

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo será disponibilizado somente a partir de 03/05/2026

At the author's request, the full text will not be available online until May 3, 2026

**SAMARA MOREIRA PERISSATO**

**ESVERDEAMENTO EM SEMENTES DE SOJA: NOVOS INSIGHTS A PARTIR DO  
ESTUDO DE ASSOCIAÇÃO GENÔMICA AMPLA**

**Botucatu**

**2024**



**SAMARA MOREIRA PERISSATO**

**ESVERDEAMENTO EM SEMENTES DE SOJA: NOVOS INSIGHTS A PARTIR DO  
ESTUDO DE ASSOCIAÇÃO GENÔMICA AMPLA**

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus de Botucatu, para obtenção do título de Doutor em Agronomia/Agricultura.

Orientador: Prof. Dr. Edvaldo Aparecido Amaral da Silva

**Botucatu**

**2024**

P446e Perissato, Samara Moreira  
Esverdeamento em sementes de soja : novos insights a partir do estudo de associação genômica ampla / Samara Moreira Perissato. -- Botucatu, 2024  
92 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu  
Orientador: Edvaldo Aparecidos Amaral da Silva

1. melhoramento genético de soja. 2. retenção de clorofila. 3. genotipagem por sequenciamento. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

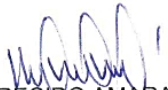
Título:

ESVERDEAMENTO EM SEMENTES DE SOJA: NOVOS INSIGHTS A PARTIR DO ESTUDO DE ASSOCIAÇÃO GENÔMICA AMPLA

AUTORA: SAMARA MOREIRA PERISSATO


ORIENTADOR: EDVALDO APARECIDO AMARAL DA SILVA

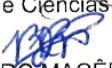
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Agronomia (Agricultura), pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. EDVALDO APARECIDO AMARAL DA SILVA (Participação Presencial)  
Produção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu

  
Prof. Dr. JOÃO PAULO RIBEIRO DE OLIVEIRA (Participação Presencial)  
Instituto de Ciências Agrárias / Universidade Federal de Uberlândia

  
Pesquisador Dr. FERNANDO AUGUSTO HENNING (Participação Virtual)  
Fitotecnia / Embrapa Soja

  
Voluntário Livre-Docente JOÃO NAKAGAWA (Participação Presencial)  
Produção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu

  
Pesquisador Dr. RÔMULO PEDRO MACÊDO LIMA (Participação Presencial)  
Pós-Doutorando - Departamento de Produção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrônomicas

Botucatu, 03 de maio de 2024.



## AGRADECIMENTOS

A Deus, que em meio as provações, me fez lembrar o verdadeiro propósito.

Aos meus amados pais, Jair Francisco Perissato e Suely Moreira Perissato (*in memoriam*), aos quais faltam palavras para agradecer e as lágrimas escorrem pelos olhos aqui, ao tentar.

Ao meu irmão, Matheus Moreira Perissato, meu melhor amigo e bem mais precioso.

Ao meu companheiro de vida, Leandro Bianchi, que não mede esforços para me ver feliz.

A toda minha família Moreira, Perissato e Bianchi.

Ao Prof. Dr. Edvaldo Aparecido Amaral da Silva, pela orientação e imensurável apoio.

Ao Dr. Fernando Augusto Henning, pela consideração e apoio desde minha época de estagiária.

Ao João Paulo Ribeiro-Oliveira, Rômulo Pedro Macêdo Lima e Larissa Chamma pelas contribuições, execução e andamento desse projeto.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Fisiologia e Biologia Molecular de Sementes. Muito obrigada do fundo do coração a cada um de vocês que esteve ao meu lado nessa caminhada.

À todos os professores e funcionários da FCA.

Ao Departamento de Produção Vegetal FCA - UNESP Botucatu, pela estrutura e toda equipe de trabalho.

Aos membros da banca examinadora pelo aceite do convite, contribuições e por participarem desse marcante momento.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ), pela bolsa de estudos concedida (Processo 140278/2019-2).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo financiamento do projeto de pesquisa (Projeto Temático Fapesp/NWO – Processo 17/50211-9).



## RESUMO

Os programas de melhoramento genético de soja tradicionalmente focam na seleção de genótipos superiores em relação a características agrônômicas, mas frequentemente negligenciam a qualidade das sementes. O “problema da semente verde” tem causado sérios danos às áreas agrícolas de soja em todo o mundo, especialmente devido às mudanças climáticas em curso. Compreender a base molecular responsável pela retenção de clorofila em sementes maduras é um passo crucial para avançar programas de seleção visando qualidade de sementes e grãos. Neste trabalho, após uma revisão robusta acerca do esverdeamento de sementes, utilizou-se uma abordagem de genotipagem por sequenciamento (GBS) acoplada a estudos de associação genômica ampla (GWAS) em 156 genótipos de soja, que incluem dois genitores contrastantes, IAC-100 e CD-215, além de 154 linhagens endogâmicas recombinantes (RILs). Essa análise buscou correlacionar genótipo e fenótipo a partir da porcentagem de sementes esverdeadas e do sequenciamento de DNA dessa população segregante. Constataram-se diferenças entre os dois genitores e os indivíduos RILs quanto ao caráter do esverdeamento, com variações de 0,25% a 52%. A herdabilidade do caráter, considerando as safras de 2017/2018 e 2019/2020, foi de 96% e 98%. Os dados de GBS da última safra resultaram em um painel relativamente denso de marcadores SNP. Seis marcadores SNP em regiões genômicas associadas à retenção de clorofila foram identificados por meio da análise GWAS, mostrando uma interação moderada a forte para quatro alelos SNP localizados no cromossomo 15. O posicionamento de cada marcador SNP encontrado no genoma da soja, em combinação com a análise do decaimento do desequilíbrio de ligação, possibilitou a identificação de sete genes candidatos associados à problemática do esverdeamento em sementes. Esses achados podem ser valiosos para programas de melhoramento genético, facilitando a seleção assistida por marcadores e a obtenção de plantas mais tolerantes à retenção de clorofila.

**Palavras-chave:** melhoramento genético de soja; esverdeamento em sementes; retenção de clorofila; genotipagem por sequenciamento; associação genômica ampla.



## ABSTRACT

Soybean breeding programs have traditionally focused on selecting superior genotypes for agronomic traits but often neglect seed quality. The "greenish seeds problem" has caused significant damage to soybean fields worldwide, particularly due to ongoing climate changes. Understanding the molecular basis of chlorophyll retention in mature seeds is crucial to advancing breeding programs to improve seed and grain quality. In this study, following a comprehensive review of soybean greenish seeds, a genotyping-by-sequencing (GBS) approach was combined with genome-wide association studies (GWAS) on 156 soybean genotypes, from which the parents presented contrasting greenish seeds incidence, IAC 100 and COODETEC 215 incidence (one had high and the other had low incidence), as well as 154 recombinant inbred lines (RILs). This analysis aimed to correlate genotype and phenotype based on the percentage of greenish seeds and the DNA sequencing of this segregating population. Differences were observed between the two parents and the RILs regarding the greenish seeds trait, with variations ranging from 0.25% to 52%. The trait heritability, considering the 2017/2018 and 2019/2020 growing seasons, was 96% and 98%, respectively. The GBS data from the 2019/2020 season resulted in a relatively dense panel of SNP markers. Six SNP markers in genomic regions associated with chlorophyll retention were identified through GWAS analysis, showing moderate to strong interactions for four SNP alleles located on chromosome 15. The positioning of each identified SNP marker in the soybean genome, combined with linkage disequilibrium decay analysis, enabled the identification of seven candidate genes associated with the greenish seeds problem. These findings may prove useful for breeding programs, facilitating marker-assisted selection, and the development of more tolerant plants for chlorophyll retention.

**Keywords:** soybean breeding; greenish seeds; chlorophyll retention; genotyping by sequencing; genome-wide association.



## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

|         |  |
|---------|--|
| ANOVA   | Análise de variância                                       |
| CCEs    | ChI-catabolic enzymes                                      |
| DNA     | Ácido desoxirribonucleico                                  |
| ERO     | Espécies Reativas de Oxigênio                              |
| EUA     | Estados Unidos da América                                  |
| FarmCPU | Fixed and random model Circulating Probability Unification |
| GBS     | Genotipagem por sequenciamento                             |
| GLM     | Modelo Linear Generalizado                                 |
| GS      | Precisão do melhoramento                                   |
| GWAS    | Genome-Wide Association Studies                            |
| LD      | Desequilíbrio de ligação                                   |
| MAF     | Frequência Alélica Mínima                                  |
| MCS     | metal-chelating substance                                  |
| MLM     | Mixed Linear Model   |
| MQ      | Qualidade de mapeamento                                    |
| PA      | Plântulas anormais   |
| PCA     | Análise de Componentes Principais                          |
| PN      | Plântulas normais  |
| PV      | Plântulas vigorosas  |
| QTLs    | Quantitative Trait Loci                                    |
| RAS     | Regra para Análises de Sementes                            |
| RILs    | Linhagens endogâmicas recombinantes                        |
| RNA     | Ácido ribonucleico   |
| RNase   | Ribonuclease   |
| SEV     | Sementes esverdeadas                                       |
| SM      | Sementes mortas  |
| SNPs    | Single Nucleotid Polymorfism                               |



## LISTA DE SÍMBOLOS

|                     |  |
|---------------------|--|
| Q-Q                 | Quantile-Quantile plot   |
| HE                  | Regressão linear de Haseman-Elston   |
| m                   | metros   |
| mm                  | milímetros   |
| Chl                 | clorofila  |
| Mg                  | magnésio   |
| PaO                 | oxigenasse   |
| ABA                 | Ácido abscísico  |
| ppm                 | partes por milhão  |
| ha                  | hectares   |
| Kg ha <sup>-1</sup> | quilograma por hectare   |
| t ha <sup>-1</sup>  | tonelada por hectare   |
| °C                  | Graus Celsius  |
| rho                 | coeficiente de correlação de Spearman  |
| $\hat{\sigma}_g^2$  | variância genética   |
| $\hat{\sigma}_f^2$  | variância fenotípica   |
| $\sigma_{B/A}^2$    | variância dos genótipos dentro do ano de produção/safra                              |
| $\sigma^2$          | variância residual   |
| $r$                 | número de repetições   |
| $h^2$               | herdabilidade  |
| $CV_g$              | coeficiente de variação genética   |
| $\hat{m}$           | média dos genótipos no ano de condução experimental/safra                            |
| $CV_g$              | coeficiente de variação genética   |
| $CV_e$              | coeficiente de variação ambiental  |
| $CV_g/CV_e$         | Razão entre o coeficiente de variação genético e o coeficiente de variação ambiental |
| $r^2$               | correlação ao quadrado   |
| p                   | probabilidade  |
| W                   | Estatística do teste de Shapiro-Wilk   |
| $^1F$               | Estatística do teste de Levene   |
| $^2F$               | Estatística do teste de Snedecor   |

|    |                         |
|----|-------------------------|
| GL | Graus de liberdade      |
| QM | Quadrado Médio          |
| CV | Coeficiente de variação |
| Mb | Megabase                |

## SUMÁRIO

|              |   |           |
|--------------|---|-----------|
| <b>1</b>     | <b>INTRODUÇÃO .....</b>   | <b>17</b> |
| <b>2</b>     | <b>REVISÃO DE LITERATURA .....</b>  | <b>20</b> |
| <b>2.1</b>   | <b>Esverdeamento: uma visão clássica sobre a problemática em<br/>grãos e sementes de soja .....</b>                               | <b>20</b> |
| <b>2.2</b>   | <b>De onde surge o problema de esverdeamento em soja? .....</b>   | <b>21</b> |
| <b>2.3</b>   | <b>A clorofila em grãos/sementes .....</b>  | <b>24</b> |
| <b>2.4</b>   | <b>O impacto sobre a cadeia produtiva .....</b>   | <b>29</b> |
| <b>2.4.1</b> | <b>Prejuízos à comercialização de grãos .....</b>   | <b>30</b> |
| <b>2.4.2</b> | <b>Prejuízos à comercialização de sementes .....</b>  | <b>31</b> |
| <b>2.5</b>   | <b>Base genética como fator de seleção para qualidade de<br/>sementes .....</b>   | <b>34</b> |
| <b>3</b>     | <b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>   | <b>38</b> |
| <b>3.1</b>   | <b>Material vegetal e produção das sementes de soja .....</b>   | <b>38</b> |
| <b>3.2</b>   | <b>Avaliação da qualidade de sementes e fenotipagem .....</b>   | <b>39</b> |
| <b>3.3</b>   | <b>Genotipagem e processamento de marcadores SNP .....</b>  | <b>41</b> |
| <b>3.4</b>   | <b>GWAS e correlação entre os marcadores SNP com o fenótipo .....</b>   | <b>42</b> |
| <b>3.5</b>   | <b>Desequilíbrio de ligação, identificação e codificação de genes<br/>candidatos .....</b>  | <b>43</b> |
| <b>4</b>     | <b>RESULTADOS .....</b>   | <b>45</b> |
| <b>4.1</b>   | <b>Análise fenotípica do esverdeamento em sementes e<br/>caracterização de plântulas na população de GWAS .....</b>               | <b>45</b> |
| <b>4.2</b>   | <b>Caracterização e distribuição dos marcadores SNP ao longo dos<br/>cromossomos de soja .....</b>                                | <b>51</b> |
| <b>4.3</b>   | <b>GWAS para o caráter esverdeamento em sementes de soja .....</b>  | <b>53</b> |
| <b>4.4</b>   | <b>Genes candidatos nas regiões próximas aos marcadores SNP<br/>associados ao caráter esverdeamento em sementes de soja .....</b> | <b>56</b> |
| <b>5</b>     | <b>DISCUSSÃO .....</b>  | <b>60</b> |
| <b>6</b>     | <b>CONCLUSÕES .....</b>   | <b>66</b> |
|              | <b>REFERÊNCIAS .....</b>  | <b>67</b> |
|              | <b>APÊNDICE A - Avaliação da incidência de sementes esverdeadas<br/>em lotes de soja .....</b>                                    | <b>79</b> |

|  |           |
|--|-----------|
| <b>APÊNDICE B - Caracterização Fisiológica de plântulas desenvolvidas a partir de sementes das linhagens recombinantes híbridas (RILs) e dos dois parentais contrastantes (IAC-100 e CD-215) produzidas na safra 2019/20 em comparação à porcentagem de sementes esverdeadas .....</b> | <b>80</b> |
| <b>APÊNDICE C - Correlação entre as quatro variáveis fisiológicas de caracterização de plântulas e o caráter esverdeamento em sementes de soja .....</b>   | <b>81</b> |
| <b>APÊNDICE D - Estatística dos reads, do mapeamento e da cobertura genômica a partir dos dados de GBS .....</b>   | <b>82</b> |
| <b>APÊNDICE E - Valores de estatística, probabilidade (p) e parâmetros genéticos para as variáveis de caracterização de plântulas avaliadas Glycine Max (L.) Merr na safra avaliada 2019/20 .....</b>  | <b>86</b> |
| <b>APÊNDICE F - Detecção e anotação dos marcadores SNP a partir dos dados de GBS .....</b>   | <b>87</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

É indiscutível que o esverdeamento em sementes de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) seja um problema que afeta o mercado global da *commodity* (França-Neto *et al.*, 2012, Teixeira *et al.*, 2020, Pelissari; Coimbra, 2023) mas lacunas sobre componentes genéticos e moleculares ainda fragilizam o avanço do melhoramento contra a problemática. Essa desordem tem se tornado assunto de constantes debates no cenário agrícola atual, principalmente devido às mudanças climáticas, e o incipiente entendimento do ponto de vista molecular, quanto aos genes responsáveis pela degradação da clorofila nas sementes.

Embora o caminho molecular seja incerto, está claro que a persistência da clorofila em sementes maduras resulta em redução da qualidade fisiológica como germinação e vigor (Zorato *et al.*, 2007; Pádua *et al.*, 2009; Pardo *et al.*, 2015; Teixeira *et al.*, 2016, Arruda *et al.*, 2016; Teixeira *et al.*, 2020), prejuízos para indústria de processamento de óleo (Minguez-Mosquera *et al.* 1990; Tautorus; Low, 1993) e menor produtividade da lavoura (França-Neto *et al.*, 2012).

As causas deste distúrbio fisiológico estão intrinsecamente relacionadas com a morte ou maturação precoce da planta-mãe (França-Neto *et al.*, 2012; Gallo *et al.*, 2012; Mandarino, 2012). Sob esta perspectiva, a hipótese é de que no momento do desenvolvimento e maturação dos grãos/sementes, a planta-mãe tenha sofrido algum estresse biótico e/ou abiótico, levando à produção massiva de sementes com retenção de clorofila (Mandarino, 2005; Pádua *et al.*, 2009; Mandarino, 2012). No que tange a fatores climáticos, a retenção de clorofila em sementes de soja está principalmente associada com baixa umidade e altas temperaturas durante a fase de maturação, com estas sementes esverdeadas detendo um valor econômico reduzido devido a uma série de características fisiológicas e bioquímicas comprometidas, como redução na atividade enzimática de ureases e lipoxigenases, conteúdo inferior de fitatos e menor rendimento na produção de derivados proteicos, além de necessitarem de maiores custos para o refinamento (Mandarino, 2012; Teixeira *et al.*, 2016).

O esverdeamento em sementes tem se tornado mais frequente em diversas regiões produtoras devido às mudanças ambientais e eventos extremos, como ondas de calor, secas e chuvas irregulares, que afetam diretamente o ciclo de crescimento das culturas agrícolas, prejudicando manejos mais assertivos na produção de sementes de alta qualidade. Tais manejos incluem, a escolha adequada da época de

semeadura, colheita em fase ideal e manejo químico (Carvalho *et al.*, 2020; Ajala-Luccas *et al.*, 2023). O impacto dos estresses ambientais na qualidade das sementes e grãos já é bem conhecido (França-Neto *et al.*, 2012, Ludwig *et al.*, 2023), mas, em última análise, essa condição adversa na produção agrícola leva à insegurança alimentar e perdas econômicas.

Para enfrentar esses desafios, várias abordagens vêm sendo propostas, desde práticas de manejo eficazes a estratégias de adaptação, como seleção de cultivares resistentes incluindo a engenharia genética (Fatima; Jan, 2023). Teixeira *et al.* (2016), por meio de análises de microarranjos em sementes de soja de cultivar suscetível à retenção de clorofila submetida a déficit hídrico e altas temperaturas, identificaram genes relacionados à fotossíntese que codificam proteínas de ligação à clorofila (*STAY-GREEN 1 – D1* e *STAY-GREEN 2 – D2*) e codificadores de enzimas envolvidas na via de degradação da clorofila (*PHEOPHORBIASE 2 – PPH2* e *NON-YELLOW COLORING 1 – NYC1\_1*) que possuem expressão diminuída nesta cultivar. Além disso, ao realizar ensaios de expressão relativa em sementes suscetível e tolerante ao esverdeamento, encontraram que sementes totalmente maduras da cultivar tolerante apresentavam maior expressão desses genes.

Estudos envolvendo estratégias com *Single Nucleotid Polymorfism* (SNPs) em programas de melhoramento permitiram a seleção precisa de características desejáveis, como composição e tamanho (Ravelombola *et al.*, 2021), peso (Zhang *et al.*, 2016) e longevidade (Naflath, *et al.*, 2022). Associação de outras ferramentas como GWAS e GBS já provou ser eficiente na identificação de marcadores moleculares associados a parâmetros de rendimento em soja (Ravelombola *et al.*, 2021). No entanto, ainda não há registros na literatura que abordem essas técnicas em investigações relacionadas ao esverdeamento das sementes de soja.

A adoção de abordagens multifacetadas, que integrem técnicas avançadas de melhoramento genético e práticas agrônômicas disruptivas, busca oferecer insights valiosos sobre como a produção de soja pode se adaptar às mudanças nas condições ambientais, além de mitigar problemas relacionados à retenção de clorofila nas sementes. Nesse contexto, a genotipagem por sequenciamento (GBS) e os estudos de associação genômica ampla (GWAS) em 154 linhagens endogâmicas recombinantes (RILs), incluindo os genitores contrastantes IAC-100 e CD-215, permitiram avaliar a qualidade fisiológica das sementes e o perfil genético dessa população, com objetivo de identificar marcadores genéticos em um painel

biotecnológico associado ao esverdeamento das sementes de soja, visando contribuir para a melhoria da produção de sementes de soja frente às mudanças climáticas.

## 6 CONCLUSÕES

- 1) A população RILs do presente estudo apresenta alta herdabilidade nas duas safras avaliadas ( $h^2$ : 0.96-0.98), ampla variabilidade genética ( $CV_g = 78.31\%$ ) e uma razão  $CV_g/CV_e$  elevada e superior a 1 (2.77), indicando a predominância do genótipo na característica de esverdeamento das sementes de soja e demonstrando sua aptidão para análises de GWAS.
- 2) Seis marcadores SNPs são significativamente associados à retenção de clorofila nas sementes de soja. Quatro desses marcadores localizam-se no cromossomo 15, enquanto os outros dois estão localizados nos cromossomos 16 e 18.
- 3) Por meio do GWAS, sete genes associados ao fenótipo de esverdeamento das sementes de soja foram identificados. Destes, três genes são funcionalmente anotados e caracterizados (B, D e F), dois são classificados como codificadores de proteínas hipotéticas (C e E) e os outros dois como genes não caracterizados (A e G).

## REFERÊNCIAS

- ADAMS, C.A.; FJERSTAD, M.C.; RINNE, R.W. Characteristics of soybean seed maturation: necessity for slow dehydration. **Crop Science**, Madison, v.23, n.2, p.265-267, 1983.
- AHMAD, I.S.; REID, J.F.; PAULSEN, M.R.; SINCLAIR, J.B. Color Classifier for Symptomatic Soybean Seeds Using Image Processing. **Plant Disease**, v.83, n.4, p. 320-327, 1999.
- AJALA-LUCCAS, D.; RIBEIRO-OLIVEIRA, J. P.; TEIXEIRA, R. N.; DUCATTI, K. R.; FRANÇA-NETO, J. B.; HILHORST, H. W. M.; SILVA, E. A. A. The Seed–Seedling Transition in Commercial Soybean Cultivars with the Presence of Greenish Seeds in the Sample: A Perspective from Classical Genetic Parameters. **Agronomy**, n 13, v.8, 2023.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p.711-728, 2013.
- ALVES, E. O que significam as medidas de produtividade da agricultura? **Revista de economia e agronegócio**, v.8, n.3, p. 349-370, 2010.
- AMIR-SHAPIRA, D.; GOLDSCHMIDT, E. E.; ALTMAN, A. Chlorophyll catabolism in senescing plant tissues: in vivo breakdown intermediates suggest different degradative pathways for citrus fruit and parsley leaves. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.84, p.1901- 1905, 1987.
- APEL, K; HIRT, H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. **Annual Review Plant Biology**. v. 55, p. 373–99, 2004.
- ARMSTEAD, I. et al. Cross-species identification of Mendel's I locus. **Science**, v. 315, n. 5808, p. 73-73, 2007.
- ARMSTEAD, I. et al. From crop to model to crop: identifying the genetic basis of the staygreen mutation in the Lolium/Festuca forage and amenity grasses. **New Phytologist**, v. 172, n. 4, p. 592-597, 2006.
- ARRUDA, M. H. M.; MENEGHELLO, G. E.; VIEIRA, J. F.; GADOTTI, G. I. Physiological quality of soybean seed lots with different percentages of greenish seeds. **Magistra**, v. 28, p. 194-200, 2016.
- ASADA, K. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions. **Plant Physiology**, v. 141, pp. 391–396, 2006.
- BARRY C. S. The stay-green revolution: Recent progress in deciphering the mechanisms of chlorophyll degradation in higher plants. **Plant Science**, v. 176, n. 3, p. 325-333, 2009.

BATISTA, T. B. et al. A Reliable Method to Recognize Soybean Seed Maturation Stages Based on Autofluorescence-Spectral Imaging Combined With Machine Learning Algorithms. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p.2-14, 2022.

BATISTA, T. B. **Maturação em sementes de soja: estádios reprodutivos, degradação da clorofila e aquisição da qualidade fisiológica**. 2022. Tese (Doutorado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agronômica, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2022.

BOHNER, H. **Green soybeans**. Ministry of Agriculture, Food and Rural Affairs, Ontario, 2002. Disponível em: <<http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/facts/greenbeans02.htm>>.

BORÉM, A.; CAIXETA, E. T. [ed.]. **Marcadores Moleculares**. Viçosa. 532 p. 2009.

BORÉM, A.; FRITSCHÉ-NETO, R. [ed.]. Biotecnologia aplicada ao melhoramento de plantas. Visconde do Rio Branco: **Suprema**, 336 p. 2013.

BORISJUK, L.; NGUYEN, T.H.; NEUBERGER, T.; RUTTEN, T.; TSCHIERSCH, H.; CLAUS, B.; FEUSSNER, I.; WEBB, A.G.; JAKOB, P.; WEBER, H.; WOBUS, U.; ROLLETSCHEK, H. Gradients of lipid storage, photosynthesis and plastid differentiation in developing soybean seeds. **New Phytologist**, v.167, p. 761–776, 2005.

BRADBURY, P. J.; ZHANG, Z.; KROON, D. E.; CASSTEVENS, T. M.; RAMDOSS, Y.; BUCKLER, E. S. TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples. **Bioinformatics**, v. 23, p. 2633-2635, 2007.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes** / Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília: Mapa/ACS, 2009, 398 p.

CARRÃO-PANIZZI, M. C.; KITAMURA, K. Isoflavone content in Brazilian soybean cultivars. **Breeding Science**, v. 45, n. 3, p. 295-300, 1995.

CARVALHO, E. V. et al. A época de semeadura na produção de sementes de soja em condições de várzea tropical. **Revista Sítio Novo**, v. 5, n. 1, p. 100-117, 2020.

CHAMMA, L.; SILVA, G. F. D.; PERISSATO, S. M.; ALIEVI, C.; CHAVES, P. P. N.; GIANDONI, V. C. R.; CALONEGO, J. C.; SILVA, E. A. A. Does forced plant maturation by applying herbicide with desiccant action influence seed longevity in soybean? **Plants**, v.12, n.15, p.2769, 2023.

CIONI, M.; PINZAUTI, G.; VANNI, P. Comparative biochemistry of the glyoxylate cycle. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.70, n.1, p.1-26, 1981.

CLERKX, E.J.M.; VRIES, B.; RUYSS, G.J.; GROOT, S.P.C.; KOORNNEEF, M. Characterization of *green seed*, an Enhancer of *abi3-1* in Arabidopsis That Affects Seed Longevity. **Plant Physiology**, v. 132, p. 1077–1084, 2003.

CONAB. COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Brasilian Crop Assessment: grains: Third Assessment**, Brasília, DF, 2012. Disponível em:

[http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/12\\_12\\_17\\_15\\_11\\_39\\_boletim\\_ingles\\_dezembro\\_2012.pdf](http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/12_12_17_15_11_39_boletim_ingles_dezembro_2012.pdf)>. Acesso em: 20 de outubro de 2024.

COSTA, N.P.; FRANÇA-NETO, J.B.; PEREIRA, J.E.; MESQUITA, C.M.; KRZYZANOWSKI, F.C.; HENNING, A.A. Efeito de sementes verdes na qualidade fisiológica de sementes de soja. **Revista Brasileira de Sementes**, Londrina, v.23, n.2, p.102-107, 2001.

COSTAMILAN, L. M.; CARRÃO-PANIZZI, M. C.; STRIEDER, M. L.; BERTAGNOLLI, P. F. **Indicações técnicas para a cultura da soja no Rio Grande do Sul e em Santa Catarina, safras 2012/2013 e 2013/2014**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2012.

CRUZ, C. D. et al. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, 2012.

CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. 1. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, 2005.

CRUZ, C. D. **Programa Genes: estatística experimental e matrizes**. 1. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, 2006.

CURTY, C.; ENGEL, N.; GOSSAUER, A. Evidence for a monooxygenase-catalyzed primary process in the catabolism of chlorophyll. **FEBS letters**, v. 364, n. 1, p. 41-44, 1995.

DING, W.; ZHANG, X.; LIU, D.; LI, C.; WANG, C.; SUN, R.; JIN, X.; GUI, N.; ZHAO, J.; XING, H. Genome-Wide Association Studies of Plant Architecture-Related Traits in the Chinese Soybean Mini Core Collection. **Agronomy**, v. 12, n. 4, 817, 2022.

EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2. Ed. Brasília, DF: Embrapa Solos. 2006.

FANG, C.; LI, C.; LI, W.; WANG, Z.; ZHOU, Z.; SHEN, Y.; WU, M.; WU, Y.; LI, G.; KONG, L. A.; LIU, C.; JACKSON, S. A.; TIAN, Z. Concerted evolution of D1 and D2 to regulate chlorophyll degradation in soybean. **The Plant Journal**, v. 77, n. 5, p. 700–712, 2014.

FATIMA, A.; JAN, S. A. Approaches for sustainable production of soybean under current climate change condition. **MOJ Biology and Medicine**, v. 8, p. 27-31, 2023.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E. **Stages of soybean development**. Ames: State University of Science and Technology, 1977. 11 p.

FINKELSTEIN, R. et al. Molecular aspects of seed dormancy. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 387-415, 2008.

FRANÇA-NETO, J. B.; PÁDUA, G. P.; KRZYZANOWSKI, F. C.; CARVALHO, M. L. M.; HENNING, A. A.; LORINI, I. **Semente Esverdeada de Soja: Causas e Efeitos Sobre o Desempenho Fisiológico – Série Sementes**. Londrina: Embrapa Soja, 2012.

FRANÇA-NETO, J.B. et al. **Tecnologia da produção de semente de soja de alta qualidade**. Londrina: Embrapa Soja, 2016.

FRANÇA-NETO, J.B.; KRZYZANOWSKI, F.C.; BRUMATTI, P.; PADUA, G.; COSTA, N.P. Removal of green seeds of soybean from seed lots by processing. In: **INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION CONGRESS**, 28., 2007, Foz do Iguaçu, [...]. Foz do Iguaçu: Seed Symposium Abstracts, 2007.

FRANÇA-NETO, J.B.; PÁDUA, G.P.; CARVALHO, M.L.M.; COSTA, O.; BRUMATTI, P.S.R.; KRZYZANOWSKI, F.C.; COSTA, N.P. da; HENNING, A.A.; SANCHES, D.P. **Semente esverdeada de soja e sua qualidade fisiológica**. Londrina: Embrapa Soja, 2005.

FRANÇA-NETO, J.B.; SHATTERS, R.G. Jr.; WEST, S.H. Developmental pattern of biotinylated proteins during embryogenesis and maturation of soybean seed. **Seed Science Research**, v.7, n.4, p.377-384, 1997.

GALLO, C.; ENRICO, J. M.; CRAVIOTTO, R.; ARANGO, M. Variabilidad de la viabilidad y vigor de lotes de semillas de soja con presencia de simientes verdes pertenecientes a cultivares de distintos grupos de maduración producidos en das fechas de siembra. **Revista de Investigaciones Agropecuarias**, v. 38, n. 2, p. 133-140, 2012.

GASQUES, G.J.; BASTOS, E.T.; VALDES, C.; BACCHI, M.R.P. Produtividade da agricultura brasileira e os efeitos de algumas políticas. **Revista de Política Agrícola**, v.3, n.3, p.83-92, 2012.

GAUT, B. S.; LONG, A. D. The lowdown on linkage disequilibrium. **Plant Cell**, v. 15, p. 1502-1506, 2003.

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

GOMES, M.S.; SINNECKER, P.; TANAKA, R.T.; LANFER-MARQUEZ, U.M. Effect of harvesting and drying conditions on chlorophyll levels of soybean (*Glycine max* L. Merr). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.51, n.6, p.1634-1639, 2003.

GROLI, E. L. **Seleção de genótipos de soja com alto potencial agrônômico e resistência ao complexo de percevejos**. 2016. Dissertação (Mestrado em Agronomia - Genética e Melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2016.

GUPTA, P. K.; RUSTGI, S.; KULWAL, P. L. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: present status and future prospects. **Plant Molecular Biology**, v. 57, p. 461-485, 2005.

HARRELL, E. F. JR.; DUPONT, C. **Hmisc: a package of miscellaneous R functions**. *R package version 4.4-0* (CRAN.R-project.org/package=Hmisc), 2020.

HEATON, J. W.; MARANGONI, A. G. Chlorophyll degradation in processed foods and senescent plant tissues. **Trends in Food Science & Technology**, v. 7, n. 1, p. 8-15, 1996.

HOHENFELD, C. S.; PASSOS, A. R.; CARVALHO, H. W. L.; OLIVEIRA, S. A. S.; OLIVEIRA, E. J. Genome-wide association study and selection for field resistance to cassava root rot disease and productive traits. **PLoS One**, v. 17, n. 6, 2022.

HÖRTENSTEINER, S. NCC malonyltransferase catalyses the final step of chlorophyll breakdown in rape (*Brassica napus*). **Phytochemistry**, v. 49, n. 4, p. 953-956, 1998.

HÖRTENSTEINER, S.; KRÄUTLER, B. Chlorophyll breakdown in higher plants. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1807, n. 8, p. 977-988, 2011.

HWANG, E. Y.; SONG, Q.; JIA, G.; SPECHT, J. E.; HYTEN, D. L.; COSTA, J.; CREGAN, P. B. A genome-wide association study of seed protein and oil content in soybean. **BMC Genomics**, v. 15, 1, 2014.

JOHNSON-FLANAGAN, A.M.; SPENCER, M.S. Chlorophyllase and peroxidase activity during degreening of maturing canola, (*Brassica napus*) and mustard (*Brassica juncea*) seed. **Physiologia Plantarum**, v.97, p.353-359, 1996.

KÖRBER, N. et al. Agronomic and seed quality traits dissected by genome-wide association mapping in *Brassica napus*. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 386, 2016.

KUSABA, MAKOTO; TANAKA, AYUMI; TANAKA, RYOUICHI. Stay-green plants: what do they tell us about the molecular mechanism of leaf senescence. **Photosynthesis research**, v. 117, p. 221-234, 2013.

LI, H.; DURBIN, R. Fast and accurate short read alignment with BurrowsWheeler transform. **Bioinformatics**, v. 25, n. 14, p. 1754–1760, 2009.

LI, X. et al. Genome-wide association study of four yield-related traits at the R6 stage in soybean. **BMC Genetics**, v. 20, n. 1, mar. 2019.

LIMA et al. Molecular characterization of the acquisition of longevity during seed maturation in soybean. **Plos One**, v. 12, n. 7, 2017.

LIU, L. et al. A high-density SNP map for accurate mapping of seed fibre QTL in *Brassica napus* L. **PLoS ONE**, v. 8, n. 12, p. e83052, 2013.

LUDWIG, E. J.; NUNES, U. R.; SANTOS, C. V.; ZINI, P. B.; KLEINPAUL, J. A.; BASTIANI, G. G. Estresse hídrico na qualidade fisiológica de sementes de soja tratadas com tiametoxam e polímeros. **Research, Society and Development**, v. 12, n. 10, 2023.

MAILER, R. J.; ORCHARD, O.; VONARX, M. M.; WRATTEN, N. The influence of cultivar and environment on the chlorophyll concentration of Australian canola seed. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, v. 43, n. 2, p.169-176, 2003.

MAMIDI, S.; LEE, R. K.; GOOS, J. R.; MCCLEAN, P. E. Genome-wide association studies identifies seven major regions responsible for iron deficiency chlorosis in soybean (*Glycine max*). **PLoS One**, v. 9, n. 9, e107469, 2014.

MANDARINO, J. M. G. **Coloração esverdeada nos grãos de soja e seus derivados**. Londrina: Embrapa Soja, 2005.

MANDARINO, J. M. G. **Grãos verdes: Influência na qualidade dos produtos à base de soja – Série Sementes**. Londrina: *Embrapa Soja*, 2012.

MAPA - MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO. **Valor bruto da produção dos principais produtos agropecuários**. *Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*, 2023. Disponível em: <<http://www.agricultura.gov.br/>> Acesso: 03 maio 2023.

MARCOS-FILHO, J. Seed vigor testing: an overview of the past, present and future perspective. **Scientia Agricola**, v. 72, n. 4, p. 363-374, 2015.

MARSCHNER, I. C. glm2: Fitting generalized linear models with convergence problems. **The R Journal**, v. 3, p. 12-15, 2011.

MARTIN, C. J.; TORKAMANEH, D.; ARIF, M.; PAULS, K. P. Genome-wide association study of seed folate content in common bean. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 696423, 2021.

MARTÍNEZ, G.A. et al. Characterization of peroxidase-mediated chlorophyll bleaching in strawberry fruit. **Phytochemistry**, v. 58, p.379-387, 2001.

MATILE, P.; HÖRTENSTEINER, S.; THOMAS, H. Chlorophyll degradation. **Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology**, v.50, p.67-95. 1999.

MENG, B.; WANG, T.; LUO, Y.; GUO, Y.; XU, D.; LIU, C.; ZOU, J.; LI, L.; DIAO, Y.; GAO, Z.; HU, Z.; ZHENG, X. Identification and allele combination analysis of rice grain shape-related genes by genome-wide association study. **International Journal of Molecular Science**, v. 23, 1065, 2022.

MIN, D.B.; BOFF, J.M. **Chemistry and reaction of singlet oxygen in foods**. Disponível em: <[http:// ww.ift.org/ publications/crfsfs.pdf](http://ww.ift.org/publications/crfsfs.pdf)>. Acesso em 30 de maio de 2023.

MINGARDO, M. **SOJA VERDE É UM SÉRIO PROBLEMA**. Revista Rural, ver. 91. São Paulo, 2005. Disponível em: <[https://www.revistarural.com.br/Edicoes/2005/artigos/rev91\\_sojaverde.htm](https://www.revistarural.com.br/Edicoes/2005/artigos/rev91_sojaverde.htm)>.

MINGOTI, S. A. **Análise de dados através de métodos de estatística multivariada: uma abordagem aplicada**. 1. Ed. Belo Horizonte, MG: *Editora UFMG*, 2007.

MINGUEZ-MOSQUERA, M. I. et al. Pigments present in virgin olive oil. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 67, n. 3, p. 192-196, 1990.

MÖLLER, M. **Identificação de QTLs em soja associados à resistência aos percevejos e a caracteres agronômicos utilizando a abordagem de mapeamento multivariado**. 2017. Tese (Doutorado em Ciências – Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2017.

MORRIS, K. et al. Trait to gene analysis reveals that allelic variation in three genes determines seed vigour. **New Phytologist**, v. 212, n. 4, p. 964–976, dez. 2016.

NAFLATH T. V.; RAJENDRA, P. S.; RAVIKUMAR, R. L. Population structure and genetic diversity characterization of soybean for seed longevity. **PLoS ONE**, v. 17, n. 12, 2022.

NAMBARA, E. et al. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. **Seed Science Research**, v. 20, n. 2, p. 55-67, 2010.

OBERHUBER, M. et al. Chlorophyll breakdown: on a nonfluorescent chlorophyll catabolite from spinach. **Helvetica Chimica Acta**, v.84, p.2615- 2627, 2001.

OBERHUBER, M.; KRÄUTLER, B. Breakdown of chlorophyll, electrochemical bilin reduction provides synthetic access to fluorescent chlorophyll catabolites. **ChemBioChem**, v.3, n.1, p.104-107, 2002.

OWEN, H. et al. Single nucleotide polymorphism assay to distinguish barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties in support of seed certification. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 66, n. 6, p. 1243-1256, 2019.

PÁDUA, G. P.; CARVALHO, M. L. M.; FRANÇA-NETO, J. B.; GUERREIRO, M. C.; GUIMARÃES, R. M. Response of soybean genotypes to the expression of green seed under temperature and water stresses. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 31, n. 3, p. 140-149, 2009.

PÁDUA, G. P.; FRANÇA-NETO, J. B.; CARVALHO, M. L. M.; COSTA, O.; KRZYŻANOWSKI, F. C.; COSTA, N. P. Tolerance level of green seed in soybean seed lots after storage. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 29, n. 3, p. 128-138, 2007.

PÁDUA, G.P. **Retenção de clorofila e seus efeitos sobre a qualidade fisiológica de semente de soja**. 2006. 160 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

PARCY F.; VALON, C.; KOHARA, A.; MISE´RA, S.; GIRAUDAT, J. The *ABSCISIC ACID-INSENSITIVE3*, *FUSCA3*, and *LEAFY COTOLEDON1* loci act in concert to control multiple aspects of Arabidopsis seed development. **Plant Cell**, v. 9, p. 1265–1277, 1997.

PARCY, F.; VALON, C.; RAYNAL, M.; GAUBIER-COMELLA, P.; DELSENY, M.; GIRAUDAT, J. Regulation of gene expression programs during Arabidopsis seed development: roles of the *ABI3* locus and of endogenous abscisic acid. **Plant Cell**, v.6, p. 1567–1582, 1994.

PARDO, F.F. et al. Qualidade fisiológica de sementes de soja esverdeadas em diferentes tamanhos. **Revista de Agricultura Neotropical**, Cassilândia, v. 2, n. 3, p. 39-43, 2015.

PARK, S. Y.; YU, J. W.; PARK, J. S.; LI, J.; YOO, S. C.; LEE, N. Y.; LEE, S. K.; JEONG, S. W.; SEO, H. S.; KOH, H. J.; JEON, J. S.; PARK, Y. I.; PAEK, N. C. The senescence-induced staygreen protein regulates chlorophyll degradation. **Plant Cell**, v. 19, n. 5, p. 1649-1964, 2007.

PATEL, J. D. et al. Insights into the genomic architecture of seed and pod quality traits in the US Peanut mini-core diversity panel. **Plants**, v. 11, n. 7, p. 837, 2022.

PELLISSARI, F.; COIMBRA, R. A. Sementes de soja esverdeadas: causas e consequências na qualidade fisiológica. **Scientific Electronic Archives**, v. 16, n. 4, 2023.

PERISSATO, S. M. **Interação genótipo ambiente na produtividade, qualidade fisiológica e incidência de sementes verdes em soja (*Glycine max* L.)**. 2019. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Faculdade de Ciências Agronômica, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2019.

PINHEIRO, J. B. **Dialelo parcial entre parentais de soja resistentes e suscetíveis a insetos**. 1993. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1993.

RANGEL, M.A.S.; ONO, F.B.; LOBO, P.M.; CARDOSO, P.C. **Efeito de genótipo e ambiente sobre o percentual de grãos esverdeados de soja, em seis locais da Região Sul de Mato Grosso do Sul, safra 2004/05**. Dourados: Embrapa, 2005.

RAVELOMBOLA, W. et al. Genome-wide association study and genomic selection for yield and related traits in soybean. **PLoS ONE**, v.16, n. 8, 2021.

REMYINGTON, D. L.; THORNSBERRY, J. M.; MATSUOKA, Y.; WILSON, L. M.; WHITT, S. R.; DOEBLEY, J.; KRESOVICH, S.; GOODMAN, M. M.; BUCKLER IV, E. S. Structure of linkage disequilibrium and phenotypic associations in the maize genome. **PNAS**, v. 98, p. 11479-11484, 2001.

RESENDE, M. D. V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Colombo: Embrapa Florestas, Brasília: Informação Tecnológica, p. 975, 2002.

RESENDE, M. D. V. **Matemática e estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo: Embrapa Florestas, 435 p. 2007.

ROACH, D.A.; WULFF, R.D. Maternal effects in plants. **Annual Review Ecology Evolution and Systematics**, v.18, p. 209-235, 1987.

RODRIGUES, J. I. S.; MIRANDA, F. D.; PIOVESAN, N. D.; FERREIRA, A.; FERREIRA, M. F. S.; CRUZ, C. D.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. QTL mapping for yield components and agronomic traits in a Brazilian soybean population. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 16, p. 265-273, 2016.

- ROSSETTO, C.J. Breeding for resistance to stink bugs. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 4., 1989, Buenos Aires. **Proceedings...** Buenos Aires: Association Argentina de la Soja Press, 1989. v. 4, p. 2046-2060.
- RÜDIGER, W. Chlorophyll metabolism: from outer space down to the molecular level. **Phytochemistry**, v. 46, n. 7, p. 1151-1167, 1997.
- SALDIVAR, X.; WANG, Y.; CHEN, P.; HOU, A. Changes in chemical composition during soybean seed development. **Food Chemistry**, v. 124, p.1369-1375, 2011.
- SATO, Y. et al. Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 35, p. 14169-14174, 2007.
- SATO, Y. et al. Two short-chain dehydrogenase/reductases, NON-YELLOW COLORING 1 and NYC1-LIKE, are required for chlorophyll b and light-harvesting complex II degradation during senescence in rice. **The Plant Journal**, v. 57, n. 1, p. 120-131, 2009.
- SCHENK, N. et al. The chlorophyllases AtCLH1 and AtCLH2 are not essential for senescence-related chlorophyll breakdown in *Arabidopsis thaliana*. **FEBS letters**, v. 581, n. 28, p. 5517-5525, 2007.
- SEO, J. H.; KANG, B. K.; DHUNGANA, S. K.; OH, J. H.; CHOI, M. S.; PARK, J. H.; SHIN, S. O.; KIM, H. S.; BAEK, I. Y.; SUNG, J. S.; JUNG, C. S.; KIM, K. S.; JUN, T. H. QTL Mapping and Candidate Gene Analysis for Pod Shattering Tolerance in Soybean (*Glycine max*). **Plants (Basel)**, v. 9, n. 9, 1163, 2020.
- SHIMODA, Y.; ITO, H.; TANAKA, A. *Arabidopsis* STAY-GREEN, Mendel's green cotyledon gene, encodes magnesium-dechelataze. **The Plant Cell**, v. 28, n. 9, p. 2147-2160, 2016.
- SINNECKER, P. **Degradação da clorofila durante a maturação e secagem de sementes de soja**. 2002. Tese (Doutorado em Ciência dos Alimentos) – Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2002.
- SMOLIKOVA, G. N.; LAMAN, N. A.; BORISKEVICH, O. V. Role of chlorophylls and carotenoids in seed tolerance to abiotic stressors. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 58, p. 965-973, 2011.
- SMOLIKOVA, G. N.; MEDVEDEV, S. S. Photosynthesis in the seeds of chloroembryophytes. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 63, p. 1-12, 2016.
- SONAH, H. et al. Identification of loci governing eight agronomic traits using a GBS-GWAS approach and validation by QTL mapping in soya bean. **Plant Biotechnology Journal**, v. 13, n. 2, p. 211–221, fev. 2015.
- SONG, Q.; HYTEN, D. L.; JIA, G.; QUIGLEY, C. V.; FICKUS, E. W.; NELSON, R. L.; CREGAN, P. B. Fingerprinting Soybean Germplasm and Its Utility in Genomic Research. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, v. 5, n. 10, p. 1999-2006, 2015.

STREIT, N.M.; CANTERLE, L.P.; CANTO, M.W.; HECKTHEUER, L.H.H. As clorofilas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.35, n.3, p.748-755, 2005.

SUN, C. Y.; YANG, Y. M.; JIA, L.; LIU, X. Q.; XU, H. Q.; LV, H. Y.; HUANG, Z. W.; ZHANG, D. QTL mapping of the genetic basis of stem diameter in soybean. **Plant**, v. 253, n. 109, 2021.

TAKAMIYA, K.; TSUCHIYA, T.; OHTA, H. Degradation pathway (s) of chlorophyll: what has gene cloning revealed? **Trends in plant science**, v. 5, n. 10, p. 426-431, 2000.

TAUTORUS, C. L.; LOW, N. H. Chemical aspects of chlorophyll breakdown products and their relevance to canola oil stability. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 70, n. 9, p. 843-847, 1993.

TEIXEIRA, O.A.; LAGES, V.N. Do produtivismo à construção da agricultura sustentável: Duas abordagens pertinentes à questão. **Cadernos de Ciência & Tecnologia**, v.13, n.3, p.347-368, 1996.

TEIXEIRA, R. N.; LIGTERINK, W.; FRANÇA-NETO, J. DE B.; HILHORST, H. W. M.; SILVA, E. A. A. Gene expression profiling of the green seed problem in Soybean. **BMC Plant Biology**, v. 16, p. 1-15, 2016.

TEIXEIRA, S. B.; SILVA, J. G.; MENEGUZZO, M. R. R.; MARTINS, A. B. N.; MENEGHELLO, G. E.; TUNES, L. V. M. Green soybean seeds: effect on physiological quality. **Ciência Rural**, v. 50, p. 1-6, 2020.

USDA - UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE.; FOREIGN AGRICULTURAL SERVICE. **Oil seeds: World Markert and Trade**. United States Department of Agriculture Foreign Agricultural Service, 2023. Disponível em: <<https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/oilseeds.pdf>>. Acesso em: 03 maio 2023.

VANDECASTEELE, C. et al. Quantitative trait loci analysis reveals a correlation between the ratio of sucrose/raffinose family oligosaccharides and seed vigour in *Medicago truncatula*. **Plant, Cell and Environment**, v. 34, n. 9, p. 1473–1487, set. 2011.

WANG, C. et al. High-throughput sequencing reveals the molecular mechanisms determining the stay-green characteristic in soybeans. **Journal of Biosciences**, v. 45, n. 1, p. 1-13, 2020.

WANG, J.; MAO, L.; ZENG, Z.; YU, X.; LIAN, J.; FENG, J.; YANG, W.; AN, J.; WU, J.; ZHANG, M.; LIU, L. Genetic mapping high protein content QTL from soybean 'Nanxiadou 25' and candidate gene analysis. **BMC Plant Biology**, v. 21, 388, 2021.

WANG, K.; LI, M.; HAKONARSON, H. ANNOVAR: functional annotation of genetic variants from high-throughput sequencing data. **Nucleic Acids Research**, v. 38, n. 16, e164, 2010.

WANG, X.; ZHOU, S.; WANG, J.; LIN, W.; YAO, X.; SU, J.; LI, H.; FANG, C.; KONG, F.; GUAN, Y. Genome-wide association study for biomass accumulation traits in soybean. **Molecular Breeding**, v. 43, 33, 2023.

WEI, T.; SIMKO, V. **Corrplot: visualization of a correlation matrix**. R package version 4.4-0 (CRAN R-project.org/package=corrplot), 2021.

WEN, Z.; TAN, R.; YUAN, J.; BALES, C.; DU, W.; ZHANG, S.; CHILVERS, M. I.; SCHMIDT, C.; SONG, Q.; CREGAN, P. B.; WANG, D. Genome-wide association mapping of quantitative resistance to sudden death syndrome in soybean. **BMC Genomics**, v. 15, 809, 2014.

WULFF, R.D. Environmental maternal effects on seed quality and germination. In: KIGEL, J.; GALILEI, G. **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995.

WÜTHRICH, K.L. et al. Molecular cloning, functional expression and characterisation of RCC reductase involved in chlorophyll catabolism. **The Plant Journal**. v.21, p.189–198, 2000.

XU, H.; VAVILIN, D.; VERMAAS, W. Chlorophyll b can serve as the major pigment in functional photosystem II complexes of cyanobacteria. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 98, n. 24, p. 14168-14173, 2001.

YIN, L.L.; ZHANG, H.H.; TANG, Z.S.; XU, J.Y.; YIN, D.; ZHANG, Z.W.; YUAN, X.H.; ZHU, M.J.; ZHAO, S.H.; LI, X.Y.; LIU, X. rMVP: A memory-efficient, visualization-enhanced, and parallel-accelerated tool for genome-wide association study. **Genomics Proteomics Bioinformatics**, v. 19, p. 619-628, 2021.

YUAN, W.; WU, Z.; ZHANG, Y.; YANG, R.; WANG, H.; KAN, G.; YU, D. Genome-wide association studies for sulfur-containing amino acids in soybean seeds. **Euphytica**, v. 217, 155, 2021.

ZANAKIS, G.N.; ELLIST, R.H.; SUMMERFIELD, R.J. A comparison of changes in vigour among three genotypes of soyabean (*Glycine max*) during seed development and maturation in three temperature regimes. **Experimental agriculture**, v. 30, n. 2, p. 157-170, 1994.

ZHANG J.; SONG, Q.; CREGAN, P. B.; JIANG, G. L. Genome-wide association study, genomic prediction and marker-assisted selection for seed weight in soybean (*Glycinemax*). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 129, n.1, p117–130, 2016.

ZHANG, J.; SONG, Q.; CREGAN, P. B.; NELSON, R. L.; WANG, X.; WU, J.; JIANG, G. L. Genome-wide association study for flowering time, maturity dates and plant height in early maturing soybean (*Glycine max*) germplasm. **BMC Genomics**, v. 16, 217, 2015.

ZHANG, Y. M.; JIA, Z.; DUNWELL, J. M. Editorial: the applications of new multi-locus GWAS methodologies in the genetic dissection of complex traits. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 100, 2019.

ZINSMEISTER, J. et al. ABI5 is a regulator of seed maturation and longevity in legumes. **The Plant Cell**, v. 28, n. 11, p. 2735-2754, 2016.

ZORATO, M. F.; PESKE, S. T.; TAKEDA, C.; FRANÇA-NETO, J. B. Presença de sementes esverdeadas em soja e seus efeitos sobre seu potencial fisiológico. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 29, n. 1, p. 11-19, 2007.