sofreu uma forte estiagem durante o desenvolvimento da cultura da soja, com atraso no plantio da cultura e replantios em função de estabelecimento irregular da lavoura. (VIEIRA J.A, 2017). Estes dados corroboram com os de balanço hídrico da cidade de Primavera do Leste (Figura 3), que demonstram situações de baixa disponibilidade hídrica do dia 1 a 30 de outubro

e índices apenas razoáveis entre os dias 31 de outubro a 29 de novembro. Segundo dados do IMEA (2016a), esse período coincidiu com o início do plantio na região sudeste do Mato Grosso que ocorreu entre 02 de outubro (2%) a 26 de novembro (98,4%). A precipitação pluvial em janeiro foi satisfatória enquanto baixos índices de precipitação e altas temperaturas foram observados em fevereiro. Segundo o IMEA (2016b), os avanços da colheita foram realizados entre 4 de fevereiro (18%) a 1 de abril (98%), e a safra da região sudeste do MT fechou em produtividade de 52,7 sacas/ha e uma produção de 6.144.741 toneladas (IMEA, 2016c).

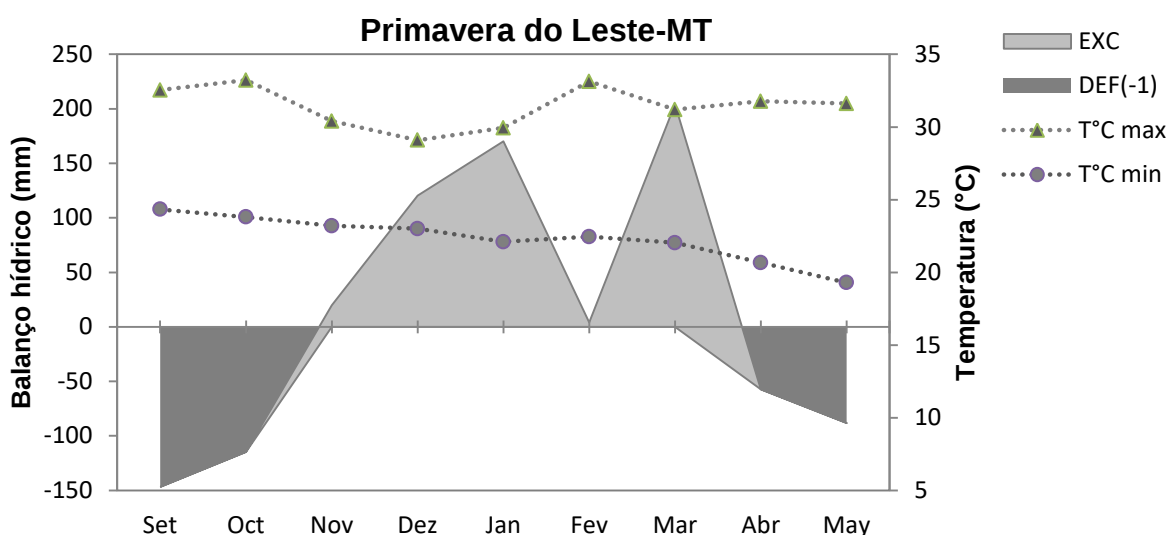


Figura 2: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Primavera do Leste-MT no período da safra 2015/2016

Cultivar NA5909 RG: O município de Pato Branco está localizado no sudoeste do estado do Paraná com clima caracterizado pela Classificação de Köppen como mesotérmico. Trata-se de um clima tipicamente subtropical úmido, com chuvas bem distribuídas ao longo de todo ano e altitude média de 760 metros (BALENA, 2009). A safra de grãos 2015/2016 no Paraná teve influência do El Niño e choveu acima da média normal. No início do ciclo, na região de Pato Branco, ocorreu um problema pontual devido ao frio de setembro com temperatura média mínima de 13°C além de um déficit em relação ao balanço hídrico no mês de janeiro (Figura 4). Segundo o levantamento do Departamento de Economia Rural (DERAL), o plantio começou antecipado (setembro) devido às boas condições climáticas. Em

outubro o plantio da soja foi concluído em 66% da área a ser cultivada e 91% em novembro. Em relação à colheita, 5% da área total foram colhidas em fevereiro, seguido de 81% em março e 99% em abril. Pato Branco fechou em 1.032.008 toneladas com uma área plantada de 311.700ha. (DERAL, 2019).

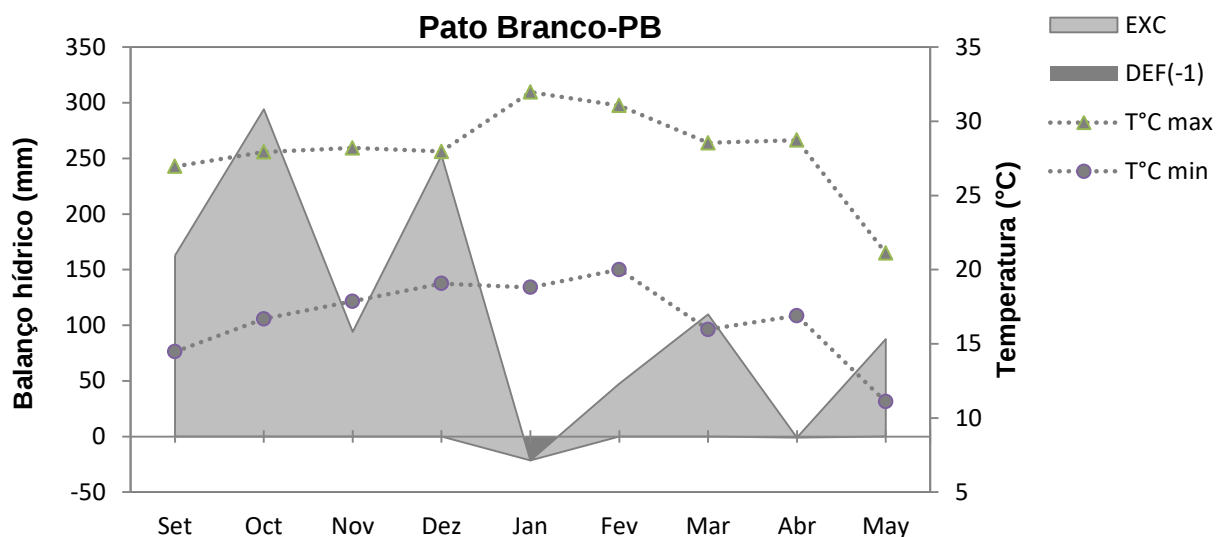


Figura 3: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Pato Branco- PR no período da safra 2015/2016

O município de Itaberá (à 558 km de Pato Branco) é um município brasileiro do estado de São Paulo situado no Sudeste do Brasil e sudoeste paulista, com altitude média de 640m e clima classificado como do tipo subtropical Cfa. A economia de Itaberá de forma geral se baseia na agricultura e o município é considerado um dos maiores produtores de soja no estado. O clima da safra 2015/2016 em Itaberá foi mais homogêneo do que o clima de Pato Branco, mantendo temperaturas mais estáveis e nenhum período de déficit no balanço hídrico, pois em abril a colheita já tinha sido realizada (Figura 5).

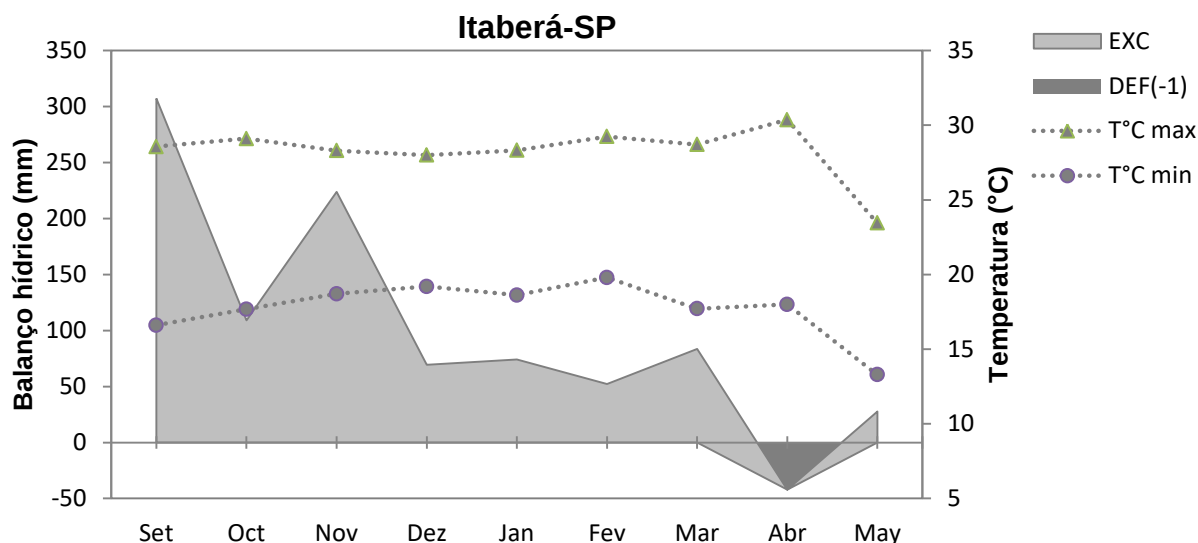


Figura 4: Balanço hídrico da região de produção de sementes de Itaberá no período da safra 2015/2016

2.2.3 Análise de qualidade das sementes

Os testes de qualidade de sementes possibilitam a identificação de diferenças importantes na qualidade fisiológica dos lotes de sementes e assim permitem distinguir com segurança, lotes com maior ou menor probabilidade de apresentar bom desempenho após a semeadura (FONSECA, 2007). Foram realizados os testes a seguir:

Teste de germinação: O teste de germinação foi conduzido a 25°C em rolos de papel Germitest (quatro repetições, contendo quatro subamostras de 50 sementes) umedecido com quantidade de água destilada equivalente a 3,0 vezes a massa do papel seco, de acordo com os critérios estabelecidos pelas Regras para Análise de Sementes (BRASIL, 1992). As porcentagens de plântulas normais foram verificadas no quinto (PCG%) e oitavo dia (G%) após a semeadura.

Comprimento das plântulas (cm): Foi obtido pela média de 10 plântulas de cada sub-amostra. O comprimento de raiz (C.R) e parte aérea (C.PA) foi avaliado com auxílio de um paquímetro de precisão e os resultados expressos em centímetros conforme as recomendações de Krzyzanowski et al. (1991).

Teste de condutividade elétrica: Foi realizado utilizando quatro repetições com três sub-amostras de 25 sementes, com leituras após duas horas (CE 2h), quatro horas (CE 4h), e vinte e quatro horas (CE 24h) após a imersão em água deionizada (VIEIRA R.D, 1994; HAMPTON; TEKRONY, 1995)

2.2.4 Experimento em casa de vegetação

O experimento em casa de vegetação (ambiente semi-controlado) foi instalado no dia 05/01/2017 com o delineamento experimental inteiramente casualizado com fatorial duplo 2x2, sendo dois ambientes distintos de produção de sementes e dois tipos de irrigação no cultivo destas sementes (irrigação constante e ciclos de suspensão da irrigação). Os dois cultivares (NA5909 RG e BMX Desafio) não foram comparados estatisticamente. As plantas foram cultivadas em vasos contendo 8 kg de solo devidamente corrigido seguindo a recomendação para a cultura da soja. A tabela a seguir mostra as características de cada tratamento (Tabela 1).

Tabela 1: Descrição dos tratamentos do experimento

CULTIVAR	Ambiente de origem das sementes	Tipo de irrigação	SIGLA
NA 5909 RG	Pato Branco-PR (PB)	Irrigadas (100)	PB 100
NA 5909 RG	Pato Branco-PR (PB)	Suspensão hídrica (0)	PB 0
NA 5909 RG	Itaberá-SP (IT)	Irrigadas (100)	IT 100
NA 5909 RG	Itaberá-SP (IT)	Suspensão hídrica (0)	IT 0
BMX Desafio	Chapadão do Sul-MS (CHS)	Irrigadas (100)	CHS 100
BMX Desafio	Chapadão do Sul-MS (CHS)	Suspensão hídrica (0)	CHS 0
BMX Desafio	Primavera do Leste-MT (PL)	Irrigadas (100)	PL 100
BMX Desafio	Primavera do Leste-MT (PL)	Suspensão hídrica (0)	PL 0

Para o controle da irrigação foi utilizado o método gravimétrico (CATUCHI et al., 2011) que consiste na reposição diária da lâmina de irrigação de 100% da capacidade de campo. O controle da reposição da água evapotranspirada nos vasos foi monitorado por um sensor de umidade do solo (modelo, EC/5, DEGAGON, USA), acoplado a um leitor digital (modelo, EC H2O CHECK, DEGAGON, USA). Essa condição de 100% de reposição diária de água evapotranspirada foi mantida até o estádio V4 da soja para todos os tratamentos. Após este período, as plantas do tratamento com suspensão da irrigação foram submetidas a dois ciclos de

suspensão da irrigação (S1 e S2) intercalados com dois ciclos de reidratação das plantas (R1 e R2).

As plantas submetidas aos períodos de suspensão da irrigação foram monitoradas diariamente com um porômetro portátil (Decagon Devices, Leaf Porometer, model SC- 1) até que reduzissem 85% da condutância estomática em relação às plantas irrigadas (aproximadamente de 7-10 dias). Além disso, a redução da umidade do solo também foi monitorada até atingir 5% da umidade do solo. Após cada período de suspensão da irrigação, um período de reidratação de 36 horas foi realizado. A descrição dos ciclos de suspensão da irrigação e reidratação estão demonstrados a seguir (Figura 1).

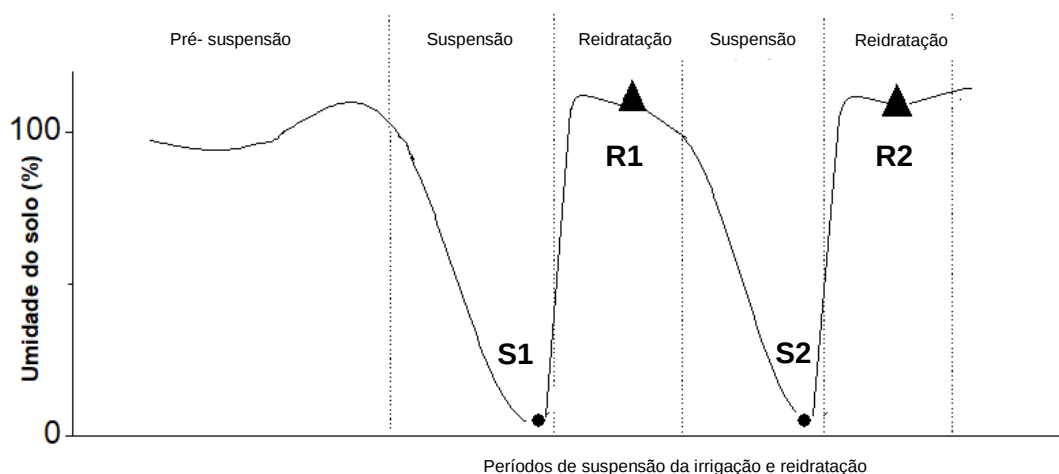


Figura 5: Descrição dos períodos de suspensão da irrigação e períodos de 36 horas de reidratação. Círculos (●) indicam o período das análises quando as plantas passavam por suspensão da irrigação (S1 e S2). Triângulos (▲) indicam o período das análises realizadas após 36 horas de reidratação (R1 e R2).

2.2.5 Trocas gasosas

Foram avaliados os seguintes atributos de trocas gasosas: assimilação líquida de CO_2 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração intercelular de CO_2 (C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). As medidas foram realizadas por um medidor portátil de trocas gasosas por

infravermelho (LI 6400-XT, Li-cor). Tais medidas foram realizadas com uma densidade de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 3 a 5 minutos em folhas visualmente saudáveis e totalmente expandidas. Durante essas medições, a umidade relativa da câmara foi mantida em valores próximos aos do ambiente, concentração de CO_2 em torno de $400 \mu\text{mol L}^{-1}$ e a temperatura da folha ajustada para valores aproximados ao do ambiente (30°C). A partir dessas variáveis, foram calculadas a eficiência intrínseca do uso da água A/gs (EIUA, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água A/E (EUA, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e eficiência instantânea de carboxilação A/Ci ($k \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

As medidas das trocas gasosas foram realizadas de modo casualizado entre às 09h00 e 12h00 em folhas fisiologicamente maduras, sem sinais aparentes de danos ou sintomas de deficiência nutricional.

2.2.6 Avaliação fluorescência da clorofila *a*

A emissão da fluorescência da clorofila *a* foi medida em folhas jovens totalmente expandidas, utilizando-se um fluorômetro portátil (HandyPEA, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK). As medidas foram realizadas no mesmo período das trocas gasosas em folhas previamente adaptadas ao escuro, por um período suficiente para a oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons. Logo após, as folhas foram submetidas a um flash de luz saturante a uma intensidade de $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em uma área amostral de 4 mm de diâmetro. A partir das intensidades de fluorescência foram calculados os parâmetros de eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m), performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) junto com a redução do fluxo específico de elétrons (RE_0/RC) (STRASSER; STRASSER, 1995).

2.2.7 Índice de clorofila

O índice de clorofila foi medido em folhas totalmente expandidas, utilizando-se um medidor de clorofila portátil (CL - 01, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK) e

os resultados foram expressos como "IC-índice de clorofila" (CASSOL et al., 2008).

2.2.8 Análises bioquímicas

Amostras de folhas (conservadas em ultrafreezer -80°C) com aproximadamente 200 mg foram maceradas em nitrogênio líquido e polivinilpolipirrolidona (PVPP) e homogeneizadas em 1,5 mL de meio de extração (tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,8), ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA) e 0,1 mM de ascorbato de sódio 20 mM. Após a extração, os extratos foram centrifugados a 12000 *g* por 20 min a 4°C . O sobrenadante foi coletado e utilizado nos ensaios enzimáticos e para determinação do teor de proteína de acordo com metodologia de Bradford (1976).

Atividade da enzima superóxido dismutase: A atividade da enzima superóxido dismutase foi avaliada segundo metodologia de Giannopolitis e Ries (1977) e expressa em $\text{U mg}^{-1} \text{ proteína min}^{-1}$.

Atividade da enzima catalase: A atividade da enzima catalase foi determinada conforme descrito por Azevedo et al. (2006) e expressa em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ proteína min}^{-1}$.

Atividade da enzima ascorbato peroxidase: A atividade da enzima ascorbato peroxidase foi analisada de acordo com metodologia proposta por Nakano e Asada (1981) e expressa em $\mu\text{mol ácido ascórbico mg}^{-1} \text{ proteína min}^{-1}$.

Atividade da enzima guaiacol peroxidase: Foi determinada conforme descrito por Urbanek et al. (1991), e expressa em $\mu\text{mol tetraguaiacol mg}^{-1} \text{ proteína min}^{-1}$.

2.2.9 Teores de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica

Os teores de H_2O_2 foram determinados de acordo com metodologia proposta por Velikova et al. (2000). Amostras de folhas com aproximadamente 200 mg foram maceradas em nitrogênio líquido e adicionadas a ácido tricloroacético 0,1 % (TCA). O homogeneizado foi centrifugado a 12000 *g* a 4°C por 20 min. O sobrenadante coletado foi utilizado para análise dos níveis de H_2O_2 e peroxidação de lipídeos. O teor de H_2O_2 foi determinado por meio de uma curva padrão preparada com

concentrações conhecidas de H_2O_2 , e expresso em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mg}^{-1}$ matéria fresca (MF).

A peroxidação lipídica foi determinada por meio da quantificação de espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), conforme descrito por Cakmak e Horst (1991) e expressa em $\text{nmol MDA-TBA mg}^{-1}$ MF.

2.2.10 Rendimento de biomassa

No final do experimento o rendimento foi avaliado considerando:

- Área foliar total planta (AF): foi analisada com um medidor portátil de área foliar (modelo LI-3000A, Li-Cor, USA) e expressa em cm^2 .
- Massa seca: após a secagem das plantas em estufa a 65°C até a obtenção do massa constante foram analisados os seguintes parâmetros: Massa seca das folhas (MS_F), Massa seca da raiz (MS_R), Massa seca do caule (MS_C), massa das sementes (M_S), relação entre massa seca da raiz e massa seca da parte aérea (R/PA), e altura das plantas (ALT) (BENINCASA, 2003).

3 ANÁLISE DOS DADOS

Os dados foram submetidos à Análise de Variância e os valores médios comparados através do teste Tukey ($p \leq 0,05$), utilizando-se o programa estatístico Statistix 9. Além disso, foi realizada uma análise multivariada por componentes principais (PCA) com o programa estatístico PC-Ord.

4 RESULTADOS

4.1 Testes de qualidade das sementes provenientes dos diferentes ambientes de produção das sementes.

A análise das sementes do cultivar NA5909 RG permitiu observar que não

houve diferenças significativas entre as sementes dos diferentes ambientes de produção (Itaberá-SP e Pato Branco-PR), com exceção de uma redução significativa de 10% da MsPA das plântulas originadas das sementes que foram produzidas em Itaberá-SP (Tabela 2).

Em relação ao cultivar BMX Desafio, as sementes produzidas na região de Chapadão do Sul tiveram reduções significativas de aproximadamente 13% na primeira contagem de germinação (PCG%), de 11% na porcentagem de germinação (G%), além de um aumento de 18% no teste de condutividade elétrica após 24h (CE 24h) em relação às sementes produzidas em Primavera do Leste (Tabela 2).

Tabela 2: Análise das sementes de dois cultivares (NA5909 RG e BMX Desafio), cada um com dois lotes de sementes de diferentes ambientes de produção.

	NA 5909 RG		BMX Desafio	
	Pato Branco -PR	Itaberá-SP	Chapadão do Sul-MT	Primavera do Leste-MS
MsR (g)	0.207 A	0.219 A	0.18 A	0.16 A
MsPA (g)	1.88 A	1.68 B	1.92 A	1.67 A
C.R (cm)	12.21 A	12.30 A	12.12 A	13.25 A
C.PA (cm)	10.49 A	9.93 A	10.07 A	10.79 A
PCG %	77.0 A	83.0 A	79.33 B	91.66 A
G %	78.0 A	80.0 A	81.50 B	92.0 A
CE 2h ($\mu\text{S}.\text{cm}^{-1}$)	14.96 A	15.85 A	14.94 B	16.49 A
CE 4h ($\mu\text{S}.\text{cm}^{-1}$)	19.36 A	20.73 A	19.20 A	17.98 A
CE 24h ($\mu\text{S}.\text{cm}^{-1}$)	31.72 A	37.92 A	40.49 A	32.8 B

*Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas (teste de tukey, $p \leq 0.05$) entre os ambientes de produção de sementes dentro do mesmo cultivar. Massa seca da raiz (MsR), massa seca da parte aérea (MsPA), comprimento de raiz (C.R), comprimento da parte aérea (C.PA), primeira contagem de germinação (PCG %), porcentagem de germinação (G%), condutividade elétrica da solução após duas horas (CE 2h), condutividade elétrica após quatro horas (CE 4h) e condutividade elétrica após vinte e quatro horas (CE 24h).

4.2 Estado hídrico das plantas cultivadas em casa de vegetação

Logo após os testes de germinação, outras sementes foram semeadas em vasos contendo 8kg de solo. As plantas foram cultivadas e irrigadas diariamente com 100% da água evapotranspirada até o estágio V4. Após esse período, as plantas de soja foram submetidas a dois períodos de suspensão da irrigação (S1 e S2) intercalados com dois períodos de reidratação (R1 e R2). Os períodos de suspensão da irrigação e reidratação das plantas de soja não foram comparados estatisticamente.

O primeiro ciclo de suspensão da irrigação (S1) das plantas do cultivar NA

5909 RG foi suficiente para reduzir 94% do potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e 119% do potencial de água ao meio dia (Ψ_{amd}). O segundo período de suspensão da irrigação (S2) reduziu em média 600% do Ψ_{apd} e 120% do Ψ_{amd} . No entanto, o ambiente de procedência das sementes não influenciou de modo significativo no potencial de água das plantas nos dois períodos de suspensão da irrigação (Figura 6).

Os dois períodos de reidratação (R1 e R2) foram suficientes para recuperar o potencial da água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) das plantas de soja. No entanto, os mesmos períodos não foram suficientes para recuperar totalmente os valores do potencial de água ao meio dia (Ψ_{amd}), em especial os das plantas originadas das sementes produzidas em Itaberá-SP.

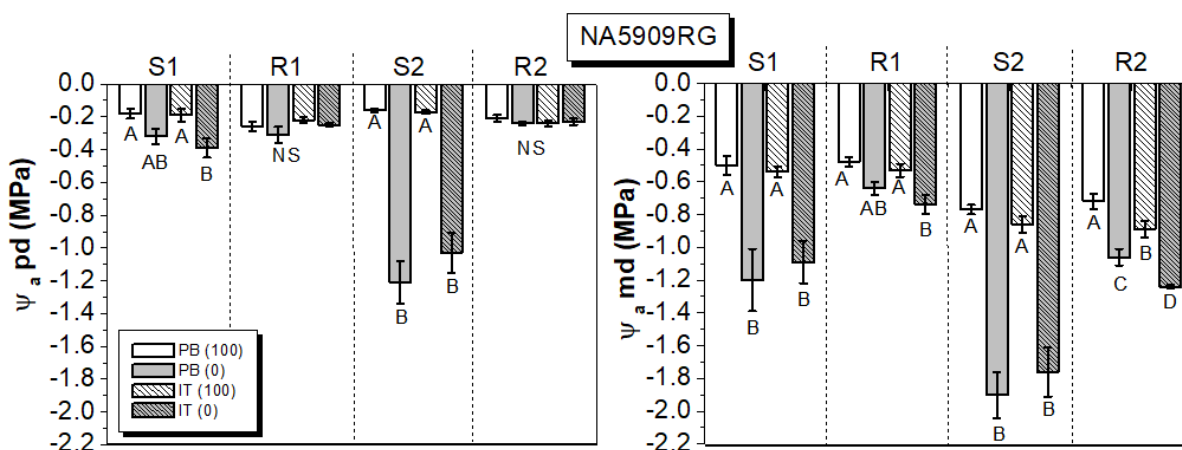


Figura 6: Potencial da água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-PR (IT) submetidas à irrigação constante (100) e a ciclos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=8).

No cultivar BMX Desafio (Figura 7), a redução do Ψ_{apd} das plantas com suspensão da irrigação foi mais evidente no período S2, no entanto o ambiente de procedência das sementes não influenciou de forma significativa nesta redução. Os períodos de suspensão da irrigação S1 e S2 reduziram de forma acentuada o Ψ_{amd} das plantas de soja e os períodos de reidratação (R1 e R2) possibilitou a recuperação parcial do Ψ_{apd} das plantas, independente do ambiente de procedência das sementes.

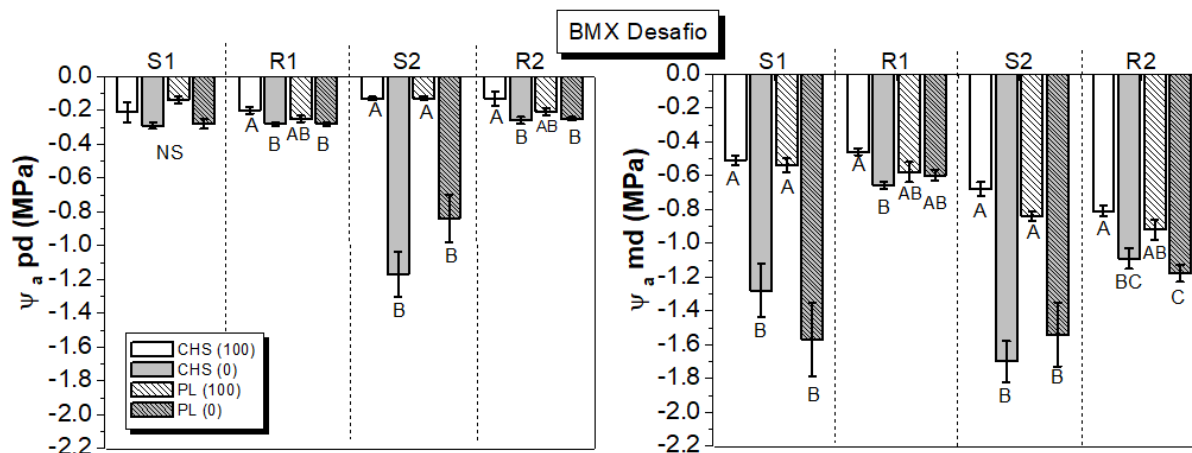


Figura 7: Potencial de água antes do amanhecer ($\Psi_{a\text{pd}}$) e ao meio dia ($\Psi_{a\text{md}}$) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste-MT (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=8).

4.3 Fluorescência da clorofila-a

As plantas irrigadas originadas das sementes do cultivar NA5909 RG produzidas em Pato Branco-PR apresentaram reduções significativas na eficiência potencial do PSII (F_v/F_m) no ciclo S1, porém essas reduções foram sutis e não representaram um dano fotoinibitório (Figura 8). O índice de performance total (PI total) não foi afetado com a imposição dos períodos de suspensão da irrigação e ambiente de procedência das sementes.

As plantas submetidas ao primeiro ciclo de suspensão da irrigação (S1) apresentaram uma redução média de 15% no fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC), bem como uma redução média de 13% no fluxo específico de elétrons com capacidade de reduzir os aceptores finais de elétrons na porção aceptora de elétrons do FSI por centro de reação ativo (RE_0/RC) e esta redução foi independente do ambiente de procedência das sementes. O segundo período de suspensão da irrigação (S2) reduziu em média 20% do RE_0/RC das plantas do tratamento PB0 e IT0 e no segundo período de reidratação foi observado um aumento 9% do RE_0/RC das plantas do tratamento IT0

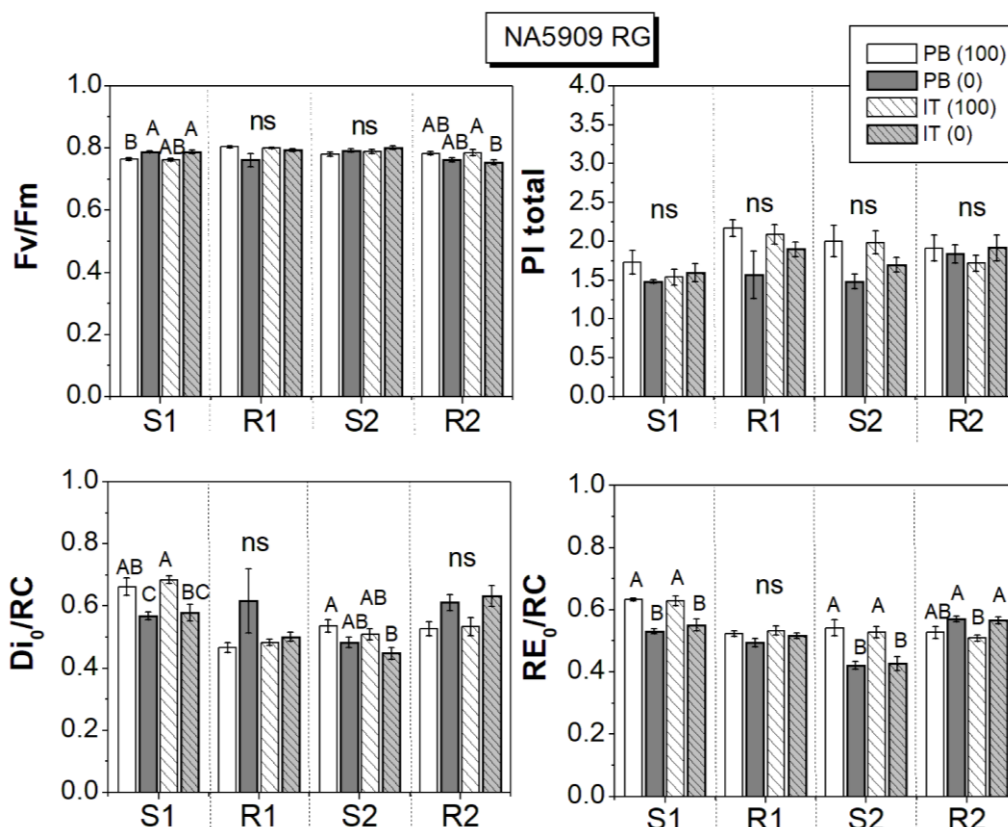


Figura 8: Eficiência quântica potencial do PSII (Fv/Fm), índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI₀/RC) e fluxo específico de elétrons com capacidade de reduzir os aceptores finais de elétrons na porção aceptora de elétrons do FSI por centro de reação ativo (RE₀/RC) das plantas de soja do cultivar NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, p≤0.05) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios ±SE (n=8).

As plantas do cultivar BMX Desafio (Figura 9) também apresentaram oscilações na Fv/Fm independente da irrigação e do ambiente de procedência das sementes. Todavia, estas oscilações não representaram um dano fotoinibitório. No primeiro período de reidratação das plantas (R1) o índice de performance total (PI total) que demonstra a conservação de energia dos fótons absorvidos pelo PSII que serão utilizados para a redução do aceptor final de elétrons do PSI, apresentou um aumento significativo nas plantas com suspensão da irrigação e originadas das sementes produzidas em Primavera do Leste-MT (PL-0) em relação às plantas dos outros tratamentos.

Foi observada (Figura 9) uma redução no fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI₀/RC) nas plantas submetidas ao primeiro período de suspensão da irrigação (S1). No ciclo S2, foi observado que as

plantas sempre irrigadas originadas das sementes produzidas em Primavera do Leste-MT (PL-100) tiveram um aumento no DI_0/RC se comparadas com as plantas dos outros tratamentos. O segundo período de suspensão da irrigação (S1) reduziu o fluxo específico de elétrons com capacidade de reduzir os aceptores finais de elétrons na porção aceptora de elétrons do FSI por centro de reação ativo (RE_0/RC) independente do ambiente de procedência de sementes.

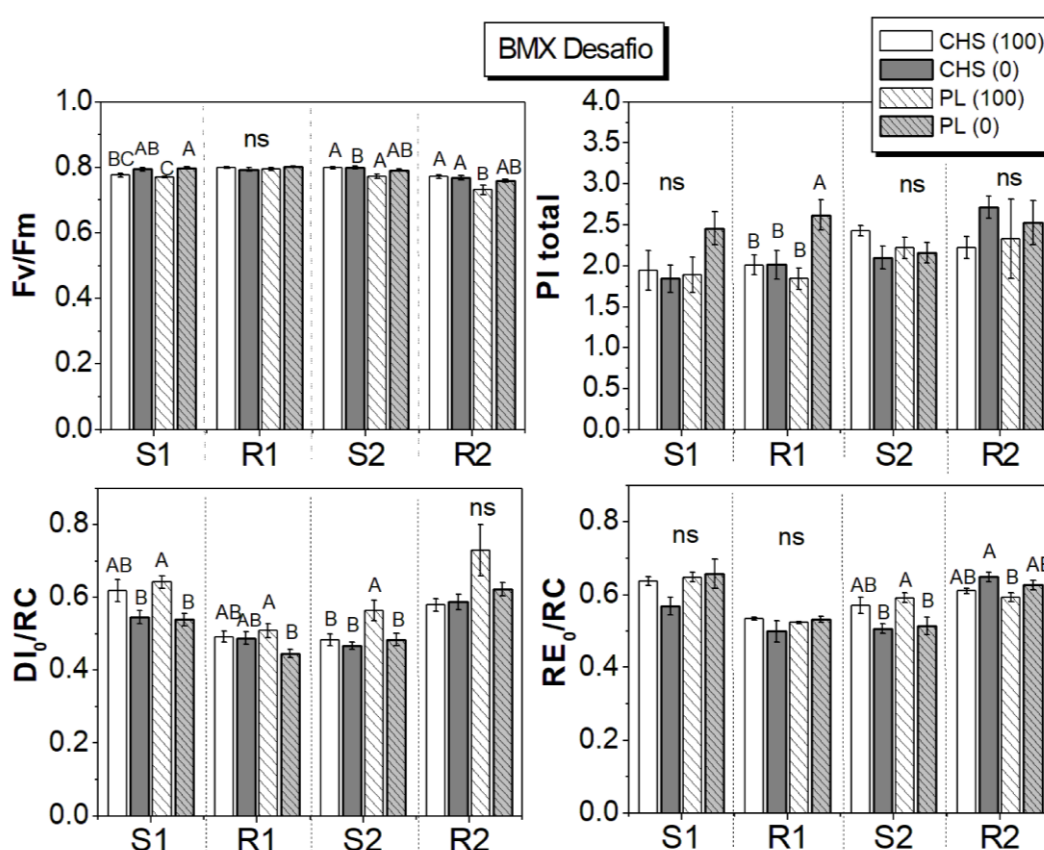


Figura 9: Eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) e índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) e o fluxo específico de elétrons (RE_0/RC) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste-MT (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=8$).

4.4 Trocas gasosas

As plantas do cultivar NA5909 RG submetidas aos períodos de suspensão da irrigação (S1 e S2) reduziram significativamente em média 87% da assimilação de

CO₂ (A), 98% da condutância estomática (*gs*), 39% do conteúdo interno de CO₂ (Ci) e 91% da transpiração foliar (E) (Figura 10). Além disso, as plantas com suspensão da irrigação (Figura 11) apresentaram um aumento significativo de 6,5 vezes na eficiência intrínseca do uso da água (*A/gs*) e de 35% na eficiência do uso da água (*A/E*) além de uma redução de 80% da eficiência instantânea de carboxilação (*k*) em relação às plantas irrigadas (100). Neste caso o ambiente de procedência não influenciou significativamente nestas respostas.

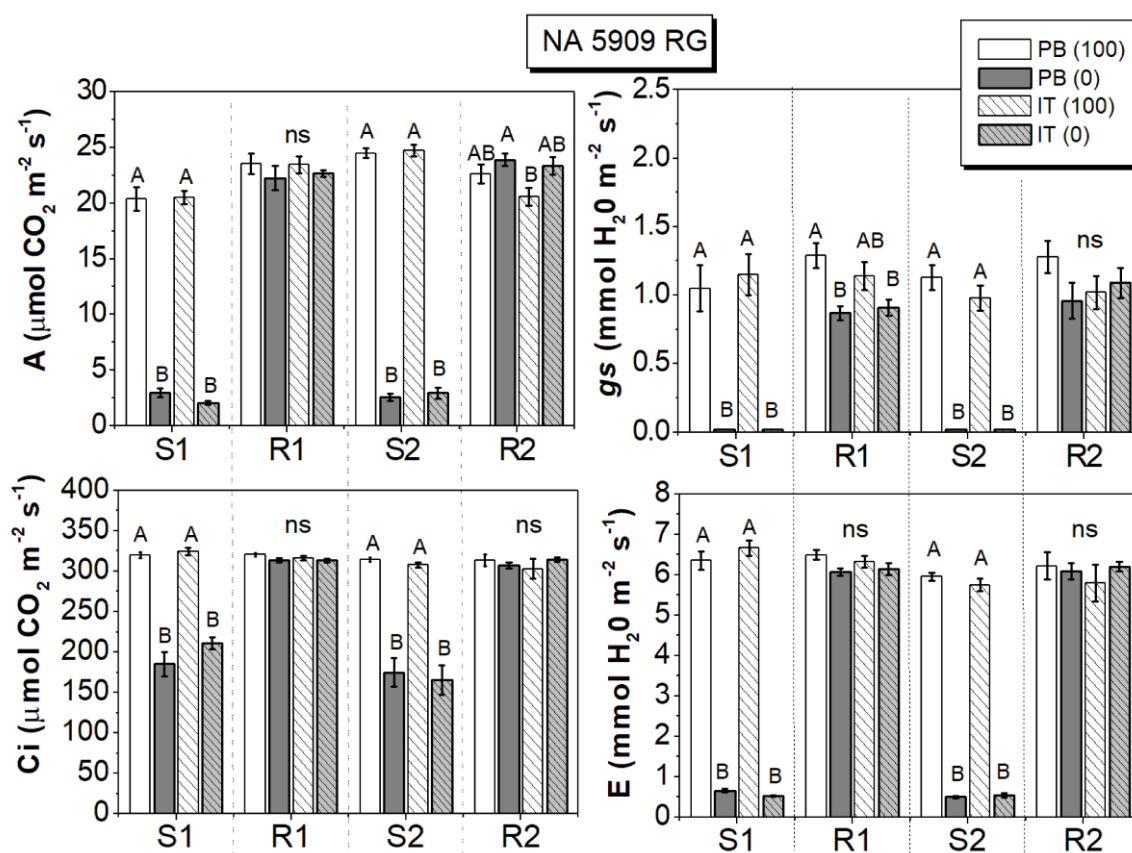


Figura 10: Assimilação de CO₂ (A), conteúdo interno de CO₂ (Ci), condutância estomática (*gs*) e transpiração foliar (E) do cultivar de soja NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=8$).

Os períodos em que as plantas passaram por reidratação foram suficientes para recuperar os valores de trocas gasosas, exceto uma recuperação parcial da condutância estomática (*gs*). As plantas que passaram por deficiência hídrica não tiveram o índice de clorofila afetado, exceto uma redução sutil de 13% no primeiro

período de suspensão da irrigação (S1).

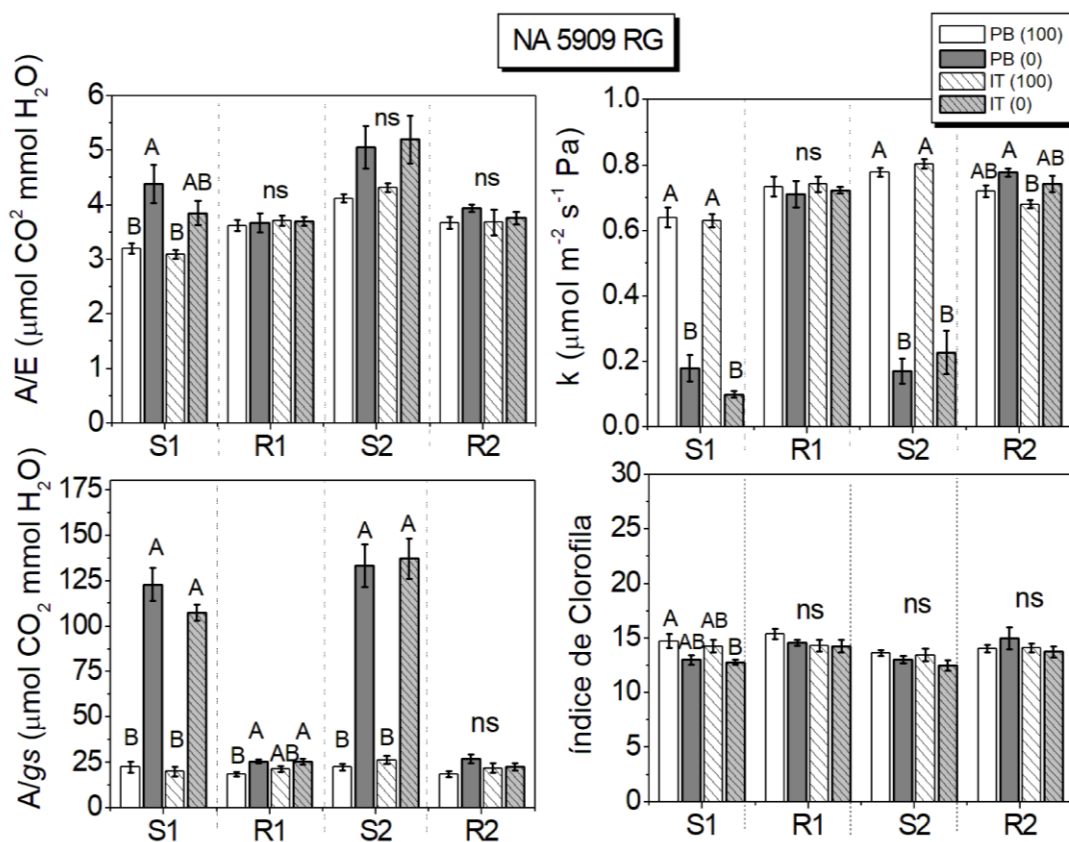


Figura 11: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila do cultivar de soja NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=8$).

As plantas do cultivar BMX Desafio (Figura 12) submetidas ao primeiro período de suspensão da irrigação (S1) reduziram 82% da assimilação de CO_2 (A) das plantas do tratamento CHS-0 em relação às plantas irrigadas do mesmo ambiente, porém a redução de A foi maior (89%) em plantas de Primavera do Leste em suspensão da irrigação (PL-0) quando comparadas com as plantas irrigadas (PL-100).

Em relação aos ambientes de procedência de sementes, pode-se observar no período S1 um aumento de 13% da assimilação de CO_2 (A) e 40% da condutância estomática (gs) das plantas irrigadas e originadas de sementes de Chapadão do Sul (CHS-100) quando comparadas com as plantas irrigadas de Primavera do Leste (PL-

(PL-100).

O ambiente de procedência de sementes também diferenciou as plantas sob suspensão da irrigação, sendo que as originada de sementes de Chapadão do Sul (CHS-0) apresentaram um incremento de 50% da *A* e redução de 22% do *Ci* em relação às plantas PL (PL-0).

Independentemente do ambiente, a suspensão da irrigação (S1) diminuiu, em média, 99% da *gs*, 43% do *Ci*, 90% da *E*, 70% da *k* e aumentou 32% da *A/E* e 90% da *A/gs* (Figura 12 e 13).

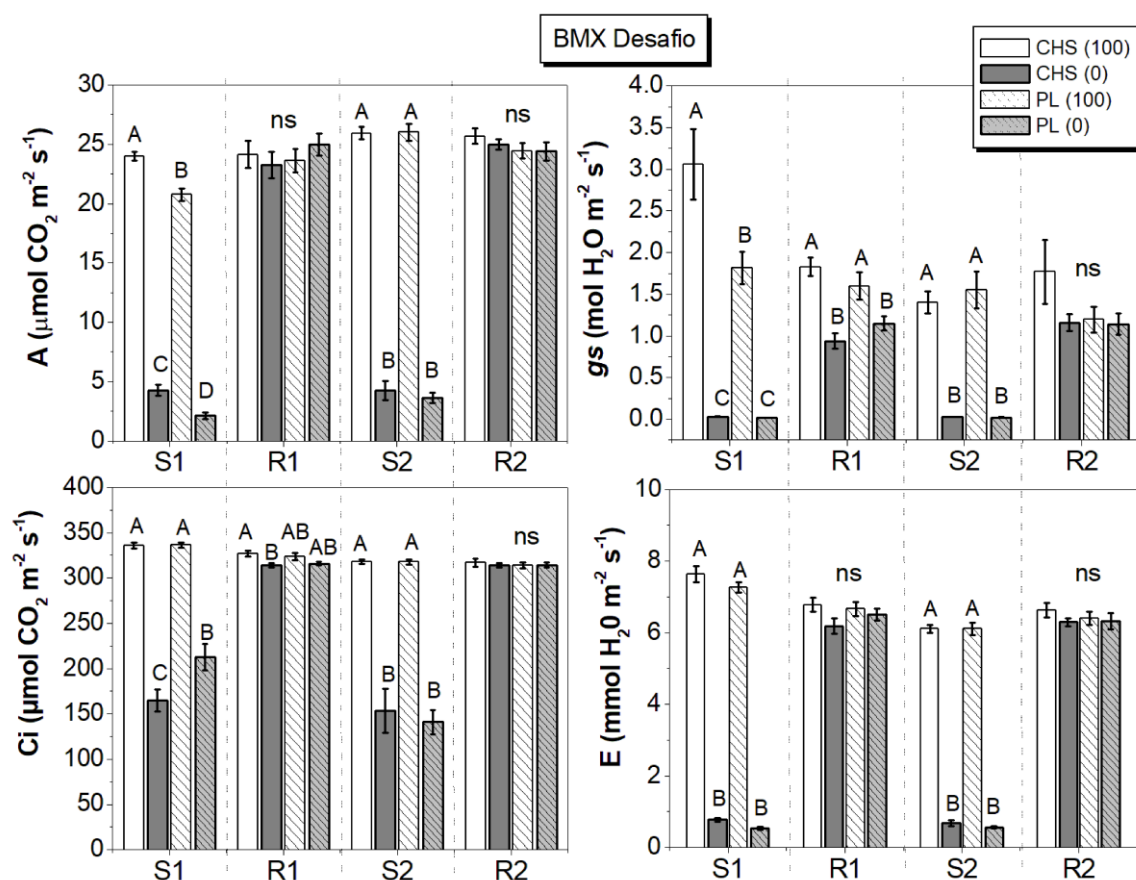


Figura 12: Assimilação de CO₂ (*A*), conteúdo interno de CO₂ (*Ci*), condutância estomática (*gs*) e transpiração foliar (*E*) do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=8$).

Ainda no período S1, a eficiência do uso da água (A/E) e eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) das plantas sob suspensão da irrigação CHS-0 foram significativamente maiores do que nas plantas PL-0. Contudo, o ambiente de procedência de sementes não contribuiu para diferenciação destes parâmetros nas plantas irrigadas CHS-100 se comparadas com as plantas PL-100 (Figura 13).

A eficiência instantânea de carboxilação (k) foi similar nas plantas irrigadas independente do ambiente de procedência de sementes. Porém, a k das plantas com suspensão da irrigação foi maior nas plantas CHS-0, se comparadas com plantas de PL-0.

No primeiro período de reidratação (R1) das plantas do cultivar BMX Desafio foi observado uma recuperação total dos parâmetros de A , E , A/E e k das plantas PL-0 e CHS-0 em relação aos seus controles (plantas irrigadas). Porém, essa recuperação foi parcial em relação à condutância estomática, mas suficiente para aumentar a eficiência A/g_s das plantas em processo de reidratação (CHS-0 e PL-0) em comparação com as plantas sempre irrigadas (Figura 12 e 13).

No segundo período de suspensão da irrigação (S2) das plantas do cultivar BMX Desafio, os tratamentos CHS-0 e PL-0 se comportaram da mesma forma, reduzindo valores de A , g_s , C_i , E , k , e aumentando os valores de A/E e A/g_s em relação às plantas irrigadas. Logo, não houve diferenças entre os ambientes de procedência de sementes, tanto em plantas irrigadas quanto em plantas em suspensão da irrigação.

No segundo período de reidratação (R2), todas as plantas que antes estavam em suspensão da irrigação passaram a responder como as plantas irrigadas (Figura 12 e 13).

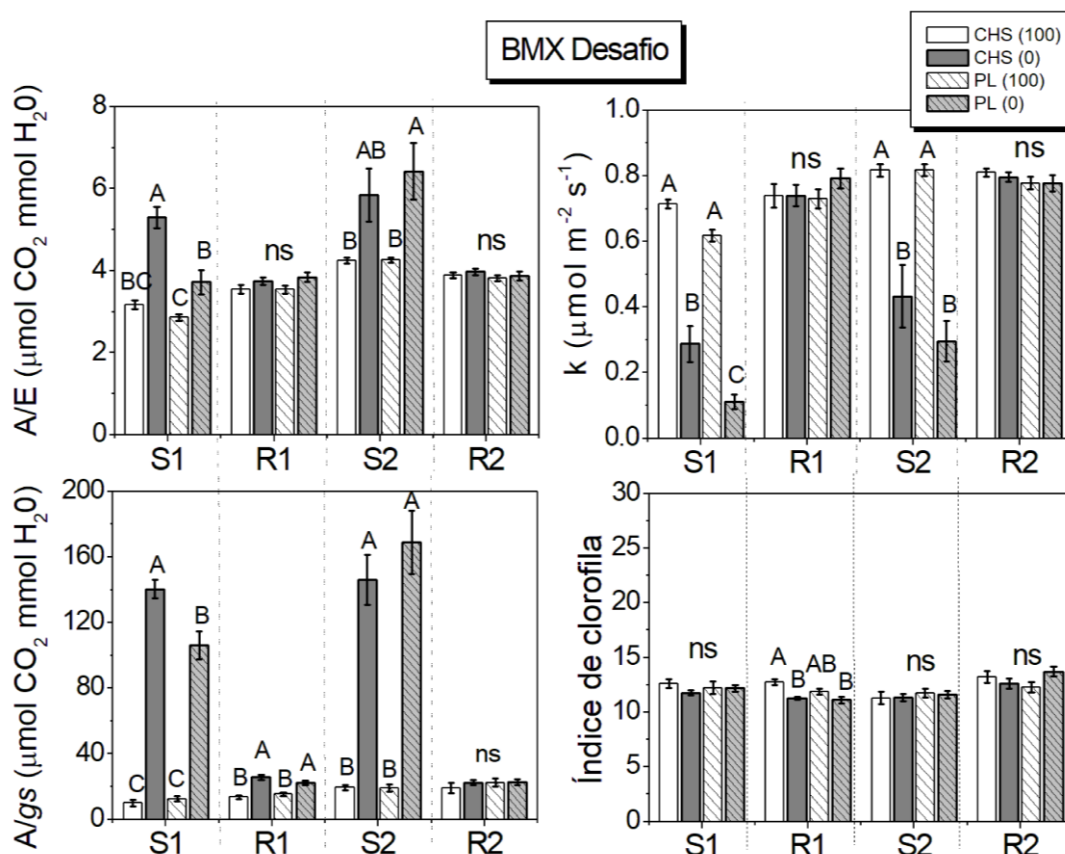


Figura 13: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul-MS (CHS) e Primavera do Leste-MT (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=8).

4.5 Atividade das enzimas antioxidantes, conteúdo de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.

O primeiro período de suspensão da irrigação (S1) das plantas do cultivar NA5909 RG, proporcionou uma redução de, em média, 27% da atividade da superóxido dismutase (SOD), independente do ambiente de produção de sementes (Figura 14).

A atividade da catalase (CAT) das plantas sob suspensão da irrigação apresentou o aumento de 17% nas plantas PB-0 em relação às plantas irrigadas PB-100 e de 45% para plantas IT-0 se comparadas com IT-100. Foi observada também uma diferença proporcionada pelos ambientes de procedência de sementes, sendo

que as plantas IT-0 tiveram um aumento de 17% da CAT em relação às plantas PB-0 (Figura 14).

A atividade da ascorbato peroxidase (APX) e guaiacol peroxidase (GPOD) apresentaram aumento das atividades nas plantas originadas de Pato Branco (PB-0) sob suspensão da irrigação em relação às irrigadas do mesmo ambiente PB-100, porém as plantas de sementes de Itaberá mostraram uma diminuição das atividades da APX e GPOD nas plantas com suspensão da irrigação (IT-0) em relação às plantas irrigadas (IT 100).

Uma comparação entre os ambientes de procedência de sementes com a mesma irrigação mostrou que a atividade da APX é menor em plantas de PB irrigadas (PB 100) do que as de IT na mesma condição hídrica (IT-100). No entanto, sob suspensão da irrigação a atividade da APX é menor nas plantas do ambiente de IT (IT-0) do que em plantas PB (PB-0). Para a atividade da GPOD, as plantas PB-100 não se diferenciaram das plantas IT-100, porém as plantas PB-0 têm atividade 36% maior do que plantas IT-0.

Ainda no primeiro período de suspensão da irrigação (S1) do cultivar NA5909 RG, houve aumento do teor de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica nas plantas sob suspensão da irrigação, bem como um aumento expressivo de peroxidação de lipídeos em plantas IT-100 em comparação com plantas PB-100. (Figura 14).

No primeiro período de recuperação (R1), a atividade da SOD foi maior em plantas originadas de sementes do cultivar NA5909 RG de Pato Branco do que as de Itaberá, independente da irrigação. A atividade da CAT foi menor em plantas com suspensão da irrigação de PB (PB-0) e em plantas irrigadas de Itaberá (IT 100). Esta redução da atividade em plantas irrigadas de Itaberá (IT-100) permanece em relação à atividade da APX, GPOD e teor de peróxido em comparação com plantas irrigadas de Pato Branco (PB-100).

No segundo período de suspensão da irrigação (S2), a atividade da SOD não apresentou diferenças significativas em relação aos tratamentos do cultivar NA5909 RG. A atividade da CAT e da APX foi menor em plantas com suspensão da irrigação e originadas das sementes de Itaberá (IT-0) em relação às plantas na mesma condição hídrica de Pato Branco (PB-0). A atividade da GPOD, no período S1, não mostrou diferenças significativas nos tratamentos do estudo (Figura 14).

O teor de peróxido foi maior nas plantas sob suspensão da irrigação,

independentemente do ambiente. A peroxidação lipídica (MDA) foi maior nas plantas PB-0 do que nas plantas IT-0.

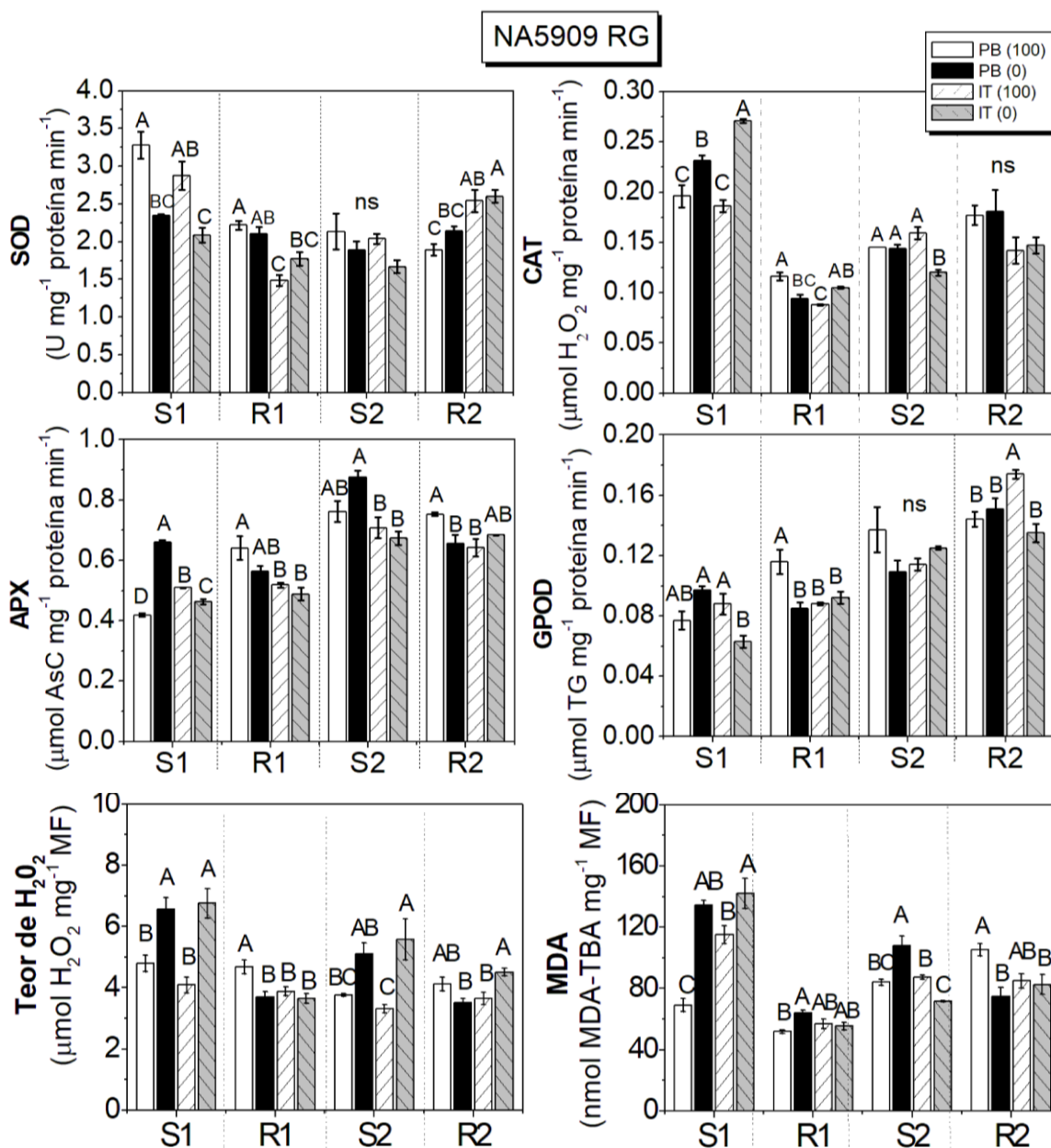


Figura 14: Atividade das enzimas antioxidantes, peroxidação lipídica e conteúdo de peróxido de hidrogênio das plantas do cultivar de soja NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco–PR (PB) e Itaberá-SP (IT), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica (MDA). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=4$).

O segundo período de reidratação (R2) das plantas do cultivar NA5909 RG mostrou que a atividade da SOD foi relativamente maior (27%) nas plantas

originadas de Itaberá do que nas plantas originadas de Pato Branco, independente da irrigação. A atividade da CAT não apresentou diferenças significativas em relação aos tratamentos no período R2. A atividade da GPOD foi maior em plantas irrigadas de Itaberá (IT-100) se comparadas com os outros tratamentos do estudo. A atividade da APX foi maior nas plantas PB-100 do que nas plantas IT-100. O teor de H_2O_2 foi maior nas plantas IT-0 do que nas plantas IT-100. O nível de peroxidação lipídica foi maior nas plantas irrigadas do que nas plantas em processo de reidratação (Figura 14).

Para o cultivar BMX Desafio (Figura 15), foi observado uma diminuição da atividade da SOD no primeiro período de suspensão da irrigação (S1), bem como um aumento da atividade da CAT, APX, teor de H_2O_2 e peroxidação de lipídeos nas plantas sob suspensão da irrigação (PB-0 e IT-0). Além disso, foi observada a redução da atividade da SOD, CAT e GPOD nas plantas CHS-100 quando comparação com plantas PL-100. As plantas sob suspensão da irrigação CHS-0 tiveram aumento na atividade da SOD e diminuição da atividade da CAT e GPOD em relação as plantas do outro ambiente de procedência de sementes PL-0.

No primeiro período de reidratação, as plantas PL-0 apresentaram um aumento da atividade da GPOD, CAT, teor de H_2O_2 e peroxidação lipídica em relação às plantas PL 100. Esse aumento também foi significativo quando comparou PL-0 com plantas de Chapadão do Sul na mesma irrigação (CHS-0).

O segundo período de suspensão da irrigação (S2) das plantas do cultivar BMX Desafio (Figura 15), foi observado reduções significativas da atividade da CAT, SOD, APX e GPOD nas plantas PL-100 em relação às plantas CHS-100 (Figura 15).

O teor de H_2O_2 foi menor nas plantas irrigadas e a peroxidação lipídica foi menor nas plantas de Chapadão do Sul em relação às plantas de Primavera do Leste, independentemente da irrigação.

Assim como no ciclo S2, neste ultimo ciclo de reidratação (R2), as plantas de Chapadão do Sul tiveram menor peroxidação lipídica em relação às plantas de Primavera do Leste, independentemente da irrigação (Figura 15).

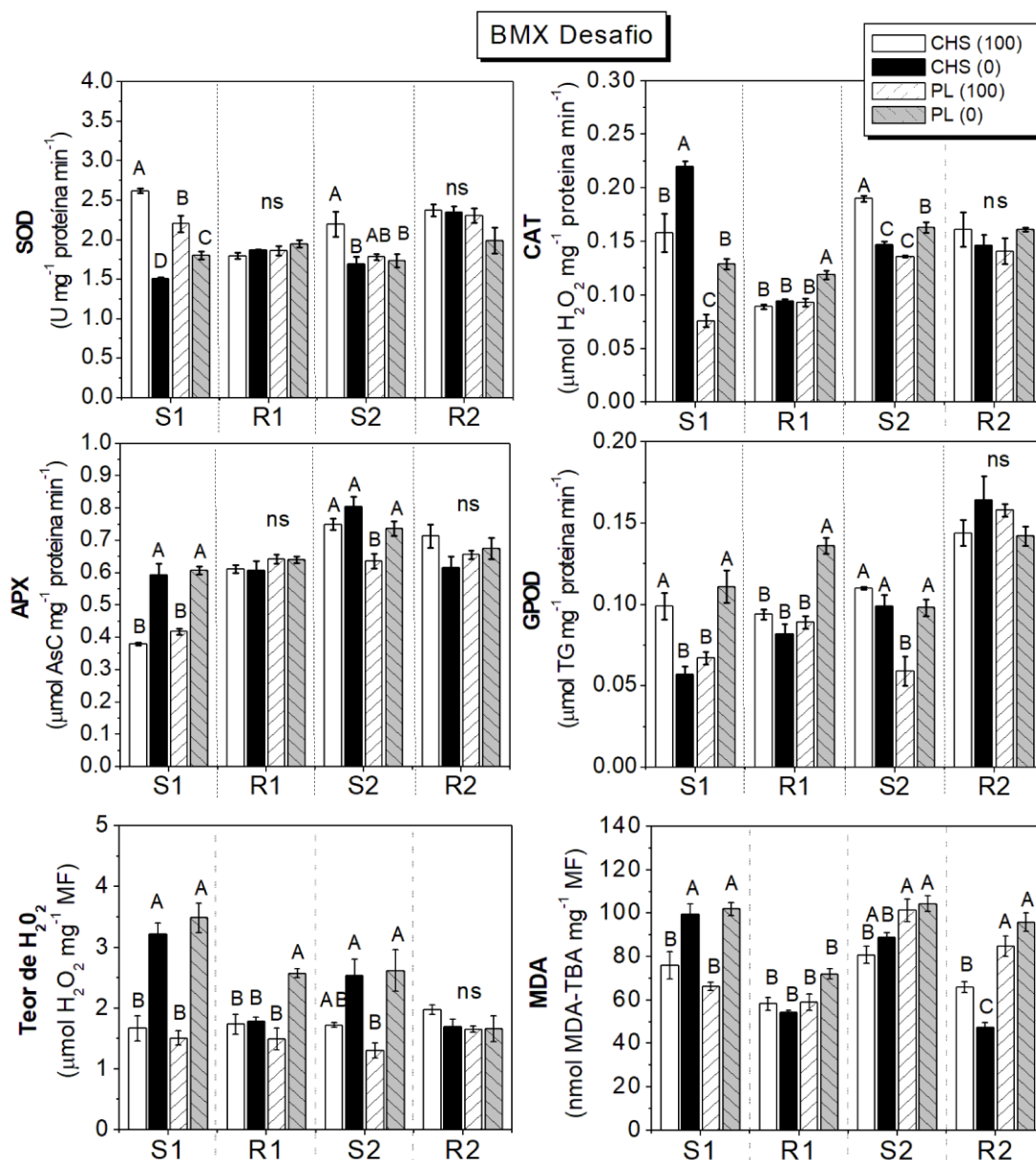


Figura 15: Atividade das enzimas antioxidantes, peroxidação lipídica e conteúdo de peróxido de hidrogênio das plantas do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica (MDA). Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=4$).

4.6 Biomassa

Os dois períodos de suspensão da irrigação foram suficientes para diminuir em média 24% da massa seca total (MST) das plantas do cultivar NA5909 RG, independentemente do ambiente (Figura 16).

As plantas originadas das sementes de Itaberá reduziram 15% do índice de colheita quando foram submetidas à deficiência hídrica, enquanto que as plantas de Pato Branco aumentaram aproximadamente 7% do índice de colheita sob suspensão da irrigação.

A suspensão da irrigação diminuiu 44% da massa de sementes das plantas originadas de sementes de Itaberá (IT-0) se comparadas com seu controle irrigado (IT-100), enquanto que a deficiência hídrica reduziu 18% da massa de sementes das plantas de Pato Branco (PB-0) em relação às plantas PB-100. A área foliar sofreu proporcionalmente os mesmos danos que a massa de sementes quando submetidas aos tratamentos de suspensão da irrigação.

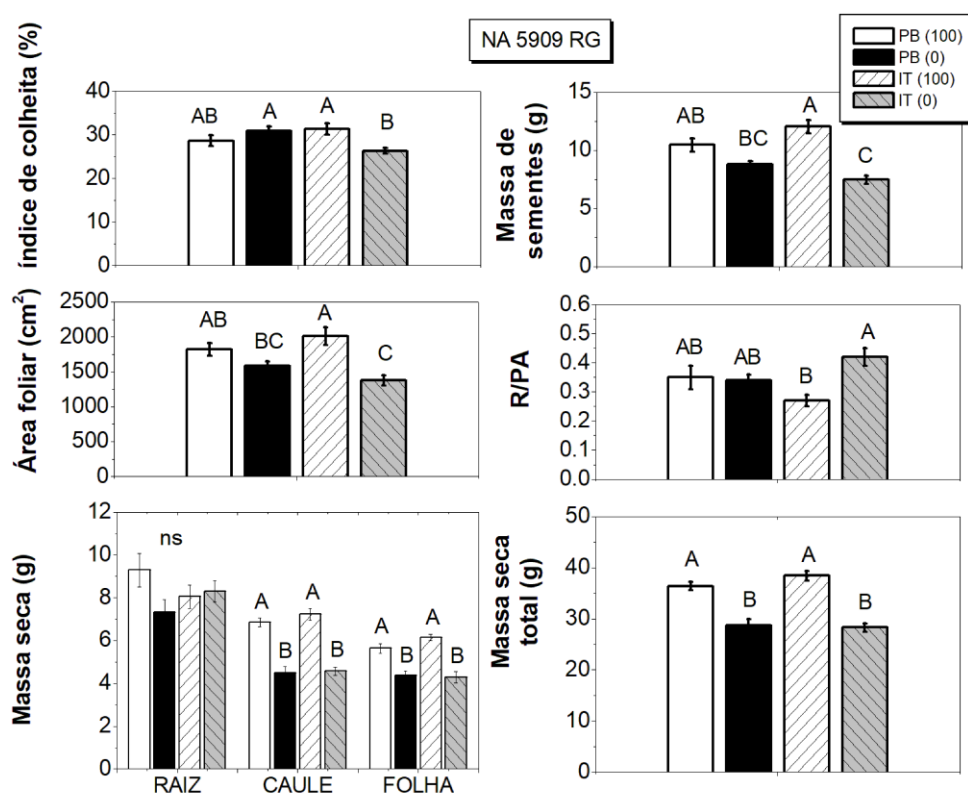


Figura 16: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) de soja do cultivar NA5909 RG com lotes de sementes de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT) submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=8).

As plantas que passaram por suspensão da irrigação e eram originadas das sementes de Itaberá (IT-0) aumentaram a relação raiz-parte aérea em relação as

plantas IT-100, enquanto que as plantas PB-0 mantiveram as mesmas proporções que as plantas irrigadas PB-100.

Nas plantas do cultivar BMX Desafio (Figura 17) que passaram por deficiência hídrica foi observada redução de em média 31% da massa seca total (MST), 14% da altura, 26% da área foliar, 20% da massa seca de folhas e 38% da massa seca de raiz, independentemente do ambiente. Além disso, o ambiente de produção de sementes influenciou de forma significativa no aumento de 18% da MST das plantas de Chapadão do Sul (CHS 100 e CHS 0) quando comparadas com plantas de Primavera do Leste (PL 100 e PL 0). O ambiente de produção de sementes e a irrigação não influenciaram nos valores do índice de colheita (Figura 17).

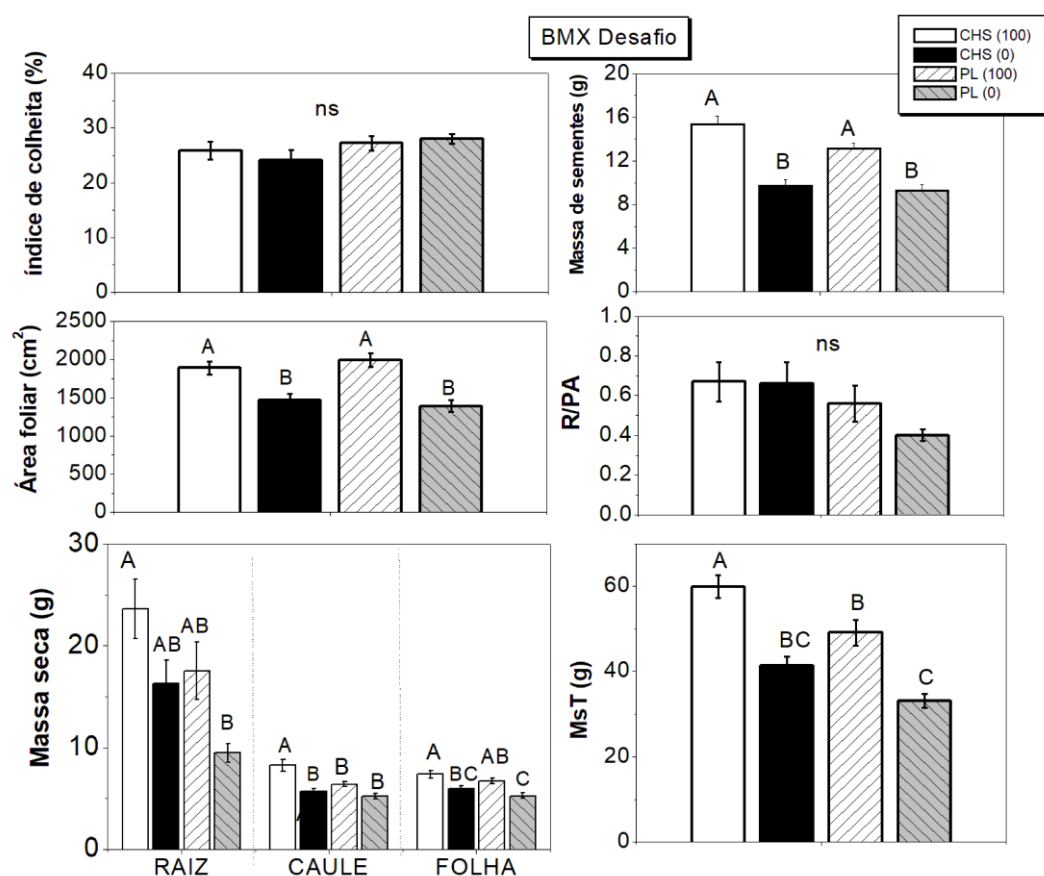


Figura 17: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) do cultivar de soja BMX Desafio com lotes de sementes de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL), submetidos à irrigação constante (100) e a dois períodos de suspensão da irrigação (0). S1 e S2= períodos de suspensão da irrigação, R1 e R2= períodos de reidratação. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa (Teste Tukey, $p \leq 0.05$) entre os tratamentos do estudo. Não foram comparados os períodos de irrigação. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=8).

8 DISCUSSÃO

Sementes de cada cultivar vieram de dois ambientes distintos de produção de sementes e os dados do balanço hídrico e temperatura média mínima e máxima dos ambientes foram calculados. Foi observado que os ambientes apresentaram uma variação discrepante no clima no período da safra 2015/2016.

Para o cultivar NIDERA 5909 RG (NA5909 RG), foram utilizadas as sementes que foram produzidas em Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Foi observado que a partir da semeadura até a formação das sementes, Pato Branco teve maior variação do balanço hídrico, bem como de temperaturas mínimas e máximas na safra 2015/2016 (Figura 3) do que o clima de formação das sementes no ambiente de Itaberá, que foi relativamente mais homogêneo no mesmo período (Figura 4).

As sementes do cultivar BMX Desafio 8473 (BMX Desafio) foram coletadas de Primavera do Leste-MT (PL) e Chapadão do Sul-MS (CHS), e estes ambientes de produção de sementes também mostraram variações principalmente no balanço hídrico. Em Primavera do Leste (Figura 2) o início do estabelecimento da cultura da soja no campo enfrentou problemas sérios em relação à baixa precipitação e, no mês de fevereiro, baixos índices de precipitação e altas temperaturas foram observados. No entanto, em Chapadão do Sul, as condições foram mais favoráveis no ciclo da soja na safra 2015/2016 (Figura 1).

Levando em consideração que mudanças ambientais durante a produção de sementes são fatores importantes na variação de lote a lote e no comportamento inicial das sementes (MACGREGOR et al., 2015), foi realizado como uma primeira análise a taxa de germinação, integridade das membranas e o comportamento do crescimento de plântulas das sementes provenientes destes ambientes. No entanto, essas variações no ambiente até a formação das sementes do cultivar NA5909 RG não ocasionaram problemas na germinação, integridade das membranas ou crescimento de plântulas (Tabela 2).

Para o cultivar BMX Desafio, as sementes de Chapadão do Sul (ambiente com condição mais favoráveis para o cultivo da soja na safra 2015/2016) apresentaram uma menor taxa de germinação e menor integridade das membranas (teste de condutividade elétrica) do que as sementes de Primavera do Leste. Segundo Hatzig (2018), enquanto a seca prejudicou o desempenho da planta

materna de canola bem como a qualidade das sementes produzidas, o estresse hídrico teve um efeito transgeracional positivo no vigor das mudas. As causas podem ser os efeitos causados por uma maior taxa de resposta cruzada ao estresse; alteração dos metabólitos de armazenamento da semente ao qual a muda recorre durante o crescimento inicial e memória de estresse intergeracional, formada por mudanças induzidas por estresse no epigenoma da muda.

Segundo Boyko e Kovalchuk (2011), progênies de plantas expostas à salinidade apresentaram uma taxa de germinação e crescimento significativamente maior quando cultivadas em NaCl do que as progênies de plantas não tratadas. Contudo, Wijewardana et al. (2019) relataram que o ambiente materno tem uma forte influência sobre o tempo de germinação e viabilidade de sementes de soja, ou seja, sementes de plantas-mães bem irrigadas germinaram com mais sucesso e rapidez do que as sementes formadas em ambientes de estresse hídrico.

Sendo assim, afirmar que o estresse hídrico afeta negativamente o rendimento e a qualidade de sementes de uma forma geral seria completamente errôneo, já que essas respostas parecem depender da espécie, do genótipo, da duração e intensidade do estresse. Além do estresse abiótico, a influência de tensões de origem biótica como herbivoria podem, também, induzir respostas fenotípicas hereditárias e adaptativas (AGRAWAL, 2001).

Um estudo de Case et al. (1996), demonstrou que os efeitos do tratamento com temperatura fria persistiram ao longo de duas gerações. Isso demonstra que a expressão de efeitos transgeracionais pode não estar confinada ao estágio de plântula, como era frequentemente assumido, e que possíveis alterações fisiológicas e de crescimento podem ocorrer na próxima geração.

Neste estudo, verificamos as respostas fotossintéticas, enzimáticas e biométricas em ciclos repetidos de seca e reidratação nos cultivares de soja proveniente dos diferentes ambientes de produção de sementes.

A deficiência hídrica (Figura 6 e 7) reduziu consideravelmente o potencial de água nas plantas dos cultivares do estudo e esta redução foi mais evidente no Ψ_{apd} no Ψ_{amd} no segundo período de suspensão da irrigação (S1). No entanto, a redução do potencial de água, independente do período de suspensão da irrigação (S1 e S2) causou uma redução de aproximadamente 98% da condutância estomática e de 89% da assimilação de CO_2 .

A limitação da assimilação de CO_2 imposta pelo fechamento estomático pode

promover um desequilíbrio entre a atividade fotossintética do PSII e os elétrons utilizados para a fotossíntese, levando à superexcitação e consequente dano aos centros de reação do PSII devido à fotoinibição (KRAUSE 1988, RAVEN 2011). No entanto, neste trabalho, não foi observada fotoinibição (Figura 8 e 9) em plantas do cultivar NA5909 e BMX Desafio submetidos à suspensão da irrigação, pois todas mantiveram os valores ótimos e acima de 0,75 para eficiência quântica potencial (F_v/F_m). Shangguan et al (2000) mostraram que o PSII é resistente ao estresse hídrico e pode não ser afetado por seca severa. A manutenção dos valores de F_v/F_m no período de seca pode indicar que a eficiência fotoquímica potencial pode ser independente do metabolismo do carbono (SILVA; ARRABAÇA, 2004).

Foi observado que, além de não ter ocorrido fotoinibição, houve uma diminuição do fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) junto com a redução do fluxo específico de elétrons (RE_0/RC). Desta forma, se danos à maquinaria fotossintética não ocorreram, e houve diminuição do DI_0/RC que é um dos responsáveis pelo efeito protetor da fotoinibição (BERTOLLI; RAPCHAN; SOUZA, 2012), pode ter ocorrido um desvio de elétrons para a fotorrespiração, que atuou como um dissipador de elétrons alternativo, reduzindo os possíveis efeitos do estresse oxidativo (NAWROCKI et al., 2015) ou ocorreu uma redução na entrada de energia no sistema fotoquímico, já que as folhas murcharam e diminuíram a área foliar exposta à luz. (Figura 8 e 9).

Mesmo que não houve danos à maquinaria fotossintética do cultivar NA5909 e BMX Desafio, mas teve redução na assimilação de CO_2 (A) e condutância estomática (g_s), a falta de água pode ter gerado uma limitação estomática da fotossíntese, já que houve uma redução parcial no conteúdo intercelular de CO_2 . No entanto, houve aumento da eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) e redução da eficiência instantânea de carboxilação (k). Sendo assim, sugere-se que os valores de A podem ter sido influenciados por uma diminuição tanto na síntese de RuBP (BOTA; MEDRANO; FLEXAS, 2004) quanto na atividade de Rubisco (PARRY et al. 2002). Ou seja, uma limitação bioquímica da fotossíntese.

Enquanto que plantas do cultivar NA5909 parecem não sofrer influência do ambiente materno nas trocas gasosas, nas plantas do cultivar BMX Desafio foi observado que a redução da assimilação de CO_2 (A) e da condutância estomática (g_s) no ciclo S1, foi fortemente influenciada pelo ambiente materno sendo que as plantas de Primavera do Leste tiveram uma redução significativamente maior de A ,

tanto em plantas irrigadas (PL 100) como nas plantas sob suspensão da irrigação (PL 0) se comparadas com plantas de Chapadão do Sul. Além disso, a eficiência do uso da água (A/E), eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) e eficiência instantânea de carboxilação (k) sofreram uma maior redução em progênies de plantas de Primavera do Leste sob restrição de água do que em progênies de plantas de Chapadão do Sul na mesma condição hídrica (Figuras 10,11,12 e13)

Além disso, no cultivar BMX Desafio, o ambiente materno Primavera do Leste, que sofreu oscilações no balanço hídrico, mesmo não ocasionando problemas na germinação e no crescimento de plântulas, influenciou de forma negativa nas trocas gasosas tanto das plantas irrigadas quanto das plantas sob suspensão da irrigação no ciclo S1. Algumas memórias de estresse podem ser mal-adaptativas, dificultando a recuperação e afetando o desenvolvimento e o potencial do rendimento (CRISP et al., 2016). Estresses repetidos podem resultar em aumento da sensibilidade a efeitos deletérios (SOJA et al. 1997), como atenuação da fotossíntese ou perturbação do crescimento e desenvolvimento (SKIRYCZ; INZÉ, 2010). Por exemplo, videiras (*Vitis vinifera*) podem se tornar sensibilizadas ao ozônio ao longo de anos sucessivos (SOJA et al., 1997).

Esse efeito do ambiente materno de Primavera do Leste nas progênies sob o primeiro período de suspensão da irrigação (S1), parece não influenciar em um segundo período de suspensão da irrigação (S2). Ou seja, as plantas de Primavera do Leste tenderam a ter as mesmas respostas à suspensão da irrigação se comparadas com plantas de Chapadão do Sul no ciclo S2. Neste trabalho, essa resposta ocorreu depois de um período de reidratação (R1). Crisp et al. (2016) relatam que a janela crítica que determina o grau de reconfiguração *versus* a consolidação do *priming* ocorre durante o período de recuperação do estresse. Em algumas circunstâncias, pode ser vantajoso para as plantas aprenderem a “esquecer”. O “esquecimento” e a reinicialização podem ser estratégias evolucionárias mais bem-sucedidas em condições ambientais imprevisíveis.

Além da redução das trocas gasosas em períodos de suspensão da irrigação, espécies reativas de oxigênio (EROs) podem ser geradas como um resultado inevitável das cadeias de transporte de elétrons no cloroplasto e nas mitocôndrias. Espécies reativas de oxigênio são geradas durante os processos metabólicos (SEWELAM; KAZAN e SCHENK, 2016) em células estressadas e não estressadas (ALSHER, ERTUK e HEATH, 2002)

Segundo Triantaphylidès e Havaux (2009), os intermediários reativos de oxigênio podem resultar da excitação do O_2 para formar oxigênio singleto (1O_2) ou da transferência de um, dois ou três elétrons para o O_2 para formar, respectivamente, um radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), ou um radical hidroxilo ($OH^{\bullet}$; MITTLER, 2002).

As plantas desenvolveram sistemas de defesa contra as EROs envolvendo tanto a limitação da formação de EROs quanto a sua remoção. Dentro de uma célula, as superóxido dismutases (SODs) constituem a primeira linha de defesa contra as EROs (ALSHER; ERTUK; HEATH, 2002). Os radicais superóxidos são dismutados em H_2O_2 espontaneamente ou pela ação da SOD (SEWELAM; KAZAN e SCHENK, 2016).

Neste estudo, tratamentos submetidos a ciclos de suspensão da irrigação do cultivar NA5909 e BMX Desafio (Figura 15 e 16) tiveram um aumento nos teores de H_2O_2 e consequentemente um aumento na atividade da CAT na primeira suspensão da irrigação (S1). Porém a atividade da SOD diminuiu em plantas sob suspensão da irrigação. Isso pode ter ocorrido pela dismutação espontânea do $O_2^{\bullet-}$ ou pela coleta do tecido foliar ter sido realizada depois que a atividade da SOD já tivesse estabilizada. No entanto, pode também ter ocorrido pouca formação de $O_2^{\bullet-}$ por uma redução do transporte de elétrons até o PSI, ocasionado pela falta de entrada de energia no sistema com liberação posterior do O_2 ou pelo fato de que os elétrons provavelmente foram enviados aos processos de fotorrespiração e a maior produção de H_2O_2 foi realizada pela ação da enzima glicolato oxidase (MOLLER; JENSEN; HANSSON, 2007).

Em relação à atividade das enzimas, parece que as plantas dos diferentes ambientes escolhem caminhos distintos para se livrar das espécies reativas de oxigênio. Por exemplo: No ciclo S1, plantas irrigadas do cultivar NA5909 de Pato Branco têm maior atividade da SOD, enquanto que plantas de Itaberá têm maior atividade da APX (Figura 14). Já nas plantas de sementes de Pato Branco com suspensão da irrigação, a atividade da CAT é mais representativa. As plantas de Itaberá, na mesma irrigação, têm maior atividade da APX e da GPOD. No entanto, os teores de H_2O_2 e peroxidação lipídica não se diferenciaram entre os ambientes e sim entre as irrigações (100 e 0).

Em plantas do cultivar BMX Desafio, foi observada uma diferença significativa na peroxidação lipídica de plantas de Primavera do Leste se comparadas com

plantas de Chapadão do Sul, independentemente da irrigação, e variações na atividade enzimática também foram encontradas. No entanto, um padrão de respostas não foi bem estabelecido (Figura 15).

Mesmo tendo algumas respostas contrastantes da atividade de enzimas entre os ambientes de procedência de sementes dos cultivares do estudo, nenhuma resposta uniforme foi observada para a atividade das enzimas antioxidantes nos diferentes ciclos de suspensão e reidratação. Para cada atividade enzimática analisada, os resultados foram diferentes, o que dificulta a explicação do papel do ambiente materno no sistema antioxidante enzimático em geral. Além disso, o sistema não enzimático para eliminar as EROs não foi estudado neste trabalho e não seria válido afirmar que um ambiente de procedência influenciaria de forma mais efetiva na eliminação das EROs.

Mesmo que o ambiente pareça não influenciar as trocas gasosas e nem o padrão de respostas da atividade de enzimas antioxidantes ao longo dos ciclos de suspensão da irrigação e reidratação, as plantas de sementes de Itaberá do cultivar NA5909 parecem ser mais sensíveis à deficiência hídrica, pois reduziram o índice de colheita em 15%, se comparadas com plantas irrigadas do mesmo ambiente, enquanto que plantas de Pato Branco sob suspensão da irrigação aumentaram o índice de colheita em aproximadamente 7%. A redução do índice de colheita em plantas de Itaberá veio acompanhada de um aumento da relação raiz/parte aérea, com diminuição da massa seca da parte aérea e uma manutenção da massa seca da raiz em relação às plantas controle (Figura 16).

Embora alguns dos resultados obtidos para os parâmetros fisiológicos examinados possam estar associados aos tratamentos de irrigação, mas não ao ambiente, os resultados da análise multivariada por componentes principais (PCA) mostraram que as interpretações das respostas das plantas observadas dependiam do grupo específico de dados avaliados (Figura 18A, B e C).

Quando analisamos trocas gasosas, fluorescência da clorofila-*a* e estado hídrico das plantas do cultivar NA5909 (Figura 18A), a PC1 explica 61.5% da variação dos dados e permitiu a separação dos regimes de irrigação. Os principais parâmetros para separar os grupos foram E, gs, A/gs e A. Sendo assim, o ambiente de procedência de sementes não influenciou na separação dos grupos.

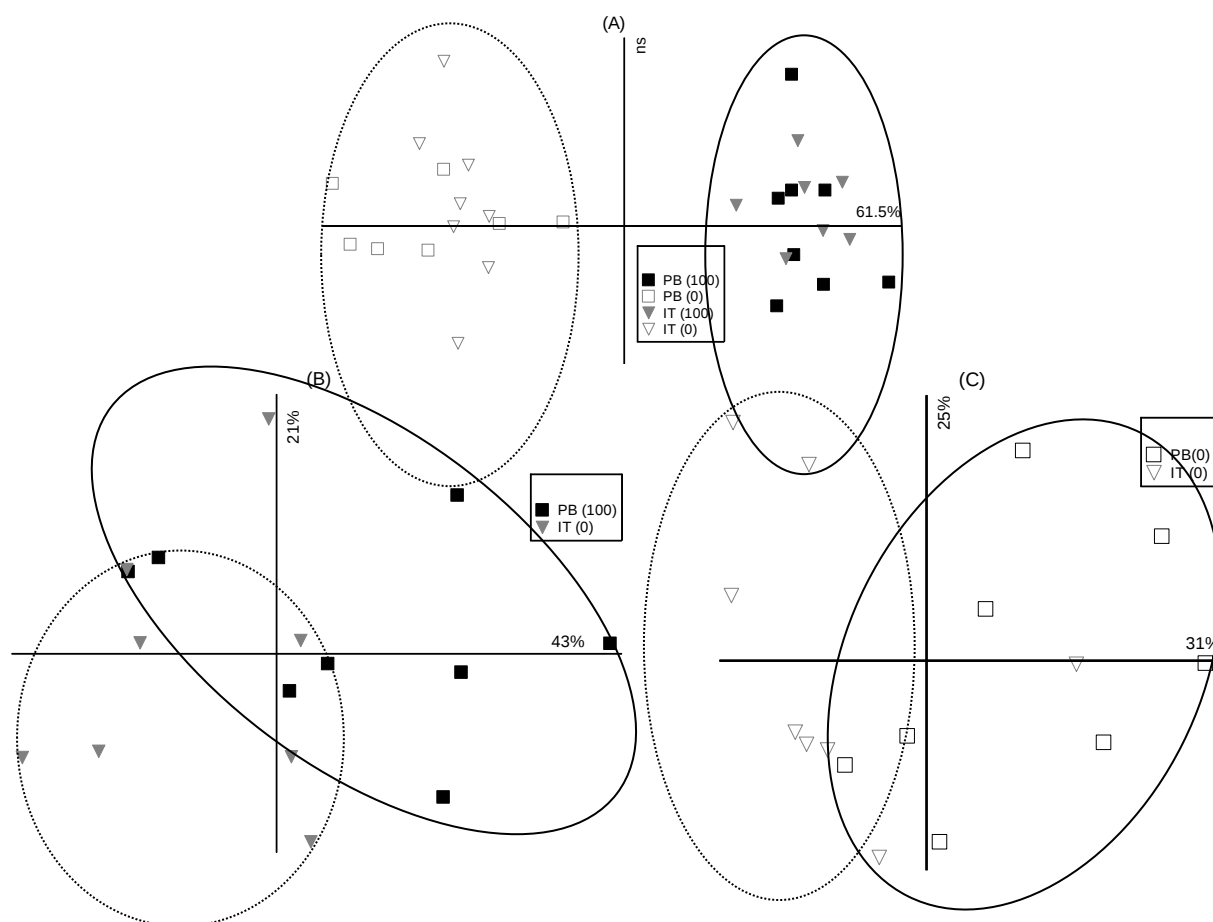


Figura 18: Análise multivariada por componentes principais do cultivar NA5909. (A) PCA dos parâmetros de fluorescência da clorofila-a, estado hídrico da planta e trocas gasosas. (B) PCA dos parâmetros de biomassa de plantas irrigadas. (C) PCA dos parâmetros de biomassa de plantas que passaram por suspensão da irrigação. Símbolos quadrados preenchidos (■) são plantas irrigadas de sementes de Pato Branco. Símbolos triangulares preenchidos (▼) são plantas irrigadas de sementes de Itaberá. Símbolos quadrados vazios (□) são plantas com suspensão da irrigação de Pato Branco. Símbolos triangulares vazios (△) são plantas com suspensão da irrigação de Itaberá.

No entanto, quando olhamos a PCA dos dados de biomassa das plantas com suspensão da irrigação (Figura 18C), PC1 explicou 31% da variação dos dados e permitiu uma sutil separação dos ambientes de procedência de sementes. Os principais parâmetros para separar os grupos foram índice de colheita, seguido de relação raiz/parte aérea e massa seca de raiz. A PCA dos parâmetros de biomassa das plantas irrigadas (Figura 18B) permitiu uma modesta separação de grupos, ou seja, progênies irrigadas dos dois ambientes maternos respondem quase que igualmente em relação às taxas de crescimento. A PC1 explicou 43% dos dados e a PC2 explicou 21%. As variáveis responsáveis pela separação dos grupos foram massa de sementes, R/PA (PC1), massa seca do caule e massa seca total (PC2).

Para as plantas do cultivar BMX Desafio, a PCA com os dados de trocas gasosas, estado hídrico das plantas e fluorescência da clorofila-*a* permite uma separação dos grupos fortemente influenciada pela irrigação (PC1: 55%), e uma separação por grupos influenciada pelos ambientes de procedência de sementes em plantas com suspensão da irrigação (PC2: 17%). As variáveis responsáveis pela separação dos grupos foram, *Ci*, *A/gs*, *gs* e *A* (Figura 19A).

Na PCA, com os parâmetros de biomassa (Figura 19B) há uma separação dos grupos em relação à irrigação, explicada pela PC1 (48%), e uma tendência de separação de grupos influenciada pelo ambiente em plantas irrigadas e com suspensão da irrigação (PC2: 27%). As principais variáveis para separar os grupos foram MST, massa seca de folhas (PC1) e índice de colheita e *R/PA* (PC2). Além disso, massa seca total foi fortemente influenciada pelo ambiente, no entanto o índice de colheita só foi responsivo a irrigação, sendo o ambiente um fator que não influenciou de modo efetivo nesse índice.

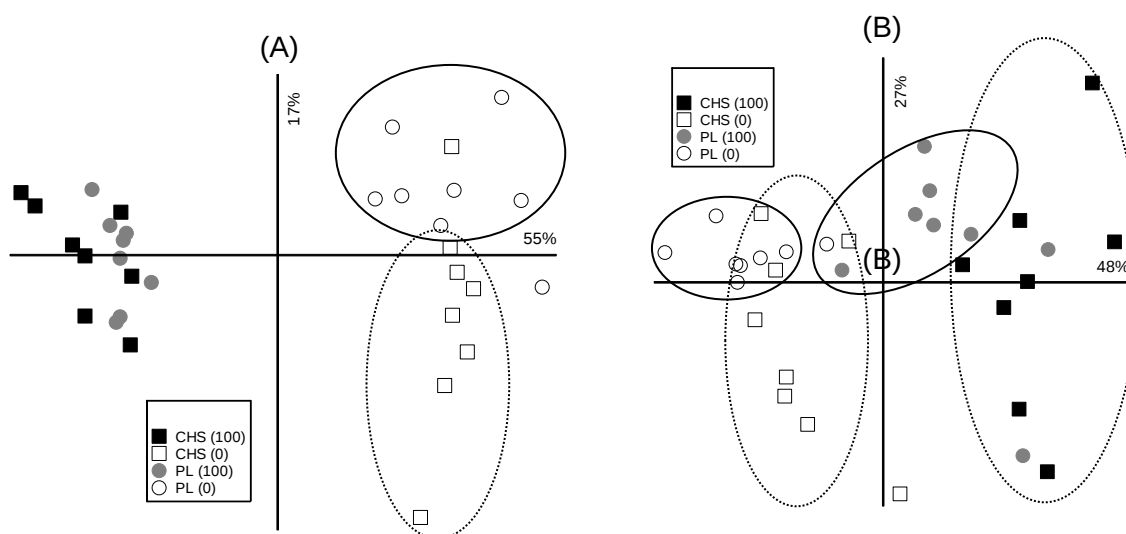


Figura 19: Análise multivariada por componentes principais do cultivar BMX Desafio (A) PCA dos parâmetros de fluorescência da clorofila-*a*, estado hídrico da planta e trocas gasosas. (B) PCA dos parâmetros de biomassa. Quadrados preenchidos (■) são plantas irrigadas de sementes de Chapadão do Sul. Círculos preenchidos (●) são plantas irrigadas de sementes de Primavera do Leste. Quadrados vazios (□) são plantas com suspensão da irrigação de Chapadão do Sul. Círculos vazios (○) são plantas com suspensão da irrigação de Primavera do Leste.

Outros estudos também mostraram que, quando diferentes conjuntos de dados (ou escalas de observação) do mesmo experimento são analisados separadamente, os resultados podem sugerir diferentes respostas para o mesmo distúrbio ambiental. (SOUZA; CARDOSO, 2003; BERTOLLI, MAZZAFERA, SOUZA,

2013).

Sendo assim, foi observado que, se o foco principal das análises deste estudo fosse somente avaliado no estágio vegetativo e, de modo pontual, a interpretação poderia ser diferente, já que as oscilações na fisiologia e bioquímica das plantas durante todo o desenvolvimento são efetivamente responsivas pelo crescimento e produção final.

9 CONCLUSÃO

Neste contexto, foi observado que variações no desempenho fisiológico de soja induzida por diferentes ambientes de produção de sementes podem afetar o desempenho das plantas de soja de um mesmo cultivar (mas oriundas de diferentes localidades) quando cultivadas sob condições ambientais similares.

Além disso, propomos que diferentes escalas de observação se fazem necessária, pois as plantas apresentaram respostas diferentes à imposição da deficiência hídrica para cada grupo de variáveis analisadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, A.A. Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: an adaptive maternal effect? **The American naturalist**, v.157, n.5, p.555–569, 2001.
- ALSCHER, R.G; ERTURK, N; HEATH, L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of experimental botany**, v.53, n.372, p.1331-1341, 2002.
- AZEVEDO NETO, A. D; PRISCO, J. T; ENEAS FILHO, J; ABREU, C. E. B; GOMES FILHO, E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, v.56, p.87-94, 2006.
- BALENA, R; BORTOLINI, E; TOMAZONI, C. Caracterização dos tipos de solos do município de Pato Branco através de técnicas de geoprocessamento. Synergismus scyentifica, UTFPR, Pato Branco, 2009.
- BENINCASA, M. M. P. Análise de crescimento de plantas. 1. ed. Jaboticabal: Funep, 2003. 42 p.
- BERTOLLI, S.C; MAZZAFERA, P; SOUZA, G.M. Why is it so difficult to identify a single indicator of water stress in plants? A proposal for a multivariate analysis to assess emergent properties. **Plant Biology**, v. 16, n.3, p. 578-585, 2014.
- BERTOLLI, S.C.; RAPCHAN, G.L.; SOUZA, G.M. Photosynthetic limitations caused by different rates of water-deficit induction in Glycine max and Vigna unguiculata. **Photosynthetica**, v.50, n.3, p.329-336, 2012.
- BOYKO, A, KOVALCHUK, I. Genome instability and epigenetic modification-heritable responses to environmental stress? **Current Opinion in Plant Biology**, v.14, p.260–266, 2011.
- BOTA, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? **New Phytologist**, v.162, p.671-681, 2004.
- BRADFORD, M. M. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248–254, 1976.
- BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v.13. p. 115– 155, 1965.
- BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Análise de sementes revestidas. In: Regras para análise de sementes. Brasília: SNAD/DNDV/CLAV, 1992, p. 213-221.

BRESTA, P; NIKOLOPOULOS, D; STAVROULAKI, V; VAHAMIDIS, P; ECONOMOU, G; KARABOURNIOTIS, G. How does longterm drought acclimation modify structure-function relationships? A quantitative approach to leaf phenotypic plasticity of barley. **Functional Plant Biology**, v.45, p.1181-1194, 2018.

CAKMAK, I; HORST, W. J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, v. 83, p. 463-468, 1991.

CASE, A; LACEY, E. HOPKINS R. Parental effects in *Plantago lanceolata* L. II. Manipulation of grandparental temperature and parental flowering time. **Heredity**, v.76, p.287–295, 1996.

CATUCHI, T. A; VITOLO, H.F; BERTOLLI, S.C; SOUZA, G.M. Tolerance to water deficiency between two soybean cultivars: transgenic versus conventional. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 31, n. 3, p. 373-378, 2011.

CASSOL, D; DE SILVA, F. S. P; FALQUETO, A. R; BACARIN, M. A. An evaluation of non-destructive methods to estimate total chlorophyll content. **Photosynthetica**, v. 46, p. 634-636, 2008.

CRISP, P.A; GANGULY, D; EICHTEN, S.R; BOREVITZ, J.O; POGSON, B.J. Reconsidering plant memory: intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. **Science Advances**, v.2, n.2, 2016.

DERAL. Departamento de economia rural. Secretaria da agricultura e abastecimento, 2019. Disponível em: <http://www.agricultura.pr.gov.br/modules/conteudo/conteudo.php?conteudo=74>.

FIORAVANTI, L.M; ALCÂNTARA, W.M. Atlas Socioespacial de Primavera do Leste: contribuições para políticas públicas. Primavera do Leste, 2017. 72 p. Disponível em: http://ifmt.edu.br/media/filer_public/0e/6c/0e6c2bae-0792-4c9b-9a17-93705bc762f8/atlas_primaveradoleste_2017.pdf. Acesso em: 05 nov. 2018.

FONSECA, N.R. Qualidade fisiológica e desempenho agrônomo de soja em função do tamanho das sementes. 2007. 68f. Tese (Doutorado em Agronomia). Faculdade de Ciências Agrônômicas da UNESP - Campus de Botucatu, Botucatu. 2007.

GENG, Y; GAO, L; YANG, J. Epigenetic flexibility underlying phenotypic plasticity. **Progress in Botany**, v. 74, p. 153-163, 2013.

GIANNOPOLITIS, C. N; RIES, S. K. Superoxide dismutases. I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v.59, p.309-314, 1977.

HAMPTON, J. G.; TEKRONY, D. M. Handbook of vigour test methods. 3ed. ed. Zürich: ISTA, 1995. 117 p.

HATZIG, S.V; NUPPENAU, J; SNOWDON, R.J; SCHIEßL, S.V. Drought stress has transgenerational effects on seeds and seedlings in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) **BMC Plant Biology**, v.18, n.297, 2018.

HERMAN, J.J.; SULTAN, S.E. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. **Frontiers in plant Science**, v. 2, p.1-10, 2011.

HILKER, M; SCHMULLING, T. Stress priming, memory, and signalling in plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 42, n.3, p.753-761, 2019.

IMEA. Instituto Mato-grossense de Economia Agropecuária. BS Soja. [Cuiabá]: IMEA, n. 418, 2016a. Disponível em: http://www.imea.com.br/upload/publicacoes/arquivos/R404__15_01_7_Relatorio_Semeadura_15-16.pdf. Acesso em: 20 abril. 2018.

IMEA. Instituto Mato-grossense de Economia Agropecuária. BS Soja. [Cuiabá]: IMEA, n. 401, 2016b. Disponível em: http://www.imea.com.br/upload/publicacoes/arquivos/R404__Colheita_Safra_15-16_04-22.pdf. Acesso em: 20 abril. 2018.

IMEA. Instituto Mato-grossense de Economia Agropecuária. BS Soja. [Cuiabá]: IMEA, n. 418, 2016c. Disponível em: http://www.imea.com.br/upload/publicacoes/arquivos/R404_1_Estimativa_Soja_safra_2016_17__25_05_06.pdf . Acesso em: 20 abril. 2018.

KINOSHITA, T; SEKI, M. Epigenetic memory for stress response na adaptation in plants. **Plant Cell Physiology**, v.55, n.11, p.1859-1863, 2014.

KRZYZANOWSKI, F. C.; FRANÇA-NETO, J. B.; COSTA, N. P. Efeito da classificação de sementes de soja por tamanho sobre sua qualidade e a precisão de semeadura. *Revista Brasileira de Sementes*, Brasília, DF, v. 13, p. 59-68, 1991.

KRAUSE, G.H. Photoinhibition of photosynthesis: an evaluation of damaging and protective mechanisms. **Physiologia Plantarum**, v. 74, p.566-574, 1988.

MACGREGOR, D.R; KENDALL, S.L; FLORANCE, H; FEDI, F; MOORE, K; PASZKIEWICZ, K; SMIRNOFF, N; PENFIELD, S. Seed production temperature regulation of primary dormancy occurs through control of seed coat phenylpropanoid metabolismo. **New Phytologist**, v.205, p.642-652, 2015.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v.7, n.9, p.405-410, 2002.

MOLLER, I.M; JENSEN, P.E; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu Rev. Plant Biol*, v.58, p.459–481, 2007.

NAKANO, Y; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v.22, p.867-880. 1981.

NAWROCKI, W. J; TOURASSE, N. J; TALY, A; RAPPAPORT, F; WOLLMAN, F. The plastid terminal oxidase: its elusive function points to multiple contributions to plastid physiology. **Annuals Reviews in Plant Biology**, v. 66, p. 49-74, 2015.

PARRY, M.A.J; ANDRALOJC, P.J; KHAN, S; LEA, P.J; KEYS, A.J. Rubisco activity: effects of drought stress. **Annal of Botany**, v. 89, p.833-839, 2002.

RAVEN, J.A. The cost of photoinhibition. **Physiologia Plantarum**, v.142, p.87-104, 2011.

ROLIM, G.S; SENTELHAS, P.C; BARBIERE, V. Planilhas no ambiente excel para os calculos de balanços hidricos: normal, sequencial, de culturas e de produtividade real e potencial. **Revista Brasileira de agrometeorologia**, v.6, n.1, p.133-137, 1998.

SEWELAM, N; KAZAN, K; SCHENK, P.M. Global Plant Stress Signaling: Reactive Oxygen Species at the Cross-Road. **Front Plant Science**, v.2016, v.7, n.187, 2016.

SHANGGUAN, Z.P; SHAO, M.G; DYCKMANS, J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. **J. Plant Physiology**, v.156, p. 46-51, 2000.

SIGA-MS. Sistema de informação geográfica do Agronegócio. Mato grosso do Sul. Disponível em: <http://104.236.254.167/ms/sistema/index.php?erro=1>. Acesso em: 18 de novembro. 2018.

SILVA, J.M.; ARRABAÇA, M.C. Photosynthesis in the water stressed C4 grass *Setaria sphacelata* is mainly limited by stomata with both rapidly and slowly imposed water déficits. **Physiologia Plantarum**, v.121, p.409-420, 2004.

SKIRY CZ, A; INZÉ, D. More from less: Plant growth under limited water. *Curr. Opin. Biotechnol*, v.21, n. 2, p.197–203, 2010.

SOJA, G; EID, M; GANGL, H; REDL, H. Ozone sensitivity of grapevine (*Vitis vinifera* L.): Evidence for a memory effect in a perennial crop plant? **Phyton**, v.37, n.3, p.265-270, 1997.

SOUZA, G.M; CARDOSO, J.V.M. Toward a hierarchical concept of plant stress. **Israel Journal of Plant Sciences**, v.51, p.29–37, 2003.

STRASSER, B.J; STRASSER, R.J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP- Test. In: *Photosynthesis: from light to biosphere*. Mathis, P (ed). The Netherlands: Kluwer academic publishers, v. 5, p. 977 – 980, 1995.

THELLIER, M.; LUTTGE, U. Plant memory: a tentative model. **Plant Biology**, v.15, p.1-12, 2013.

TREWAVAS, A. Aspects of plant intelligence. **Annals of Botany**, v.92, p.1–20, 2003.

TRIAN TAPHYLIDÈS, C; HAVAUX, M. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling. **Trends in Plant Science**. v.14, n.4, p.219–228, 2009.

URBANEK, H; KUZNIAK-GEBAROWSKI, E; HERKA, K. Elicitation of defense responses in bean leaves by *Botrytis cinerea* polygalacturonase. **Acta Physiologia Plantarum**, v. 13, p. 43-50, 1991.

VALLADARES, F; SANCHEZ-GOMEZ, D; ZAVALAA, M. A. Quantitative estimations of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology**, v.94, p. 1103-1116, 2006.

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants. **Plant Science**, v. 151, p. 59-66, 2000.

VIEIRA, R. D. Teste de condutividade elétrica. In: VIEIRA, R. D.; CARVALHO, N. M. (Eds.). Testes de vigor em sementes. Jaboticabal: FUNEP, 1994. p. 103-132.

VIEIRA, J.A. Plantio direto na região de Primavera do Leste, Mato Grosso. 2002. 189p. Tese. Universidade Federal de Viçosa. Programa de pós graduação em fitotecnia. Viçosa, 2002. Disponível em: <http://alexandria.cpd.ufv.br:8000/teses/fitotecnia/2002/171718f.pdf>.

WALTER, J; JENTSCH, A; BEIERKUHNLEIN, C; KREYLING, J. Ecological stress memory and cross tolerance in plants in the face of climate extremes. **Environmental and Experimental Botany**, v.94, p.3-8, 2013.

WIJEWARDANA, C; REDDY, K.R; KRUTZ, L.J; GAO, W; BELLALLOUI, N. Poor seed quality, reduced germination, and decreased seedling vigor in soybean is linked to exposure of the maternal lines to drought stress. **bioRxiv**, v. 26, 2019.

WITZANY, G. Memory and Learning as Key Competences of Living Organisms. In: *Memory and Learning in Plants, Signaling and Communication in Plants*, p.1-16, 2018.

CAPITULO II

Efeito do ambiente dos avós e dos pais no desempenho da soja submetida à deficiência hídrica.

1. INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max*(L.) Merrill) tem se destacado na economia agrícola mundial como uma das principais culturas oleaginosas (SOUZA et al., 2013). Todavia, para obter aumentos nos rendimentos da soja é necessário entender a interação entre os cultivares e o ambiente de produção.

A soja é muito sensível às condições ambientais, sendo a restrição hídrica o principal fator ambiental limitante que contribui para a falha na obtenção do rendimento máximo da soja (CASAGRANDE et al., 2001).

A restrição de água pode ser causada por vários fatores nas plantas, sendo a principal causa a ausência ou a distribuição irregular da chuva durante o ciclo da cultura (GOPEFERT; ROSSETTI; SOUZA et al., 1993). Nos últimos anos, devido às mudanças climáticas, a estabilidade climática, que permite o planejamento do cultivo, tem sido mais limitada. Em condições de estresse as plantas apresentam uma série de mudanças em sua morfologia, fisiologia e bioquímica, afetando negativamente seu crescimento e produtividade.

Além disso, espera-se que os impactos negativos da seca se tornem ainda maiores devido à ocorrência de episódios de seca mais longa, mais frequentes e mais intensos associados às mudanças climáticas (DaMATTA et al., 2010; IPCC 2014).

Sabe-se que a deficiência hídrica pode reduzir a fotossíntese e o acúmulo de carboidratos, alterando o metabolismo antioxidante e comprometendo o crescimento das plantas (RIBEIRO et al., 2013; SALES et al., 2015). Todavia, as plantas desenvolveram uma série de respostas de aclimação para enfrentar o estresse hídrico, englobando alterações no nível molecular, bioquímico e fisiológico (PASSIOURA, 1997).

O conhecimento dos mecanismos subjacentes à tolerância à seca cresceu consideravelmente nas últimas décadas. No entanto, a grande maioria desta informação foi obtida considerando a seca como um evento único que acontece

apenas uma vez na vida de uma planta, em contraste com o que ocorre em condições naturais onde os episódios recorrentes de seca, com gravidade e duração distintas, são regras (GALLE et al., 2011).

Enquanto alguns achados sugerem que uma exposição contínua a um fator estressante resulta em um desempenho reduzido quando comparado com um único evento de estresse (SCHEFFER et al., 2001), outros achados sugerem que as plantas são capazes de se acostumar a episódios de estresse recorrentes e respondem de forma mais rápida e mais forte quando submetidas a um estresse cíclico (BRUCE et al., 2007; HU et al., 2015). Responder de forma positiva ou negativa a um fator recorrente de estresse implica em uma evidência da memória de estresse.

Tem sido chamado de memória a habilidade de acessar experiências passadas para que novas respostas incorporem informações relevantes do passado (TREWAVAS, 2003). Todas as funções de memória têm bases moleculares, nomeadamente na recepção e transdução de sinais e no armazenamento e recuperação das informações. Os elementos mais importantes para esta rede complexa são as ondas de cálcio, as modificações epigenéticas do DNA e das histonas e a regulação do tempo através de um relógio biológico. (THELLIER; LUTTGE, 2012).

Há evidências razoáveis para supor que as plantas podem sentir mudanças no ambiente durante o crescimento e modificar o fenótipo de sua progênie para ser mais adaptada às condições de crescimento (BOYKO; KOVALCHUK, 2011; HAUSER et al., 2011). Com a transferência meiótica, a informação epigenética do estresse recebido pelas plantas pode ser transferida para as gerações subsequentes (BIRD, 2002; VERHOEVEN et al., 2010).

Neste estudo propomos que as plantas de soja do mesmo cultivar, submetidas à irrigação constante e a suspensão da irrigação, respondem de formas distintas quando os pais foram cultivados sempre irrigados ou com ciclos recorrentes de seca. Além disso, o ambiente dos avós foi considerado para permitir o quanto uma memória de estresse pode persistir em plantas de soja.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo foi realizado em casa de vegetação e no Laboratório de Metabolismo Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Pelotas – RS. Abaixo estão descritas as metodologias utilizadas e um detalhamento dos experimentos realizados para atender aos objetivos propostos.

2.1 Material

Foram utilizadas sementes de dois cultivares de *Glycine max* (L.) Merr (soja), sendo elas o cultivar BMX Desafio 8473 e NA5909 RG. Estas sementes foram originadas dos pais submetidos a irrigação constante e a ciclos de suspensão da irrigação/reidratação. Além disso, os pais foram originados em ambientes distintos de produção de sementes. Sendo assim, as sementes do cultivar NIDERA 5909 RG foram coletadas da região de produção de semente dos avós de Pato Branco-PR (PB) e Itaberá- SP (IT), e sementes do cultivar BMX Desafio 8473 foram coletadas da região dos avós de Chapadão do Sul- MS (CHS) e Primavera do Leste-MS (PL).

2.2 Métodos

Com o enfoque no estudo dos efeitos de memória de estresse em sementes de dois cultivares de soja com pais submetidos a ciclos de suspensão da irrigação e avós de ambientes contrastantes, o estudo foi realizado em diferentes etapas.

2.2.3 Experimento em casa de vegetação

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com fatorial duplo 2x2, sendo dois ambientes distintos de produção de sementes e dois tipos de irrigação no cultivo destas sementes (controle e suspensão da irrigação). Os dois cultivares (NA5909 e BMX Desafio) não foi comparado estatisticamente. As plantas foram cultivadas em vasos contendo 8L preenchidos com solo devidamente corrigido seguindo a recomendação para a cultura da soja. A figura a seguir mostra as características de cada tratamento (Figura 1).

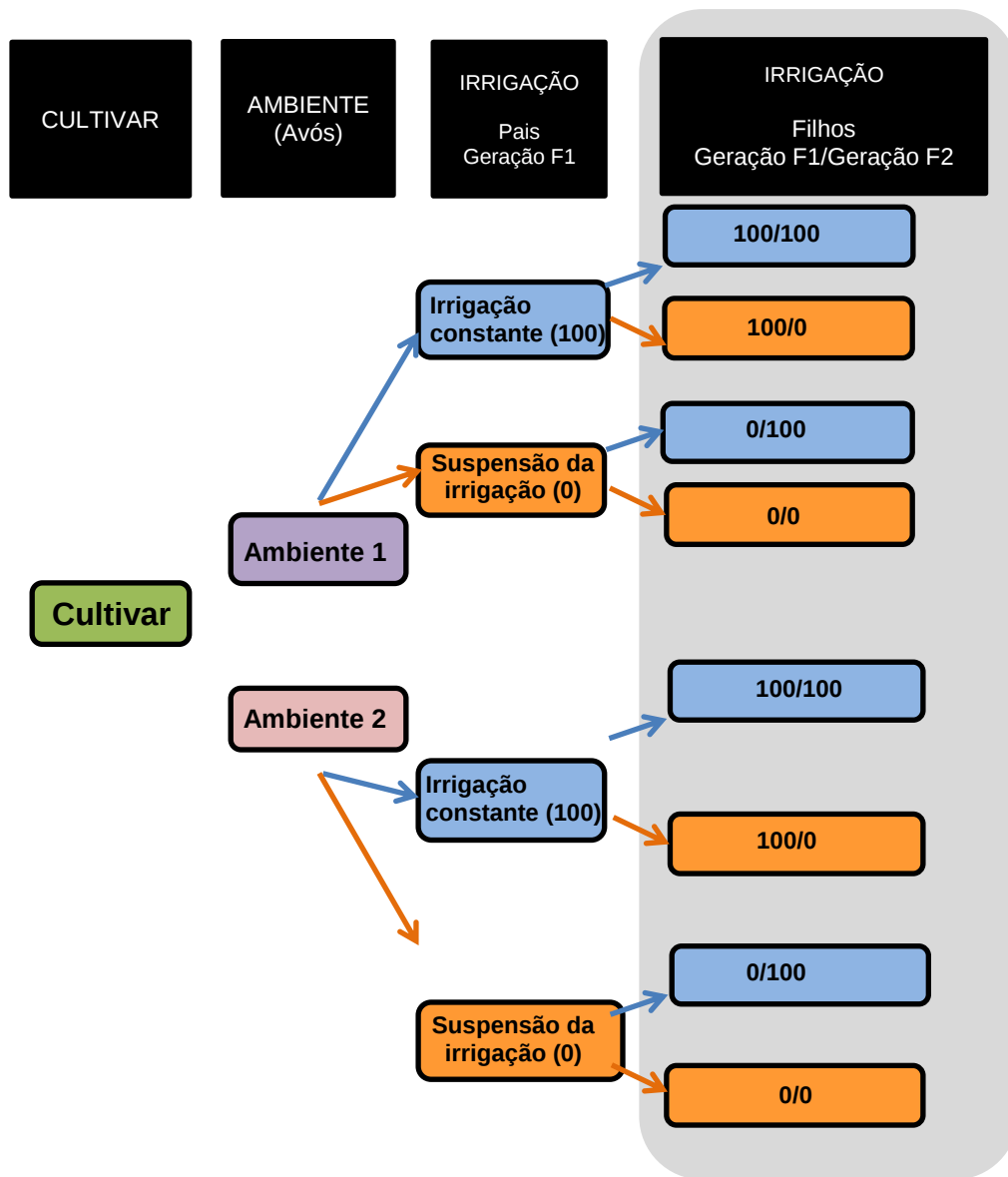


Figura 1: Esquema representativo dos tratamentos desse estudo. Os cultivares utilizados foram NA5909 e BMX Desafio. Os ambientes dos avós de NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Para o cultivar BMX Desafio os ambientes dos avós foram Chapadão do Sul- MS (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação intercalados com reidratação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo (fundo cinza), temos pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais com irrigação e filhos com suspensão da irrigação (100/0), Pais com suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).

Para o controle de irrigação foi utilizado o método gravimétrico (CATUCHI et al., 2011) que consiste na reposição diária da lâmina de irrigação de 100% da capacidade de campo. O controle da reposição da água evapotranspirada nos vasos foi monitorado por um sensor de umidade do solo (modelo, EC/5, DEGAGON, USA), acoplado a um leitor digital (modelo, EC H2O CHECK, DEGAGON, USA). Essa condição de 100% de reposição diária de água evapotranspirada foi mantida até o estágio V4 da soja para todos os tratamentos. Após este período foram suspensas as irrigações do tratamento com deficiência hídrica até atingirem redução de 85% da condutância estomática em relação às plantas sempre irrigadas.

A suspensão da irrigação foi monitorada diariamente com um porômetro portátil (Decagon Devices, Leaf Porometer, model SC- 1) para verificar essa redução da condutância estomática em relação às plantas irrigadas.

2.2.4 Análises bioquímicas

Amostras de folhas com aproximadamente 200 mg foram maceradas em nitrogênio líquido e polivinilpolipirrolidona (PVPP) e homogeneizadas em 1,5 mL de meio de extração (tampão fosfato de potássio 100 mM (pH 7,8), ácido etilenodiamino tetra-acético (EDTA) e 0,1 mM de ascorbato de sódio 20 mM. Após a extração, os extratos foram centrifugados a 12000 g por 20 min a 4 °C. O sobrenadante foi coletado e utilizado nos ensaios enzimáticos e para determinação do teor de proteína de acordo com metodologia de Bradford (1976).

Atividade da enzima superóxido dismutase: A atividade da enzima superóxido dismutase foi avaliada segundo metodologia de Giannopolitis e Ries (1977) e expressa em U mg⁻¹ proteína min⁻¹.

Atividade da enzima catalase: A atividade da enzima catalase foi determinada conforme descrito por Azevedo et al. (2006) e expressa em µmol H₂O₂ mg⁻¹ proteína min⁻¹.

Atividade da enzima ascorbato peroxidase: A atividade da enzima ascorbato peroxidase foi analisada de acordo com metodologia proposta por Nakano e Asada (1981) e expressa em µmol ácido ascórbico mg⁻¹ proteína min⁻¹.

Atividade da enzima guaiacol peroxidase: Foi determinada conforme descrito por Urbanek et al. (1991), e expressa em µmol tetraguaiacol mg⁻¹ proteína min⁻¹.

2.2.5 Teores de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica

Os teores de H_2O_2 foram determinados de acordo com metodologia proposta por Velikova et al. (2000). Amostras de folhas com aproximadamente 200 mg foram macerados em nitrogênio líquido e adicionados a ácido tricloroacético 0,1 % (TCA). O homogeneizado foi centrifugado a 12000 g a 4 °C por 20 min. O sobrenadante coletado foi utilizado para análise dos níveis de H_2O_2 e peroxidação de lipídeos. O teor de H_2O_2 foi determinado por meio de uma curva padrão preparada com concentrações conhecidas de H_2O_2 , e expresso em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ mg}^{-1}$ matéria fresca (MF).

A peroxidação lipídica foi determinada por meio da quantificação de espécies reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS), conforme descrito por Cakmak e Horst (1991) e expressa em $\text{nmol MDA-TBA mg}^{-1}$ MF.

2.2.6 Trocas gasosas

Foram avaliados os seguintes atributos de trocas gasosas: assimilação líquida de CO_2 (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (gs, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (E, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração intercelular de CO_2 (Ci , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). As medidas foram realizadas por um medidor portátil de trocas gasosas por infra-vermelho (LI 6400-XT, Li-cor). Tais medidas foram realizadas com uma densidade de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ por 3 a 5 minutos em folhas visualmente saudáveis e totalmente expandidas. Durante estas medições, a umidade relativa da câmara foi mantida em valores próximos do ambiente, concentração de CO_2 em torno de $400 \mu\text{mol L}^{-1}$ e a temperatura da folha ajustada para valores aproximados ao do ambiente (30 °C). A partir dessas variáveis foram calculadas a eficiência intrínseca do uso da água (A/gs , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), eficiência do uso da água (A/E , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e eficiência instantânea de carboxilação (k , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

As medidas das trocas gasosas foram realizadas entre às 09h00 e 12h00 h em folhas fisiologicamente maduras, sem sinais aparentes de danos ou sintomas de deficiência nutricional.

2.2.7 Avaliação fluorescência da clorofila *a*

A emissão da fluorescência da clorofila *a* foi medida em folhas jovens totalmente expandidas, utilizando-se um fluorômetro portátil (HandyPEA, Hanstech, King's Lynn, Norkfolk, UK). As medidas foram realizadas no mesmo período das trocas gasosas em folhas previamente adaptadas ao escuro, por um período suficiente para a oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons. Logo após, as folhas foram submetidas a um flash de luz saturante a uma intensidade de $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em uma área amostral de 4 mm de diâmetro. A partir das intensidades de fluorescência foram calculados os parâmetros de eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m), performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) junto com a redução do fluxo específico de elétrons (RE_0/RC) (STRASSER & STRASSER, 1995).

2.2.8 Índice de clorofila

O índice de clorofila foi medido na primeira folha superior totalmente expandida, utilizando-se um medidor de clorofila portátil (CL - 01, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK) e os resultados serão expressos como "índice de clorofila" (CASSOL et al., 2008).

2.2.9 Rendimento de biomassa

No final do experimento o rendimento foi avaliado considerando:

- Área foliar planta (AF): analisada com um medidor portátil de área foliar (modelo LI-3000A, Li-Cor, USA)
- Massa seca: após a secagem das plantas em estufa a 65°C até a obtenção do peso constante, foram analisados os seguintes parâmetros: Massa seca das folhas (MS_F), Massa seca da raiz (MS_R), Massa seca do caule (MS_C),
- Relação entre massa seca da raiz e massa seca da parte aérea (R/PA), área

foliar total por planta (AF) e altura das plantas (ALT) (BENINCASA, 2003).

3 Análise dos dados

Os dados foram submetidos à Análise de Variância e os valores médios comparados através do teste Tukey ($p \leq 0,05$), utilizando-se o programa estatístico SISVAR.

4 Resultados

4.1 Estado hídrico das plantas cultivadas em casa de vegetação

Aqui, os pais (Geração F1) são definidos como aqueles que forneceram sementes para este estudo e avós são as plantas de diferentes ambientes que geraram os pais. Para o cultivar NA5909 os avós são de Pato Branco (PB) e de Itaberá (IT). Para o cultivar BMX Desafio os avós são de Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Tanto para o cultivar BMX Desafio como para o cultivar NA5909, os pais e filhos passaram por tratamentos com diferentes regimes de irrigação. Existem pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0).

No período de suspensão da irrigação das plantas do cultivar NA5909 (Figura 2), foi observado que as plantas irrigadas apresentaram potenciais de água (Ψ_{apd} e Ψ_{amd}) significativamente iguais, independente do ambiente dos avós (Pato Branco e Itaberá) e da condição hídrica dos pais.

Os filhos (Geração F2) com deficiência hídrica obtidas de pais também com deficiência hídrica e avós de Itaberá (IT 0/0) apresentaram uma redução de 19% do potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) se comparadas com os filhos dos pais sempre irrigados (IT 100/0). Já para ambiente Pato Branco (Figura 2), os filhos com suspensão da irrigação com pais irrigadas (PB 100/0) apresentaram uma redução

mais expressiva do Ψ_{apd} do que os filhos de pais com suspensão da irrigação (PB 0/0).

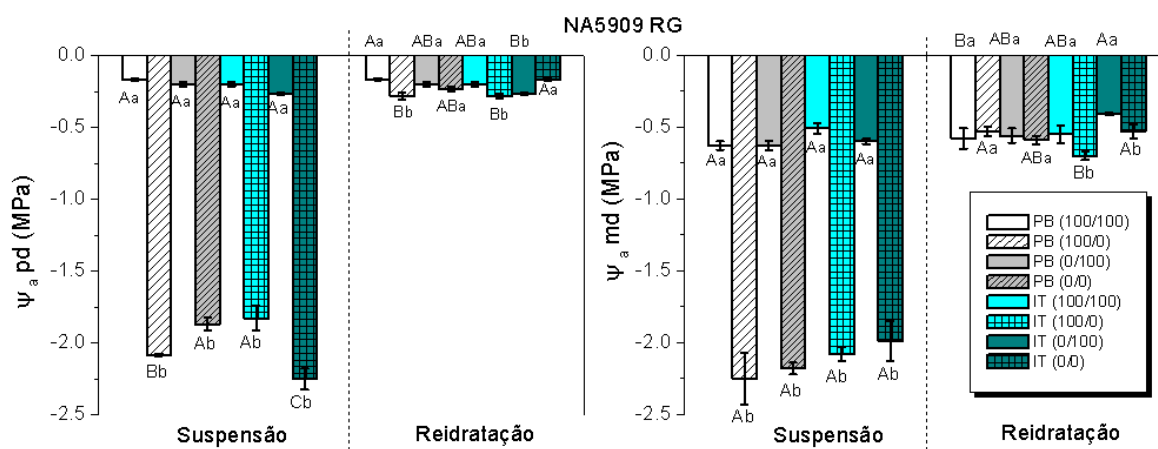


Figura 2: Potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

A suspensão da irrigação foi suficiente para reduzir o Ψ_{amd} das plantas, no entanto o estado hídrico permaneceu igual, independente do ambiente dos avós e da condição hídrica dos pais.

No período de reidratação, as plantas do cultivar NA5909 recuperaram os valores do potencial da água (Ψ_{apd}), com exceção das filhas com deficiência hídrica de pais irrigados (100/0), independente do ambiente dos avós (Figura 2).

Para o cultivar BMX Desafio, no período de suspensão da irrigação (Figura 3), os filhos irrigados permaneceram com os potenciais de água (Ψ_{apd} e Ψ_{amd}) semelhantes, independente do ambiente dos avós e da condição hídrica pais.

Em relação aos filhos com deficiência hídrica, quando originadas de pais irrigados (100/0) sofreram maior redução do Ψ_{apd} (-2 MPa) do que quando eram filhos de pais com deficiência hídrica (0/0), apresentando Ψ_{apd} de -1.7 MPa. Essas diferenças do Ψ_{apd} entre plantas com suspensão da irrigação desaparecem quando analisamos o Ψ_{amd} . O período de reidratação foi suficiente para que os valores de potenciais de água se igualassem com plantas sempre irrigadas.

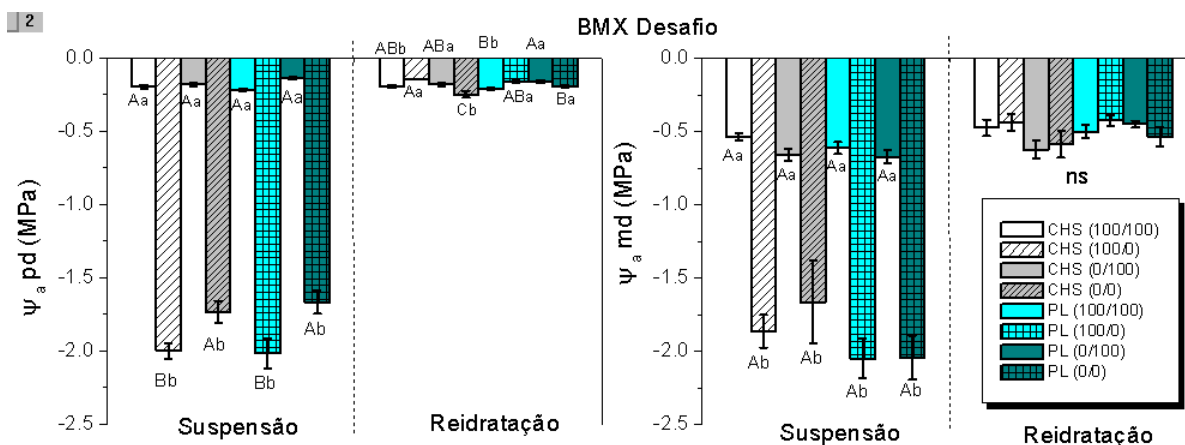


Figura 3: Potencial de água antes do amanhecer (Ψ_{apd}) e ao meio dia (Ψ_{amd}) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

4.2 Fluorescência da clorofila-a

Foi observada uma diminuição da eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) nos filhos irrigados, independente da condição hídrica dos pais e do ambiente dos avós.

Os filhos com deficiência hídrica (independente do ambiente dos avós e da condição hídrica dos pais) não apresentaram fotoinibição, e tiveram uma redução de 21% do fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC), bem como uma redução de 18% do fluxo específico de elétrons com capacidade de reduzir os aceptores finais de elétrons na porção aceptora de elétrons do FSI por centro de reação ativo (RE_0/RC).

Na reidratação dos filhos com deficiência hídrica, de pais irrigados (100/0), foi observado uma retomada dos valores do DI_0/RC dos tratamentos de Itaberá e Pato Branco. No entanto, os filhos com deficiência hídrica originadas de pais que passaram por ciclos deficiência hídrica (0/0), não foi observada essa retomada dos valores do DI_0/RC (Figura 4).

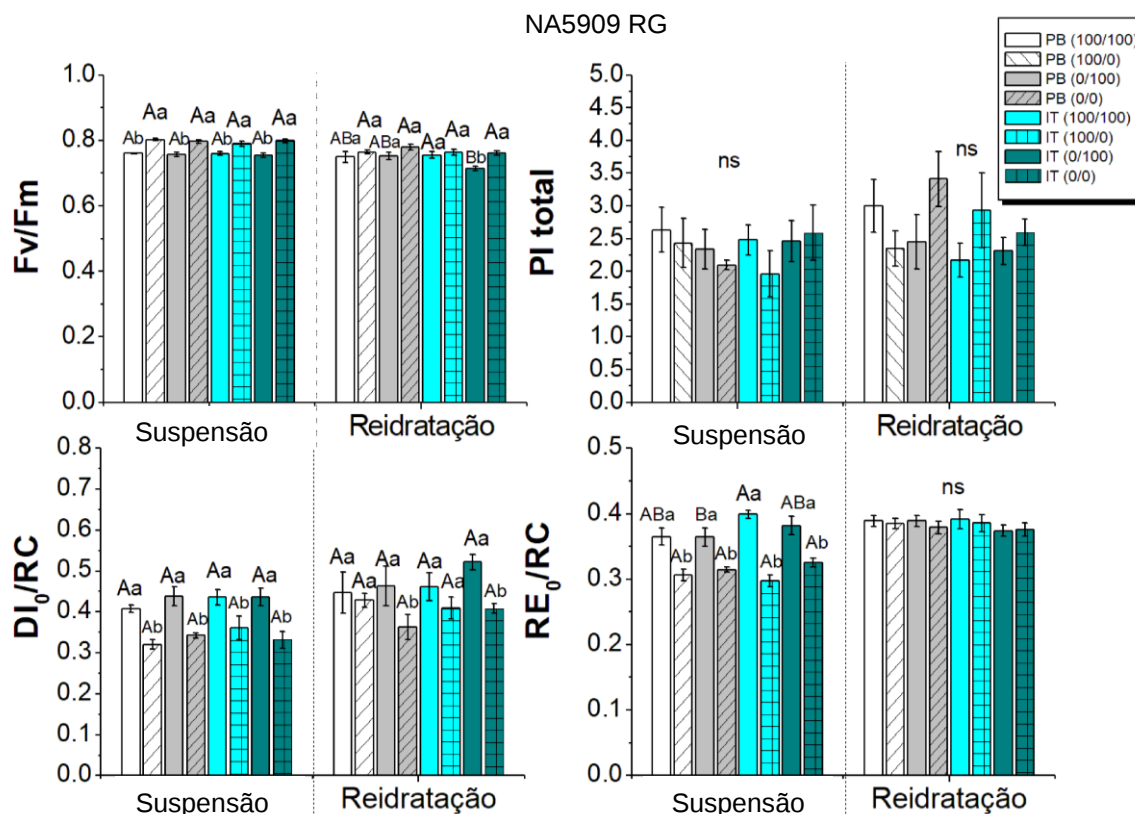


Figura 4: Eficiência quântica potencial do PSII (Fv/Fm) e índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI₀/RC) e o fluxo específico de elétrons (RE₀/RC) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

No cultivar BMX Desafio, também foi observado uma redução do Fv/Fm quando os filhos estavam sempre irrigadas (Figura 5). No ambiente de Chapadão do Sul, a suspensão da irrigação dos filhos de pais irrigados (CHS 100/0) ou de pais com deficiência hídrica (CHS 0/0) reduziu 39% do Índice de performance total (PI total). No entanto, o fluxo específico de dissipação de energia (DI₀/RC) foi mantido próximo aos valores de plantas irrigadas do mesmo ambiente. O fluxo específico de elétrons (RE₀/RC) foi reduzido em todos os tratamentos relacionados com os filhos sob suspensão da irrigação.

No período de reidratação dos filhos dos pais irrigadas e avós de Chapadão do Sul (CHS 100/0) foi observada uma maior conservação de energia (PI total) e um

aumento no fluxo específico de elétrons (RE_0/RC) do que em plantas de Primavera do Leste (PL 100/0).

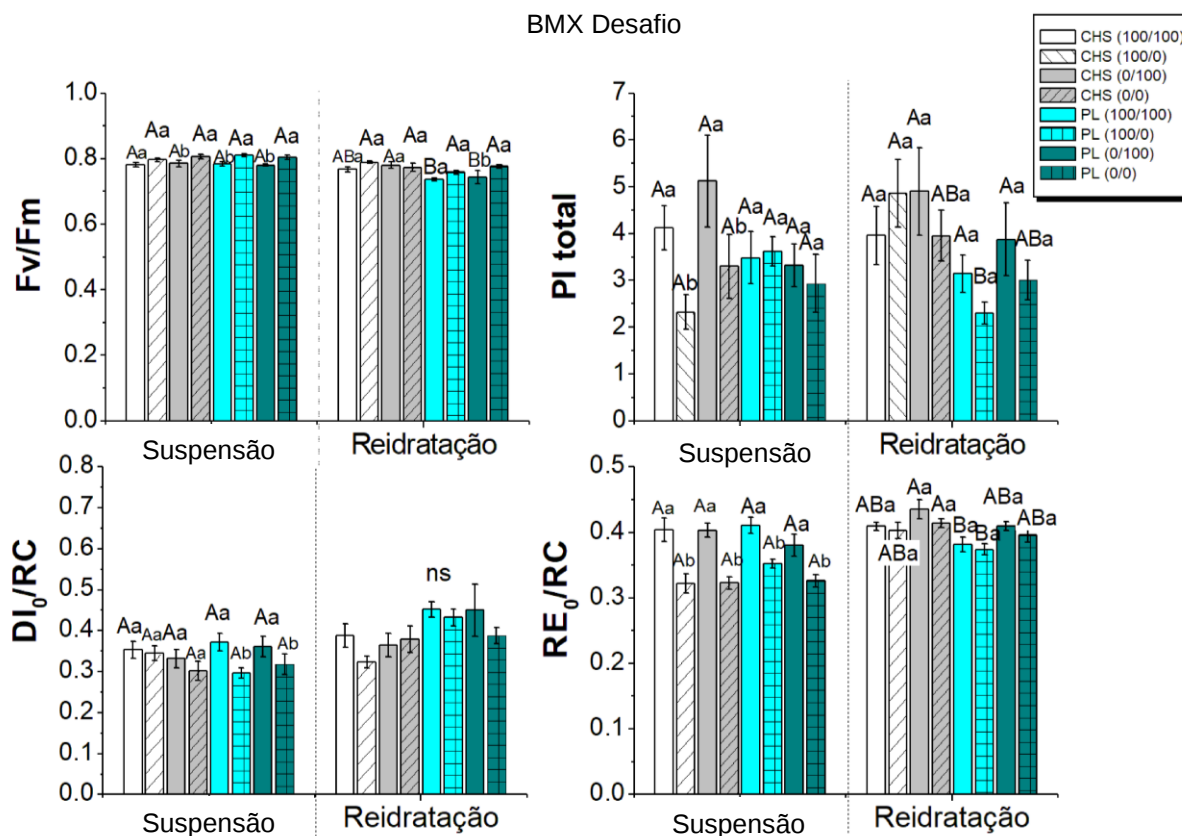


Figura 5: Eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) e índice de performance total (PI total), fluxo específico de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) e o fluxo específico de elétrons (RE_0/RC) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE ($n=6$).

4.3 Trocas gasosas

A suspensão da irrigação (Figura 6) de plantas do cultivar NA5909 foi suficiente para reduzir a assimilação de CO_2 (A) a valores negativos independente da influência da irrigação dos pais e do ambiente dos avós, além disso, reduziu significativamente 98% da condutância estomática (g_s), 62% da concentração

interna de CO₂ (62%) e 95% da transpiração foliar (E).

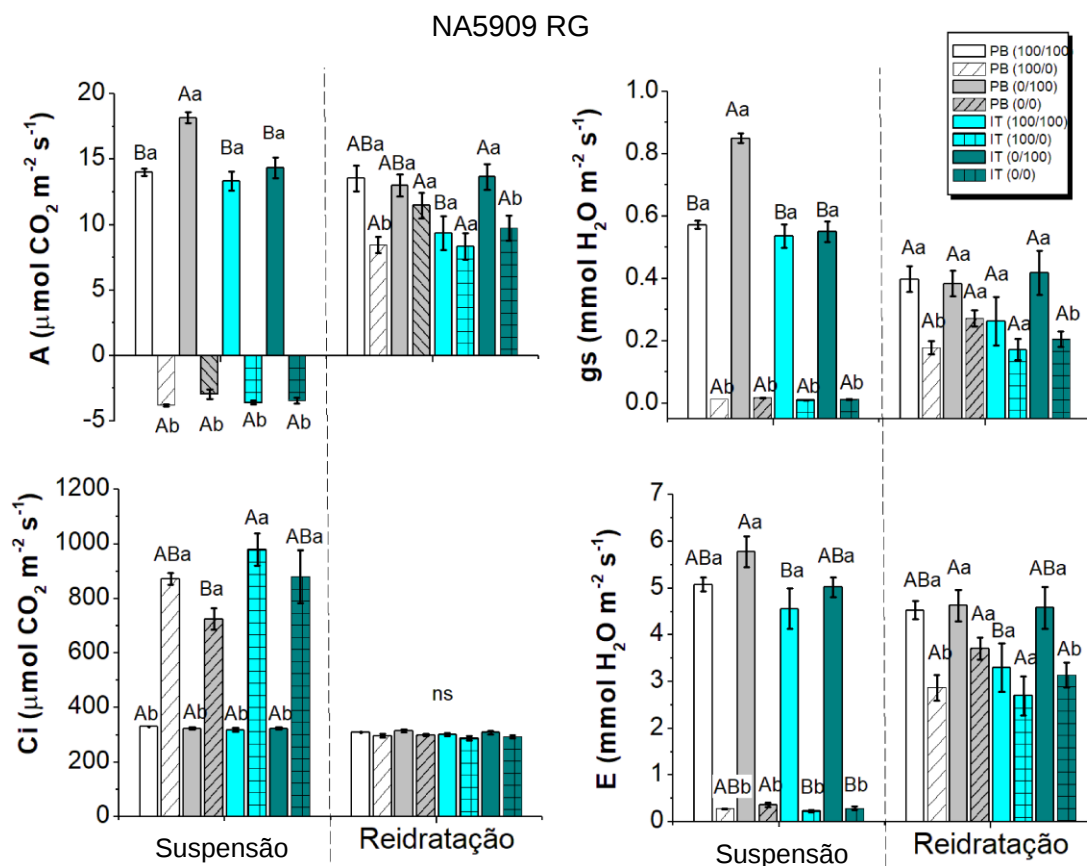


Figura 6: Assimilação de CO₂ (A), conteúdo interno de CO₂ (Ci), condutância estomática (gs) e transpiração foliar (E) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

No cultivar NA5909 as filhas irrigadas originadas dos pais com deficiência hídrica do ambiente de Itaberá se destacaram em relação às trocas gasosas, e apresentaram um aumento significativo de 24% na assimilação de CO₂, de 18% na gs e de 25% na eficiência instantânea de carboxilação (*k*) (Figura 6 e 7).

O período de reidratação no cultivar NA5909 (Figura 6 e 7) foi suficiente para que filhas com avós de Pato Branco e pais com deficiência hídrica (PB 0/0) recuperassem os valores de A, gs, E e *k*. O mesmo foi observado com plantas IT (100/0).

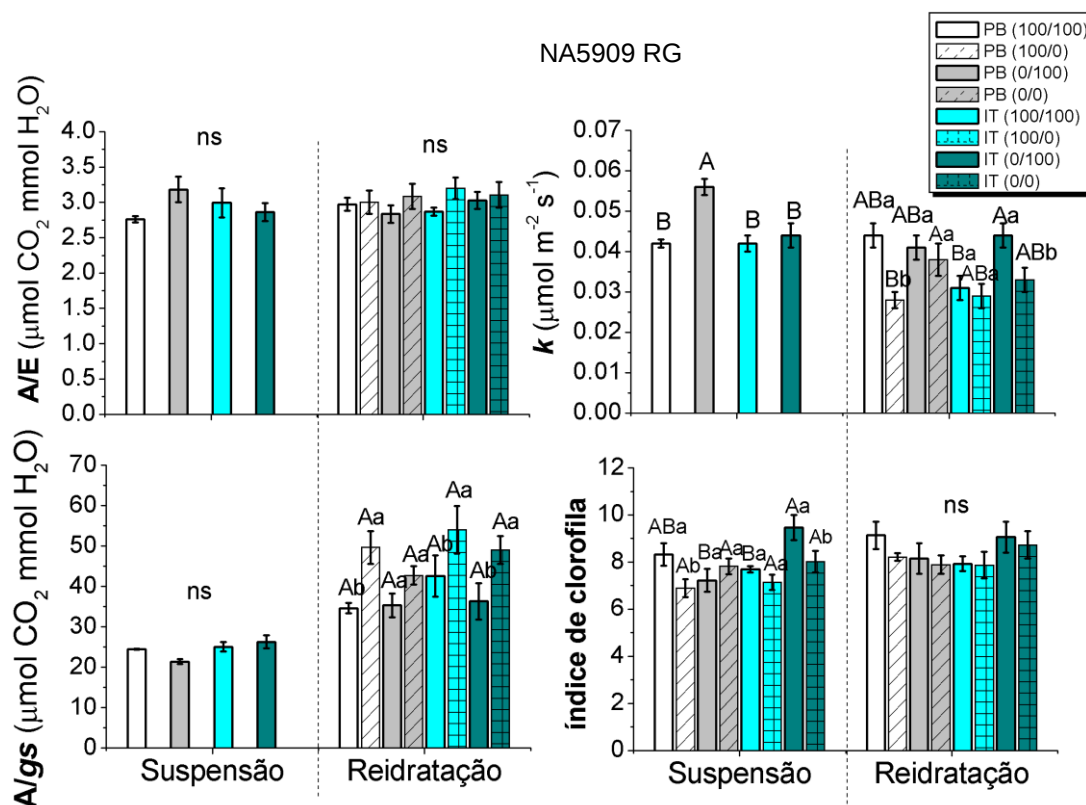


Figura 7: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

Em plantas do cultivar BMX Desafio a deficiência hídrica reduziu A, gs, Ci e E, e esta redução foi significativamente igual em todos os tratamentos, ou seja, o ambiente dos avós e o efeito da irrigação materna não influenciaram nas respostas. Parâmetros como A/E, k e A/gs não puderam ser calculados devido à assimilação de CO_2 ter número negativo (Figura 8 e 9).

Foi observado um efeito do ambiente dos avós nas trocas gasosas de plantas irrigadas, sendo que as netas de avós de Chapadão do Sul tiveram um aumento de 17% da assimilação de CO_2 (A), 20% da condutância estomática e de 14% na eficiência instantânea de carboxilação (k) em relação às plantas irrigadas de Primavera do Leste (PL 100/100 e PL 0/100).

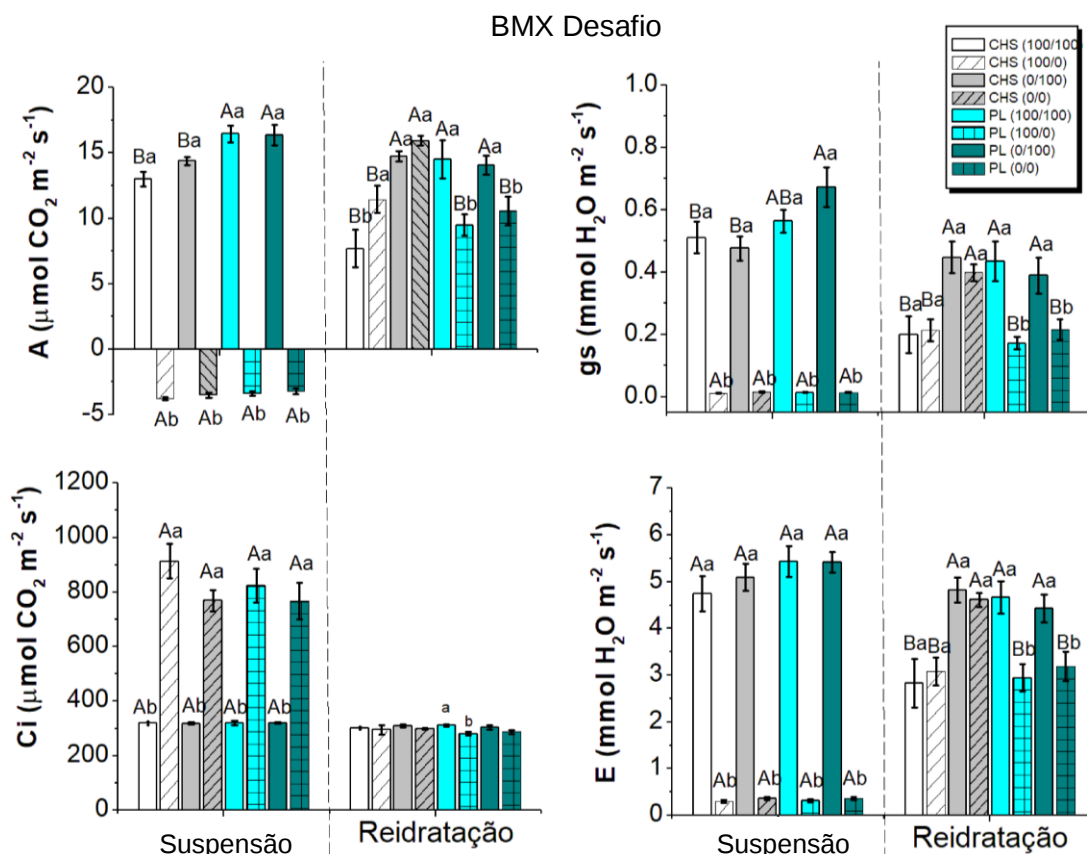


Figura 8: Assimilação de CO_2 (A), conteúdo interno de CO_2 (Ci), condutância estomática (gs) e transpiração foliar (E) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

No período de reidratação das plantas do cultivar BMX Desafio com avós de Chapadão do Sul, os valores de A, gs, e k apresentaram uma recuperação total se comparadas com as plantas sempre irrigadas do mesmo ambiente, no entanto, as plantas com avós de Chapadão do Sul e originadas de pais irrigados (CHS 100/100 e CHS 100/0) tiveram uma redução de 37% na assimilação de CO_2 , 52% da condutância estomática e 48% da transpiração foliar em relação aos filhos de pais com deficiência hídrica (CHS 0/100 e CHS 0/0).

O período de reidratação não foi suficiente para total recuperação da A, gs, E e k das plantas com avós de Primavera do Leste, independente se eram de filhos de pais irrigados ou de pais que passaram por deficiência hídrica (Figura 8 e 9)

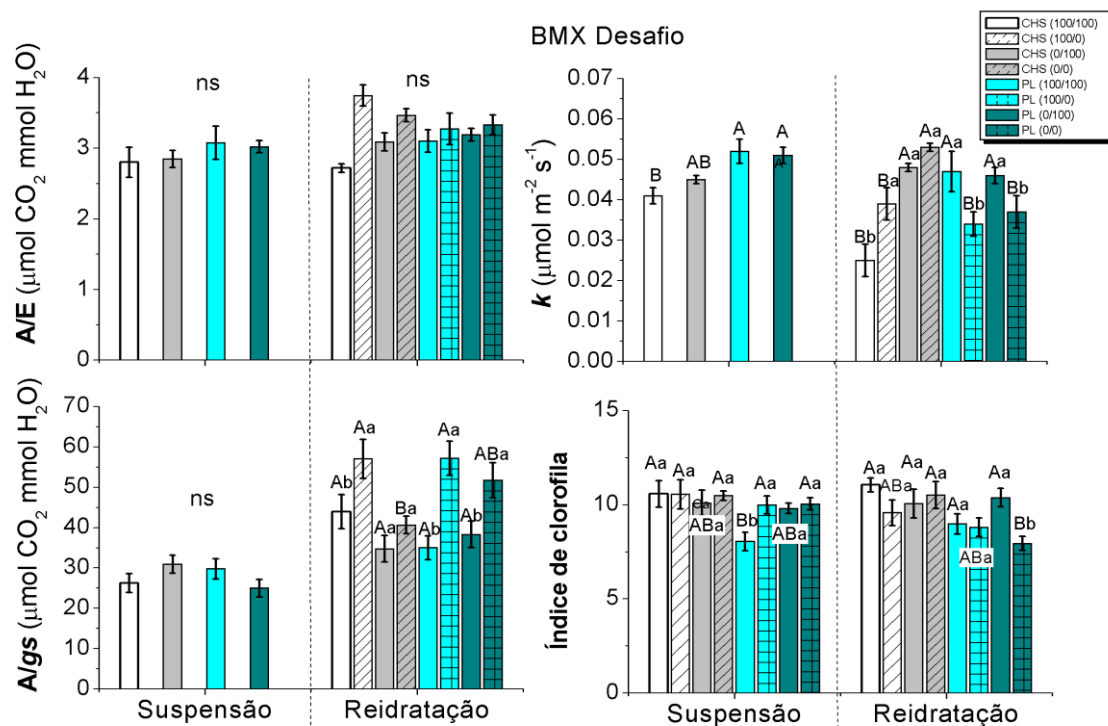


Figura 9: Eficiência do uso da água (A/E), eficiência instantânea de carboxilação (k), eficiência intrínseca do uso da água (A/gs) e índice de clorofila das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

4.4 Atividade das enzimas antioxidantes, peroxidação lipídica e teor de H_2O_2

Nas plantas sempre irrigadas (Cultivar NA5909) a atividade da superóxido dismutase (SOD) foi maior naquelas que tinham pais sempre irrigados e avós do ambiente de Itaberá (IT 100/100). Nas plantas sob deficiência hídrica, a atividade da SOD não teve diferenças significativas entre os ambientes dos avós e condição hídrica dos pais (Figura10).

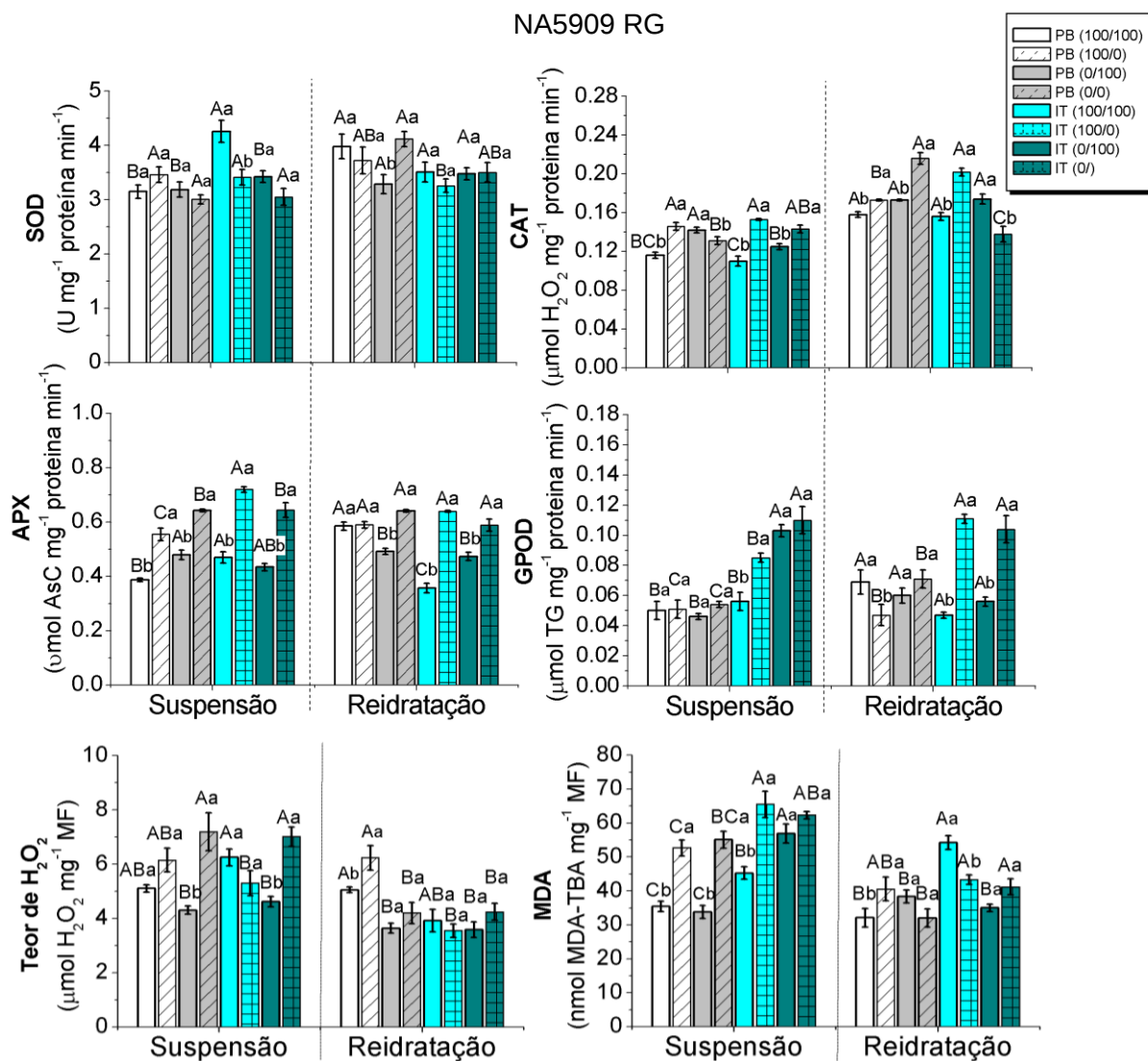


Figura 10: Atividade da Superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e de peroxidação lipídica (MDA) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

Foi observado um aumento da atividade da catalase (CAT) e da ascorbato peroxidase (APX) em plantas com deficiência hídrica, com exceção da atividade da CAT nas plantas com avós de Pato Branco e pais que passaram por deficiência hídrica (PB 0/0). A atividade da CAT em plantas filhas com deficiência hídrica foi

maior quando os pais passaram por irrigação constante (PB 100/0 e IT 100/0), e a atividade da APX foi maior em plantas IT 100/0 (Figura 10).

As plantas do cultivar NA5909 com avós de Itaberá tenderam a ter maior atividade da GPOD do que as plantas com avós de Pato Branco, principalmente quando tinham pais que passaram por deficiência hídrica (IT 0/100 e IT 0/0).

A peroxidação lipídica (MDA) das plantas do cultivar NA5909 foi maior quando passaram por deficiência hídrica. Destas plantas filhas sob suspensão da irrigação, as com avós de IT e pais que tinham irrigação constante, apresentaram as maiores taxas de MDA (Figura 10). Foi observado um aumento nos teores de H_2O_2 em plantas com deficiência hídrica quando tinham pais que também passaram por deficiência hídrica. Além disso, nas plantas irrigadas com avós de Itaberá e pais com irrigação constante (IT 100/100) foi observado um maior aumento no teor de H_2O_2 se comparadas com outras plantas irrigadas (Figura 10).

No período de reidratação as plantas do tratamento PB 0/0 apresentaram um aumento da atividade da SOD e da CAT, além desta, plantas em período de reidratação de Itaberá com pais irrigados também apresentaram uma aumento da atividade da CAT (IT 100/0).

No cultivar NA5909 foi observado que a atividade da APX foi similar nas plantas em processo de reidratação, no entanto as plantas filhas sempre irrigadas com pais irrigados e avós de Pato Branco (PB 100/100) apresentaram maior atividade da APX do que as plantas com avós de Itaberá e mães irrigadas (IT 100/100).

A atividade da guaiacol peroxidase (GPOD) foi maior nas plantas com deficiência hídrica com avós de Itaberá (IT 100/0 e IT 0/0) do que as plantas com avós de Pato Branco (PB 100/100 e PB 0/0).

Em relação ao cultivar BMX Desafio (Figura 11) a atividade da APX foi semelhante nas plantas irrigadas. Nas plantas com suspensão da irrigação a atividade da APX foi maior nas plantas com pais submetidos à deficiência hídrica, independente do ambiente dos avós. Foi observado que a atividade da SOD em plantas irrigadas foi maior no tratamento PL 0/100, enquanto que a menor atividade da SOD foi observada em plantas PL 0/0.

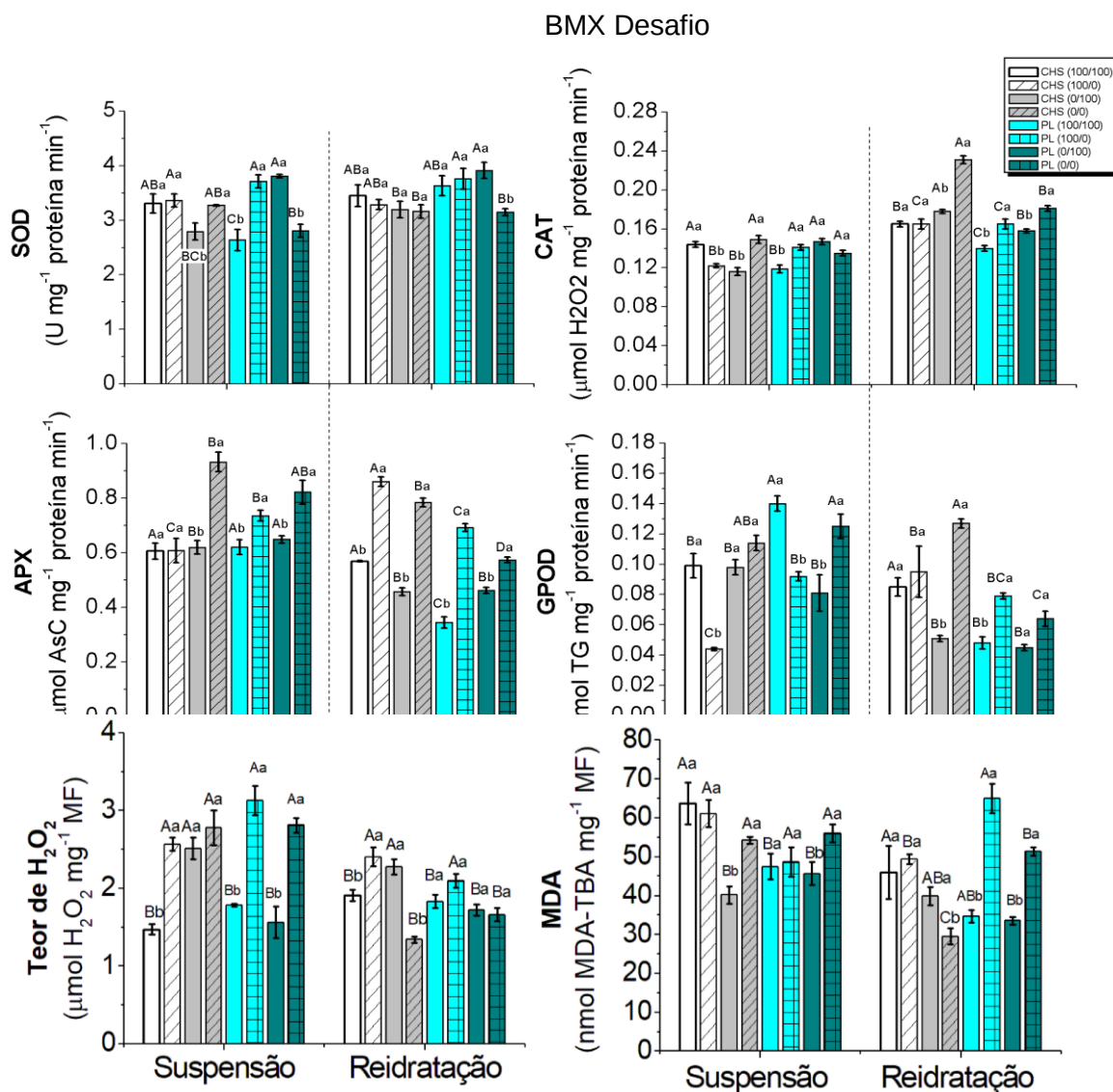


Figura11: Atividade da Superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPOD), Teor de peróxido de hidrogênio e de peroxidação lipídica (MDA) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

Nas plantas filhas com deficiência hídrica originadas de avós de Chapadão do Sul e pais sempre irrigados (CHS 100/0) a atividade da CAT foi reduzida em relação às outras plantas submetidas à suspensão da irrigação. A atividade da GPOD aumentou nas plantas com suspensão da irrigação originadas dos pais com deficiência hídrica (CHS 0/0 e PL 0/0), porém as plantas filhas de pais irrigados, a

atividade da GPOD foi reduzida quando as plantas passaram por deficiência hídrica (CHS 100/0 e PL 100/0).

No período de reidratação (Figura 11) das plantas do cultivar BMX Desafio foi observado um aumento da atividade da CAT nas plantas com pais com deficiência hídrica e avós de Chapadão do Sul (CHS 0/100 e CHS 0/0).

As plantas com deficiência hídrica originadas de avós de Chapadão do Sul apresentaram maior atividade da APX (CHS 100/0 e CHS 0/0) do que plantas netas de sementes de Primavera do Leste. Em relação à atividade da GPOD a recuperação de plantas com deficiência hídrica tendeu a aumentar a atividade desta enzima, porém o aumento foi mais expressivo em plantas CHS 0/0. Nas plantas irrigadas, a atividade da GPOD foi maior nas plantas CHS 100/100.

4.5 Biomassa

Foi observado que a deficiência hídrica reduziu todos os parâmetros de biomassa do cultivar NA5909 (Figura 12) independentemente do ambiente dos avós e da condição hídrica que os pais passaram. A deficiência hídrica reduziu 22% da área foliar (AF), 22% da massa seca das folhas (MsF), 23% da massa de raiz (MsR) e 25% da massa seca total (MsT).

No cultivar BMX Desafio (Figura 13), a imposição da deficiência hídrica também reduziu os parâmetros de biomassa e do crescimento. Foi observado que a área foliar, massa seca das folhas (MsF), massa seca do caule (MsC), altura das plantas, massa seca da raiz (MsR) e massa seca total (MsT) foi significativamente menor nas plantas com deficiência hídrica originadas dos pais também deficiência hídrica e avós de Chapadão do Sul (CHS 0/0).

Os efeitos dos avós nos parâmetros de biomassa também foram observados nas plantas irrigadas. O diâmetro do caule, massa seca do caule, altura e massa seca das folhas foram significativamente menores em plantas irrigadas originadas de pais com deficiência hídrica do ambiente de Chapadão do Sul se comparadas com o restante das plantas irrigadas.

NA5909 RG

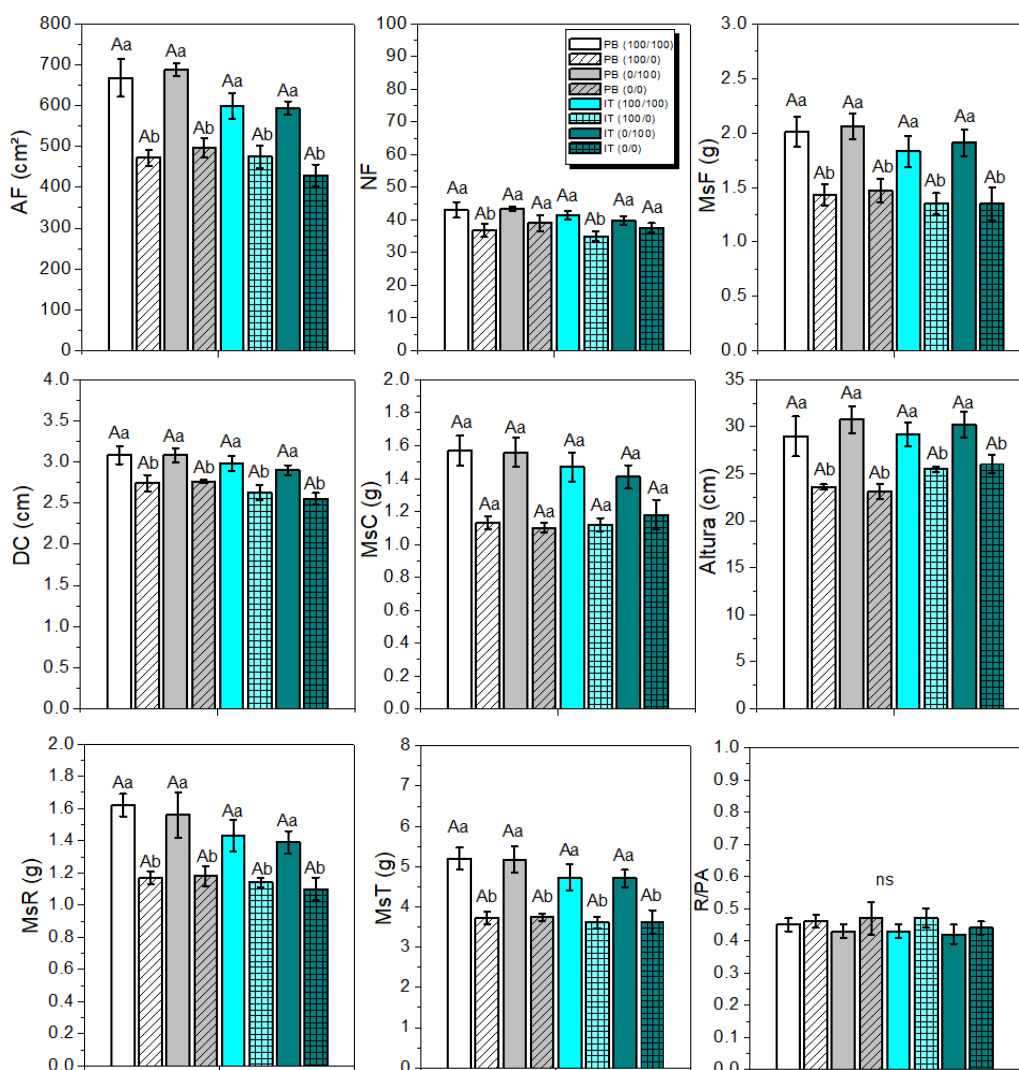


Figura 12: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) das plantas de soja do cultivar NA5909. *Os ambientes dos avós do cultivar NA5909 foram Pato Branco-PR (PB) e Itaberá-SP (IT). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

As plantas irrigadas originadas de avós de Itaberá e pais com deficiência hídrica (IT 0/100) tenderam a reduzir o diâmetro do caule em 13%, e da massa seca de raiz em 15% se comparadas com as plantas irrigadas com pais sempre irrigadas do mesmo ambiente (IT 100/100).

BMX Desafio

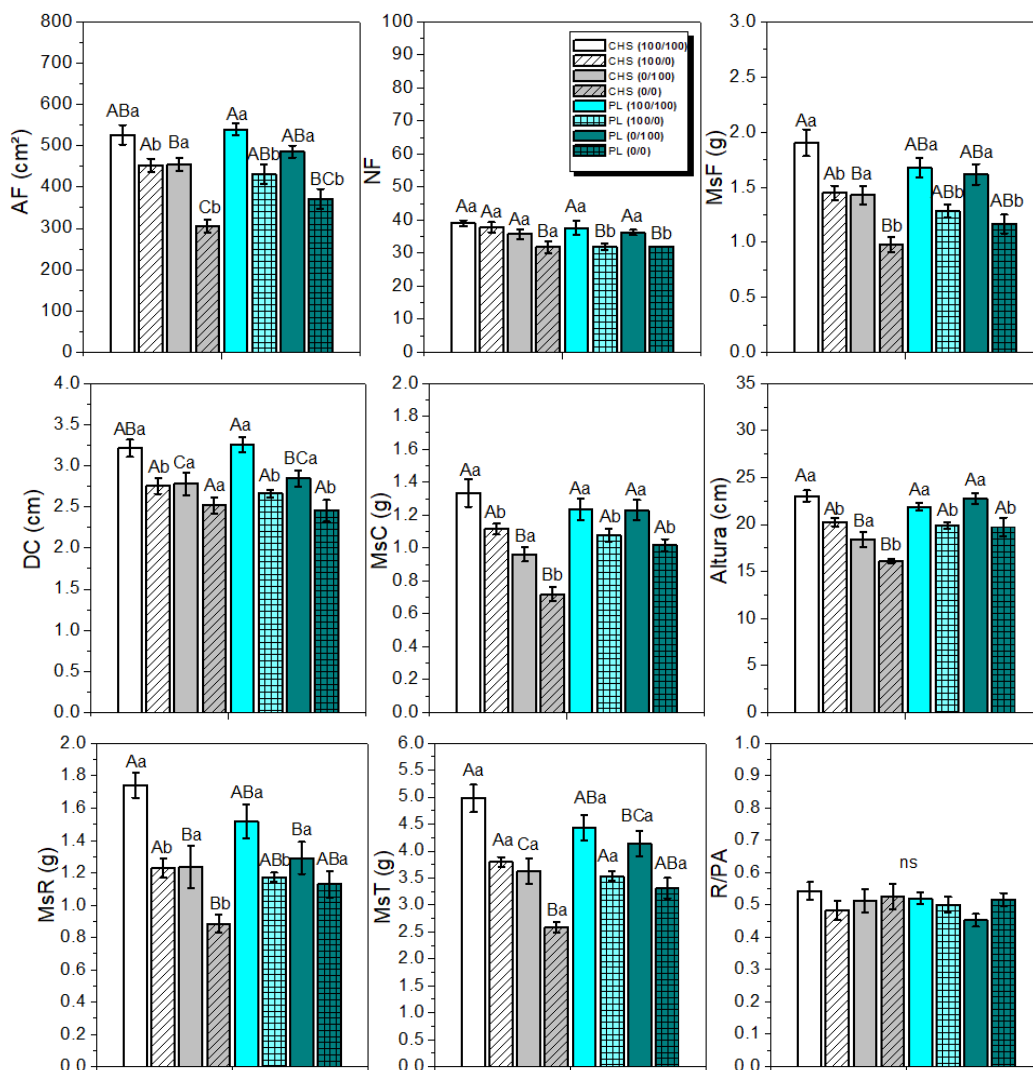


Figura13: Índice de colheita (%), massa de sementes (g), área foliar (cm²), relação raiz/parte aérea (R/PA), massa seca da raiz (g), massa seca do caule (g), massa seca das folhas (g) e altura de plantas (cm) das plantas de soja do cultivar BMX Desafio. *Os ambientes dos avós do cultivar BMX Desafio foram Chapadão do Sul (CHS) e Primavera do Leste (PL). Os pais passaram por dois períodos de suspensão da irrigação (0) ou irrigação constante (100). Neste estudo nós estudamos o comportamento dos filhos: pais e filhos sempre irrigados (100/100), pais sempre irrigados e filhos com suspensão da irrigação (100/0), pais que passaram por suspensão da irrigação e filhos sempre irrigados (0/100) e pais e filhos com suspensão da irrigação (0/0). Letras maiúsculas comparam o ambiente dos avós e condição hídrica dos pais, dentro de cada condição hídrica dos filhos. Letras minúsculas comparam a condição hídrica dos filhos dentro de cada condição hídrica dos pais e ambientes dos avós. Cada histograma representa os valores médios $\pm$ SE (n=6).

5 Discussão

Os pais (Geração F1) do estudo anterior foram submetidos aos tratamentos com irrigação constante ou com dois períodos de suspensão da irrigação intercalados com períodos de 36 horas de reidratação. Neste estudo, as sementes dos pais foram semeadas em vasos na casa de vegetação e submetidas à irrigação constante ou a um novo período de suspensão da irrigação seguido de reidratação.

No cultivar BMX Desafio e NA5909, o nível de perturbação das plantas submetidas à deficiência hídrica foi suficiente para reduzir os valores do potencial da água foliar antes do amanhecer e ao meio dia (Ψ_{apd} e Ψ_{amd}), mostrando valores de até -2MPa (Figura 2 e 3). Segundo Raper e Kramer (1997) os efeitos do estresse hídrico sobre taxas fotossintéticas de folhas de soja são facilmente detectáveis com potenciais de água na folha em cerca -1,0 a -1,2 MPa, podendo se tornar irreversíveis uma vez que o potencial da água caia abaixo de -1,6 MPa (Figura 2 e 3).

Neste contexto, confere-se que plantas de soja passaram por uma deficiência hídrica severa capaz de reduzir a assimilação de CO_2 a valores negativos e reduzir a condutância estomática em 98%. A limitação da assimilação de CO_2 imposta pelo fechamento estomático pode promover um desequilíbrio entre a atividade fotossintética do PSII e os elétrons utilizados para a fotossíntese, levando à superexcitação e consequente dano aos centros de reação do PSII devido à fotoinibição (KRAUSE, 1988). No entanto a imposição da deficiência hídrica não foi suficiente para causar fotoinibição nos dois cultivares estudados (Figura 4 e 5). Estudos revelaram que o PSII das plantas de soja é resistente ao estresse hídrico (KIROVA et al., 2008) e a eficiência quântica potencial do PSII (F_v/F_m) pode não ser alterada pela imposição do estresse por falta de água (OHASHI et al., 2006).

O fluxo específico de dissipação do excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) foi reduzido nas plantas com suspensão da irrigação do cultivar NA5909 e esta redução foi independente do ambiente dos avós e da condição hídrica dos pais, indicando um menor excesso de energia no nível do PSII. O fluxo específico de elétrons com capacidade de reduzir os aceptores finais de elétrons na porção aceptora de elétrons do fotossistema I por centro de reação ativo (RE_0/RC) também foi reduzido com a imposição da deficiência hídrica. Bertolli et al. (2012)

relataram que a diminuição da taxa de transporte de elétron foi mais sensível do que a diminuição do F_v/F_m quando o conteúdo relativo de água diminuiu em plantas de soja. Essa redução do ETR pode ser devido a uma diminuição do consumo de energia (ATP / NADPH) a ser necessária para o metabolismo de fixação de carbono sob déficit de água (Figura 4).

Nas plantas do cultivar BMX Desafio, a redução do PI total foi mais expressiva nas plantas com deficiência hídrica e originadas de avós de Chapadão do Sul. Como PI total reflete a conservação de energia dos fótons absorvidos pelo FSII que serão utilizados para a redução do aceptor final de elétrons do FSI, uma manutenção do fluxo de dissipação de excesso de energia por centro de reação ativo (DI_0/RC) nestas plantas foi esperado (Figura 5).

Alterações nas variáveis físicas da fluorescência transiente da clorofila-a, que parecem ser dependentes do efeito do ambiente dos avós, não influenciaram nas trocas gasosas de plantas com deficiência hídrica. A deficiência hídrica foi severa e não permitiu diferenciar os tratamentos e explicar o quanto o ambiente dos avós e dos pais influenciam no desempenho fisiológico da geração F2.

No cultivar NA5909 foi observada uma influência da memória transgeracional nos parâmetros de trocas gasosas (Figura 6 e 7). As geração F2 irrigadas com pais que passaram por deficiência hídrica e avós de Pato Branco (PB 0/100) apresentaram um aumento de 23% na assimilação de CO_2 , 35% na condutância estomática e 23% na eficiência de carboxilação. A deficiência hídrica dos pais e o ambiente do avós de Pato Branco apresentaram menores reduções do índice de colheita na geração anterior do que as plantas originadas de Itaberá. Sendo assim, filhos de pais com deficiência hídrica, que tiveram respostas positivas na geração anterior, parecem ajustar suas respostas para serem mais eficientes nas trocas gasosas quando passam por irrigação constante.

O período de recuperação das plantas com deficiência hídrica do cultivar NA5909 foi suficientes para recuperar os valores de A , g_s , E e k de plantas de PB 0/0 e IT 100/0. Neste caso, as plantas com avós de Pato Branco e pais com deficiência hídrica, quando passaram por suspensão da irrigação e posterior reidratação (PB 0/0) tendem a ser tão eficiente quanto às plantas irrigadas com os mesmo efeitos parentais. (PB 0/100). A memória do estresse requer não apenas melhora na resposta das plantas ao estresse, mas também a persistência de mecanismos de aclimação após um período de recuperação, quando as plantas

reparam o dano induzido pelo estresse, recuperam a produção de fotoassimilados e retomam as vias assimilatórias (WALTER et al., 2013). No entanto, as plantas IT 100/0 só recuperaram esses valores pelo fato de que as plantas irrigadas de referência (IT 100/100) apresentaram menores valores de A , E , k (Figura 6 e 7).

No cultivar BMX Desafio (Figura 8 e 9) foi observado um efeito de memória transgeracional proporcionado pelo ambiente dos avós, ou seja, filhos irrigados e avós de Chapadão do Sul apresentaram uma redução da A , g_s e k se comparadas com as plantas irrigadas de mães originadas em Primavera do Leste. Estes dados corroboram com os encontrados por Rivas et al (2003) que relatam que em Mudas de *Moringa oleifera* previamente submetidas ao estresse osmótico, tiveram aumento na tolerância à seca, com plantas apresentando maior eficiência no uso da água, maior fotossíntese e aumento da atividade de enzimas antioxidantes em condições de déficit hídrico (Rivas et al., 2013).

No período da reidratação a influência do ambiente parental e dos avós foi evidente. As plantas irrigadas e as com deficiência hídrica originadas dos avós de Chapadão do Sul e pais sempre irrigadas (CHS 100/100 e CHS 100/0) continuaram apresentando reduções dos valores de trocas gasosas em relação ao restante das plantas. No entanto, as plantas que antes tinham menores taxas fotossintéticas (CHS 0/100) igualaram-se com plantas irrigadas de Primavera do Leste (PL 100/100 e PL 0/100), sendo assim, plantas CHS 0/0 na reidratação alcançaram valores altos de taxas fotossintéticas comparáveis às plantas CHS 0/100 (Figura 8 e 9).

As plantas irrigadas que eram netas de avós de Primavera do Leste mantiveram as taxas fotossintéticas do período anterior, porém as plantas em período de reidratação não conseguiram restabelecer os valores de trocas gasosas. Isso permite ressaltar que nem sempre a memória de um ambiente “negativo” pode gerar respostas “positivas” em plantas que também passaram por períodos estressantes. Esse tipo de resposta depende muito da espécie, do genótipo e das flutuações ambientais em que as plantas estão inseridas por diversas gerações. Estresses repetidos podem resultar em aumento da sensibilidade a efeitos deletérios (SKIRYCZ; INZÉ, 2010), atenuação da fotossíntese ou crescimento e desenvolvimento perturbados (SOJA et al., 1997).

Na maioria das vezes, é o ambiente materno que afeta a plasticidade transgeracional, particularmente para espécies autotécundantes com uma pequena variedade de dispersão de sementes (GALLOWAY, 2005). Neste estudo foram

observados efeitos pais e dos avós na fisiologia e crescimento da soja submetida à irrigação constante ou suspensão da irrigação.

Como a assimilação de CO_2 da folha diminui devido ao déficit hídrico e a energia luminosa que chega às folhas permanece semelhante, as plantas enfrentam excesso de energia e tais condições levariam ao acúmulo de EROS e consequente estresse oxidativo (FOYER E SHIGEOKA, 2011). A fim de evitar danos fotooxidativos, as plantas desenvolveram mecanismos fotoprotetores complexos, abrangendo enzimas (por exemplo, superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) e guaicol peroxidase (GPOD) e não enzimáticas (por exemplo, ascorbato, mecanismos de glutathione, α -tocoferol e flavonóis) para eliminar o excesso de EROS (ASADA, 2006). Juntos, esses fatos destacam a importância de uma integração metabólica adequada para permitir que as plantas se aclimatem à seca. Neste estudo, no cultivar NA5909 não foi observada uma resposta padrão da atividade das enzimas antioxidantes para os diferentes tratamentos, apenas casos individuais como, por exemplo, a tendência de um aumento na atividade da GPOD e da peroxidação lipídica em filhas de pais originada em Pato Branco do que as com origens de Itaberá. Além disso, o aumento de teor de peróxido foi mais expressivo em plantas-filhas de pais com deficiência hídrica, independentemente do ambiente dos avós (Figura 10).

No cultivar BMX Desafio a atividade da APX foi significativamente maior nas plantas com deficiência hídrica originadas dos pais também com deficiência hídrica do que as com pais com irrigação constante, independente do ambiente dos avós. Além disso, no período de recuperação as plantas CHS 100/0 e CHS 0/0 tiveram maior atividade da APX do que as plantas IT 100/0 e IT 0/0 (Figura 11).

Com estes resultados, foi observado que não existiu uma relação lógica entre teor de peróxido e peroxidação lipídica, e não necessariamente as plantas que tem maiores atividade das peroxidases possuem menor teor de peróxido ou peroxidação lipídica. Parece que a atividade das enzimas está mais ligada aos efeitos oscilatórios normais do que com o próprio fator estressante ou com memórias transgeracionais. Talvez uma estudo com outras espécies reativas de oxigênio ou complexos não antioxidantes para eliminar EROs explicaria com maior clareza o efeito materno e dos avós.

Respostas melhoradas de trocas gasosas em plantas PB 0/100 e PB 0/0 não implicaram em diferenças dos parâmetros de biomassa e de crescimento. A

deficiência hídrica reduziu os parâmetros de biomassa em todos os tratamentos, independentemente da condição hídrica dos pais ou dos avós. Na geração anterior os pais com deficiência hídrica originada por sementes de Itaberá apresentaram reduções no índice de colheita, no entanto nesta geração os filhos podem ter ajustado o metabolismo para enfrentar o estresse por falta de água e conseguir atingir os mesmo potenciais de crescimento das plantas com avós de Pato Branco (Figura 12).

Um destaque para as alterações na biomassa foi dado para o cultivar BMX Desafio. As plantas que passaram por suspensão da irrigação e as que mantiveram irrigação constante, originadas do ambiente dos avós de Chapadão do Sul e de pais com deficiência hídrica (CHS 0/100 e CHS 0/0), apresentaram menores valores de massa seca do caule, massa seca da raiz, massa seca total, massa seca das folhas bem como redução da área foliar. Estes dados corroboram com os de trocas gasosas, permitindo uma ligação entre o metabolismo do carbono e o crescimento. Sendo assim, a condição hídrica dos pais e o ambiente dos avós podem ter influenciado o desempenho fisiológico das plantas do cultivar BMX Desafio (Figura 13).

6 Conclusão

As condições ambientais experimentadas pais e avós parecem influenciar no crescimento e desenvolvimento das progênies de soja.

As plantas de soja expostas a múltiplos ciclos de seca podem propiciar às progênies uma aclimação diferencial que potencializa seus mecanismos de defesa ou as deixam mais sensibilizadas. No entanto, parece que estas respostas de memória do estresse dependem do genótipo e da intensidade do estresse.

Com este estudo o mecanismo de memória não foi estabelecido, porém ficou claro que independente do mecanismo e do local onde essa memória foi formada, existe um efeito de memória transmitida transgeracionalmente.

Neste estudo, as plantas do cultivar BMX Desafio apresentaram maiores efeitos de memória transgeracional. Foi observado que as plantas netas de avós de Chapadão do Sul e de Primavera do Leste foram fortemente influenciadas pelos avós e pelos pais. Esses efeitos de memória foram observados nas trocas gasosas e nos parâmetros de Biomassa.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

No primeiro estudo, verificou-se a influência do ambiente parental na performance das plantas cultivadas sob diferentes lâminas de irrigação. Esta influência foi observada principalmente nas variáveis fisiológicas (Trocas gasosas) na primeira suspensão da irrigação para o cultivar BMX Desafio, e nos parâmetros de crescimento e produção final das plantas do cultivar NA5909 quando se compara os ambientes de produção de sementes.

O segundo estudo permitiu verificar os efeitos da seca sobre a memória transgeracional principalmente nas plantas do cultivar BMX Desafio. Neste cultivar, foi observado principalmente um decréscimo acentuado da massa seca total das plantas que passaram por suspensão da irrigação e que eram progênies de plantas que também passaram por seca e foram produzidas no ambiente Chapadão do Sul. Quando os avós eram de Pato Branco, as respostas de memória ao estresse parecem ter sido resetadas ou foram eficazes em permitir que as plantas respondessem como as plantas que estavam passando pela primeira vez pelo estresse por seca, talvez pra não limitar excessivamente o crescimento, já que poderiam prever um período de reidratação.

Com este estudo, espera-se desenvolver estratégias que permitam uma definição mais adequada da relação entre o ambiente de produção de sementes e os diferentes ambientes de cultivo no país. Se tal relação for estabelecida de forma consistente, pode-se propor um planejamento mais estratégico para o mercado de sementes nacional, proporcionando a definição de maior compatibilidade entre as regiões produtoras de sementes com os locais de produção comercial, reduzindo as limitações da produção impostas por fatores ambientais locais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant Physiology**, v. 141, n.2, p.391-396, 2006

AZEVEDO NETO, A. D; PRISCO, J. T; ENEAS FILHO, J; DE ABREU, C. E. B; GOMES FILHO, E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, p.87-94, 2006.

BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas**. 1. ed. Jaboticabal: Funep, 2003. 42 p.

BERTOLLI, S. C; RAPCHAN, G. L; SOUZA, G. M. Photosynthetic limitations caused by different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata*. **Photosynthetica**, v.50, n.3, p.329-336, 2012.

BIRD, A. DNA methylation patterns and epigenetic memory. **Genes and Development**, v.16, p.6–21, 2002.

BOYKO, A; KOVALCHUK, I. Genome instability and epigenetic modification—heritable responses to environmental stress? **Current Opinion Plant Biology**, v.14, p.260-266, 2011.

BRADFORD, M. M. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248–254, 1976.

BRUCE, T.J.A; MATTHES, M.C; NAPIER, J.A; PICKETT, J.A. Stressful ‘memories’ of plants: evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v.173, p.603–608, 2007.

CAKMAK, I; HORST, W. J. Effect of aluminum on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). **Physiologia Plantarum**, v.83, p.463-468, 1991.

CASAGRANDE, E. C; FARIAS, J. R. B; NEUMAIER, N; OYA, T; PEDROSO, J; MARTINS, P. K; BRETON, M. C; NEPOMUCENO, A. L. Expressão gênica diferencial durante déficit hídrico em soja. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**. v.13, n. 2, p. 168-184, 2001.

CASSOL, D; DE SILVA, F. S. P; FALQUETO, A. R; BACARIN, M. A. An evaluation of non-destructive methods to estimate total chlorophyll content. **Photosynthetica**, v.46, p.634-636, 2008.

CATUCHI, T. A; VITOLO, H.F; BERTOLLI, S.C; SOUZA, G.M. Tolerance to water deficiency between two soybean cultivars: transgenic versus conventional. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.31, n.3, p. 373-378, 2011.

DAMATTA, F.M; GRANDIS, A; ARENQUE, B.C; BUCKERIDGE, M.S. Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. **Food Research International**, v.43, p.1814-1823, 2010.

FOYER, C.H; SHIGEOKA, S. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. **Plant Physiology**, v.155, p.93-100, 2011.

GALLE, A; FLOREZ-SARASA, I; AOUOUAD, H.E; FLEXAS, J. The Mediterranean evergreen *Quercus ilex* and the semi-deciduous *Cistus albidus* differ in their leaf gas exchange regulation and acclimation to repeated drought and re-watering cycles. **Journal of Experimental Botany**, v.62, p.5207-5216, 2011.

GALLOWAY, L. F., Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. **New Phytologist**, v.166, p.93–99, 2005.

GIANNOPOLITIS, C.N; RIES, S. K. Superoxide dismutases. I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, p. 309-314, 1977.

GOPEFERT, H; ROSSETTI, L. A; SOUZA, J. Eventos generalizados e seguridade agrícola. Brasília: IPEA, Ministério do Planejamento, 78p. (1993).

HAUSER, M.T; AUFSATZ, W; JONAK, C; LUSCHNIG, C. Transgenerational epigenetic inheritance in plants. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.1809, p.459-468, 2011.

HU, T; LIU, S.Q; AMOMBO, E; FU, J.M. Stress memory induced rearrangements of HSP transcription, photosystem II photochemistry and metabolism of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) in response to high-temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v.6, 2015.

IPCC. FIELD, C.B; BARROS,V.R; DOKKEN, D.J. Climate Change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. 2014.

KIROVA, E; TZVETKOVA, N; VASEVA, I; IGNATOV, G. Photosynthetic responses of nitrate-fed and nitrogen-fixing soybeans to progressive water stress. **Journal of Plant Nutrition**, v.31, p. 445-458, 2008.

KRAUSE, G.H. Photoinhibition of photosynthesis: an evaluation of damaging and protective mechanisms. **Physiologia Plantarum**, v.74, p.566-574, 1988.

NAKANO, Y; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v.22, p.867-880, 1981.

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

PASSIOURA JB. **Drought and drought tolerance**. In: Belhassen E, eds. Physiological and Molecular Biological Analysis. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p.1–6, 1997.

RAPER, C. D; KRAMER, P. J. Stress physiology. In: Wilcox, J. R. (Ed.). Soybeans: improvement, production, and uses. Madison, WI: American Society of Agronomy, 1987. p. 589-641.

RIBEIRO, R.V; MACHADO, R.S; MACHADO, E.C; MACHADO, D.F.S.P; MAGALHÃES FILHO, J.R; LANDELL, M.G.A. Revealing drought-resistance and productive patterns in sugarcane genotypes by evaluating both physiological responses and stalk yield. **Experimental Agriculture**. v.49, p.212-224, 2013.

RIVAS, R; OLIVEIRA, M.T; SANTOS, M. G. Three cycles of water deficit from seed to young plants of *Moringa oleifera* woody species improves stress tolerance. **Plant Physiology Biochemistry**, v.63, p.200-208, 2013.

SALES, C.R.G; MARCHIORI, P.E.R; MACHADO, R.S; FONTENELE, A.V; MACHADO, E.C; SILVEIRA, J.A.G; RIBEIRO, R.V. Photosynthetic and antioxidant responses to drought during the sugarcane ripening? **Photosynthetica**, v.53, p.547-554, 2015.

SCHEFFER, M; CARPENTER, S; FOLEY, J.A; FOLKE, C; WALKER, B. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v.413, p. 591-596, 2001.

SKIRYCH, A; INZÉ, D. More from less: Plant growth under limited water. **Current Opinion in Biotechnology**, v.21, p.197–203, 2010.

SOJA, G; EID, M; GANG, H. L; REDL .H. Ozone sensitivity of grapevine (*Vitis vinifera* L.): Evidence for a memory effect in a perennial crop plant? **Phys. Chem. Chem. Phys.** 37, 265–270, 1997.

SOUZA, G.M; CATUCHI, T.A; BERTOLLI, S.C; SORATTO, R.P. **Soybean under water deficit: physiological and yield responses**. In: A comprehensive survey of international soybean research- genetics, physiology, agronomy and nitrogen relationships.1. ed. Rijeka, Croatia: In Tech Open Access Publisher, 2013.p. 273- 298.

STRASSER, B. J; STRASSER, R. J. **Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP-test**. In: MATHIS, P. Photosynthesis: from Light to Biosphere. Montpellier, 1995, p. 977-980.

THELLIER, M; LUTTGE, U. Plant memory: a tentative model. **Plant Biology**, v.15, p.1-12, 2012.

TREWAVAS, A. Aspects of plant intelligence. **Annals of Botany**, v.92, p.1–20, 2003.

URBANEK, H; KUZNIAK-GEBAROWSKI, E; HERKA, K. Elicitation of defense responses in bean leaves by *Botrytis cinerea* polygalacturonase. **Acta Physiologia Plantarum**, v. 13, p. 43-50, 1991.

VERHOEVEN K.J.F., JANSEN J.J., VAN DIJK P.J., BIERE A. Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions. **New Phytologist**, v.185, p.1108-1118, 2010

VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants. **Plant Science**, v.151, p. 59-66, 2000.

WALTER, J; JENTSCH, A; BEIERKUHNLEIN, C; KREYLING, J. Ecological stress memory and cross tolerance in plants in the face of climate extremes. **Environmental and Experimental Botany**, v.94, p.3-8, 2013.