

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 17/12/2020.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE ENGENHARIA
CAMPUS DE ILHA SOLTEIRA**

ALLAN DE MARCOS LAPAZ

**COMPORTAMENTO FISIO-BIOQUÍMICO DA SOJA EM RESPOSTA AO
ENCHARCAMENTO DO SOLO ASSOCIADO AO EXCESSO DE FERRO**

**Ilha Solteira
2019**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

ALLAN DE MARCOS LAPAZ

COMPORTAMENTO FISIO-BIOQUÍMICO DA SOJA EM RESPOSTA AO ENCHARCAMENTO DO SOLO ASSOCIADO AO EXCESSO DE FERRO

Dissertação apresentada à Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira – UNESP como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia. Especialidade: Sistemas de Produção.

Prof.^a Dr.^a Ana Carolina Firmino
Orientadora

Prof.^a Dr.^a Liliane Santos de Camargos
Coorientadora

Prof. Dr. Rafael Simões Tomaz
Coorientador

**Ilha Solteira
2019**

FICHA CATALOGRÁFICA

FICHA CATALOGRÁFICA

Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

L299c Lapaz, Allan de Marcos.
Comportamento fisio-bioquímico em resposta ao encharcamento do solo
associado ao excesso de ferro na soja / Allan de Marcos Lapaz. -- Ilha Solteira:
[s.n.], 2019
68 f. : il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista. Faculdade de
Engenharia de Ilha Solteira. Área de conhecimento: Sistema de Produção, 2019

Orientador: Ana Carolina Firmino
Co-orientador: Liliane Santos de Camargos, Rafael Simões Tomaz
Inclui bibliografia

1. Trocas gasosas. 2. Clorofilas. 3. Anoxia. 4. Íon ferroso. 5. *Glycine max*.
João Josué Barbosa

Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação
Diretor Técnico
CRB 8-5642

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Ilha Solteira

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Comportamento fisio-bioquímico da soja em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro

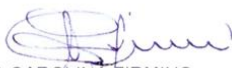
AUTOR: ALLAN DE MARCOS LAPAZ

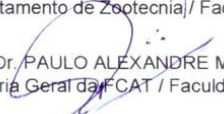
ORIENTADORA: ANA CAROLINA FIRMINO

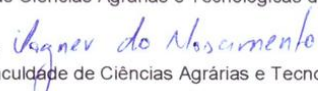
COORIENTADORA: LILIANE SANTOS DE CAMARGOS

COORIENTADOR: RAFAEL SIMÕES TOMAZ

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em AGRONOMIA, área:
Sistemas de Produção pela Comissão Examinadora:


Prof.ª Dr.ª ANA CAROLINA FIRMINO
Departamento de Zootecnia / Faculdade de Ciências Agrárias e Tecnológicas de Dracena - UNESP


Prof. Dr. PAULO ALEXANDRE MONTEIRO DE FIGUEIREDO
Diretoria Geral da F-CAT / Faculdade de Ciências Agrárias e Tecnológicas de Dracena - UNESP


Prof. Dr. VAGNER DO NASCIMENTO
Curso de Engenharia Agrônoma / Faculdade de Ciências Agrárias e Tecnológicas de Dracena - UNESP

Ilha Solteira, 17 de dezembro de 2019

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Marcos Antônio Lapaz e Maria de Fátima Rosseto, e a minha noiva, Camila Hatsu Pereira Yoshida, pelo apoio conferido a mim nessa jornada.

A minha orientadora, Prof.^a Dr.^a Ana Carolina Firmino, e aos meus coorientadores, Prof.^a Dr.^a Liliane Santos de Camargos e Prof. Dr. Rafael Simões Tomaz, pelo conhecimento técnico repassado e pela confiança depositada em mim.

Aos Profs. Drs. Paulo Alexandre Monteiro de Figueiredo, Carolina dos Santos Batista Bonini e Reges Heinrichs pelo conhecimento repassado.

Ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP; processo: 2018 / 17380-4).

A todos os meus amigos da graduação de Engenharia Agrônômica e do programa de Pós-Graduação em Agronomia da UNESP, campus de Dracena e de Ilha Solteira, em especial ao doutorando Jailson Vieira Aguilar.

A Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP), campus de Dracena e de Ilha Solteira e ao programa de Pós-Graduação em Agronomia, campus de Ilha Solteira, pela formação profissional conferida a mim até o presente momento.

RESUMO

O encharcamento do solo é um problema comum em algumas áreas agricultáveis, inclusive em regiões sob cultivo de soja (*Glycine max*). Em solos encharcados, ocorre a depleção de O₂ do solo pelos microrganismos aeróbicos e plantas, afetando os processos metabólicos e fisiológicos das plantas após sofrerem anoxia no tecido radicular. Outro fator prejudicial neste contexto, é o aumento exponencial da disponibilidade de ferro (Fe) no solo, o que pode resultar na absorção excessiva do Fe pelas plantas. No primeiro experimento, o objetivo foi avaliar a vulnerabilidade do aparato fotossintético e produção de biomassa de duas cultivares de soja no estágio fenológico V2, sob condição hídrica adequada e diferentes níveis de encharcamento do solo associada a uma concentração moderada e duas concentrações tóxicas de Fe. No segundo experimento, o objetivo foi avaliar o comportamento fisiológico e bioquímico da soja cultivar Agroeste 3680 associado ao desenvolvimento das vagens (estágio fenológico R3) sob solo não encharcado e encharcado combinado com uma concentração moderada e duas concentrações tóxicas de Fe. No primeiro experimento, o aparato fotossintético das cultivares de soja responderam diferentemente ao encharcamento e à disponibilidade de Fe no solo. Ambas cultivares foram vulneráveis ao encharcamento de 100% em todas as concentrações Fe, o que resultou em danos acentuados às trocas gasosas, concentração de clorofilas e, conseqüentemente, levou à diminuição da biomassa seca da parte aérea e da raiz. O desempenho fotossintético e a produção de biomassa seca do Agroeste 3680 não foram afetados quando expostos a concentrações moderadas de Fe associadas ao encharcamento de 50%. A cultivar NS 6601 IPRO apresentou tolerância moderada ao Fe quando não cultivada em solo encharcado, uma vez que a taxa de assimilação de CO₂, a eficiência instantânea da carboxilação e a concentração da clorofila *a* não foram afetadas. No segundo experimento, as trocas gasosas foram fortemente afetadas pelo encharcamento do solo. O excesso de Fe sem encharcamento do solo reduziu os pigmentos fotossintéticos e potencializou a redução quando associado ao encharcamento do solo. O acúmulo de amido e ureídeos no primeiro trifólio totalmente expandido podem ser considerados biomarcadores eficientes para indicar a fitotoxicidade causada pelo encharcamento do solo e excesso de Fe em plantas de soja. O comportamento da biomassa seca das vagens revelou que o desenvolvimento reprodutivo é bruscamente interrompido com a imposição dos estresses, principalmente sob efeito do encharcamento do solo, o que se deve em grande parte à diminuição substancialmente da *A*, ao bloqueio no transporte de carboidratos para os tecidos drenos e ao aumento de MDA.

Palavras-chaves: Trocas gasosas. Clorofilas. Anoxia. Íon ferroso. *Glycine max*.

ABSTRACT

Soil waterlogging is a common problem in some agricultural areas, including regions under soybean (*Glycine max*) cultivation. In waterlogged soils, soil O₂ depletion occurs due to aerobic microorganisms and plants, affecting the metabolic and physiological processes of plants after suffering anoxia in their root tissue. Another harmful factor of this situation is the exponential increase in the availability of iron (Fe) in the soil, which may result in excessive Fe uptake by plants. In the first experiment, the objective was to evaluate the vulnerability of the photosynthetic apparatus and biomass production of two soybean cultivars at the phenological stage V2, under optimal water condition and different levels of soil waterlogging, combined with one moderate and two toxic levels of Fe. While in the second experiment, the objective was to evaluate the physiological and biochemical behaviour of soybean cultivar Agroeste 3680, associated with the development of pods (at the phenological stage R3) in non-waterlogged and waterlogged soil, combined with one moderate and two toxic levels of Fe. In the first experiment, the photosynthetic apparatus of the two soybean cultivars responded differently to waterlogging and the availability of Fe in the soil. Both cultivars were vulnerable to waterlogging of 100% at all concentrations Fe, which resulted in damage to gas exchange and chlorophyll levels, and consequently, led to lower shoot and root biomass accumulation. The photosynthetic performance and dry biomass production of Agroeste 3680 were not affected when exposed to moderate levels of Fe associated with waterlogging of 50%. NS 6601 IPRO cultivar also showed a moderate tolerance to excess Fe when not waterlogged, since net photosynthetic rate, instantaneous carboxylation efficiency and chlorophyll a content were not affected. In the second experiment, gas exchange was strongly affected by soil waterlogging. Excess Fe without soil waterlogging reduced photosynthetic pigments, and potentiated this reduction when associated with soil waterlogging. Starch and ureides accumulated in the first newly expanded trifoliate leaves could be considered efficient biomarkers, indicating phytotoxicity caused by soil waterlogging and Fe excess in soybean plants. Thus, this finding can be used as a parameter to identify tolerable varieties to these abiotic conditions. The reproductive development was abruptly interrupted by the imposition of the stresses, leading to loss of pod dry biomass, particularly under soil waterlogging, which was largely due to the substantial decrease in A, the blockage of carbohydrate transport to sink tissues and an increase of MDA.

Keywords: Anoxia. Ferrous ion. Starch. Ureides. *Glycine max*.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Descrevendo como o encharcamento do solo associado ao excesso de Fe podem ser prejudiciais às plantas

CAPÍTULO II

Comportamento fotossintético e produção de biomassa em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro na fase vegetativa da soja

- Figura 1** - Taxa de assimilação de CO₂ expressa por área (A e B) e condutância estomática (C e D) em plantas de soja submetidas a três níveis de encharcamento (0 - sem encharcamento, 50 e 100%) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm⁻³), em duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe e * expressa o valor significativamente maior entre as duas cultivares em cada condição testada. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas) 26
- Figura 2** - Eficiência instantânea da carboxilação (A e B) em plantas de soja submetidas a três níveis de encharcamento (0 - sem encharcamento, 50 e 100%) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm⁻³), em duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe e * expressa o valor significativamente maior entre as duas cultivares em cada condição testada. Barra na NS 6601 IPRO vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas) 27
- Figura 3** - Transpiração (A e B) e eficiência do uso da água (D e C) em plantas de soja em plantas de soja submetidas a três níveis de encharcamento (0 - sem encharcamento, 50 e 100%) e três doses de Fe (25, 125 e 500 mg dm⁻³), em duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe e * expressa o valor significativamente maior entre as duas cultivares em cada condição testada. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas)..... 28
- Figura 4** - Concentração de clorofila *a* (A e B), concentração de clorofila *b* (C e D) e concentração de clorofila total (E e F) em plantas de soja submetidas a três níveis de encharcamento (0 – sem encharcamento, 50 e 100%) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm⁻³), em duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúsculas comparam os níveis de encharcamento independente das concentrações de Fe e cultivares, letras minúsculas comparam as concentrações de Fe independente dos níveis de encharcamento e * expressa o valor significativamente maior entre as duas cultivares independente dos níveis de encharcamento. Barra na 30

	vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	
Figura 5	- Concentração de carotenoides (A e B) em plantas de submetidas a três níveis de encharcamento (0 - sem encharcamento, 50 e 100%) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³), em duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúsculas comparam os níveis de encharcamento independente das concentrações de Fe e cultivares, letras minúsculas comparam as concentrações de Fe independente dos níveis de encharcamento e * expressa o valor significativamente maior entre as duas cultivares independente dos níveis de encharcamento. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	31
Figura 6	- Biomassa seca da parte aérea (A e B) e biomassa seca da raiz (C e D) em plantas de soja submetidas a três níveis de encharcamento (0 - sem encharcamento, 50 e 100%) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³), em duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe e * expressa o valor significativamente maior entre as duas cultivares em cada condição testada. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 9 plantas).....	32
Figura S1	- Dados climáticos de temperatura média, temperatura máxima, temperatura mínima e umidade relativa registrados na casa de vegetação durante a condução experimental.....	37

CAPITULO III

Um vislumbre comportamental da soja em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro no estágio reprodutivo

Figura 1	- Taxa de assimilação de CO ₂ expressa por área (A), condutância estomática (B), taxa de transpiração (C), eficiência do uso da água (D) e eficiência instantânea da carboxilação (E) em plantas de soja submetidas a dois níveis de encharcamento do solo (sem encharcamento e com encharcamento) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	46
Figura 2	- Conteúdo de Clorofila <i>a</i> (A), clorofila <i>b</i> (B), clorofila total (C) e carotenoides (D) em plantas de soja submetidas a dois níveis de encharcamento do solo (sem encharcamento e com encharcamento) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	47
Figura 3	- Conteúdos de amido (A), sacarose (B) e carboidratos totais (C) em plantas de soja submetidas a dois níveis de encharcamento do solo (sem encharcamento e com encharcamento) e três concentrações de Fe	49

	(25, 125 e 500 mg dm ⁻³). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	
Figura 4	- Conteúdos de ureídeos totais (A), ácido alantóico (B), alantoína (C), nitrato (D) e proteína (E) em plantas de soja submetidas a dois níveis de encharcamento do solo (sem encharcamento e com encharcamento) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula isoladas comparam os níveis de encharcamento, independente das concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas isoladas comparam as concentrações de Fe, independente do encharcamento. Letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	51
Figura 5	- Peróxido de hidrogênio (A) e malondialdeído (B) em plantas de soja submetidas a dois níveis de encharcamento do solo (sem encharcamento e com encharcamento) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula isoladas comparam os níveis de encharcamento, independente das concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas isoladas comparam as concentrações de Fe, independente do encharcamento. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas).....	52
Figura 6	- Biomassa seca da parte aérea (A), biomassa seca das vagens (B), biomassa seca da raiz (C) e acúmulo de Fe na parte aérea (D), em plantas de soja submetidas a dois níveis de encharcamento do solo (sem encharcamento e com encharcamento) e três concentrações de Fe (25, 125 e 500 mg dm ⁻³). De acordo com o teste de Tukey, letras maiúscula comparam os níveis de encharcamento entre as diferentes concentrações de Fe, enquanto letras minúsculas comparam os níveis de encharcamento dentro das mesmas concentrações de Fe. Barra na vertical representa o desvio padrão (n = 6 plantas para FEAS; n = 9 plantas para biomassa seca).....	53
Figura 7	- Correlação de Pearson entre as características analisadas. Os quadrados que receberam a cor branca pertencem à categoria de valores não significativos. Taxa de assimilação de CO ₂ expressa por área (A), condutância estomática (gs), taxa de transpiração (E), eficiência instantânea do uso da água (EUA), eficiência da carboxilação (EiC), clorofila a (Ca), clorofila b (Cb), clorofila total (Ct), carotenoides (CAR), peróxido de hidrogênio (H ₂ O ₂), malondialdeído (MDA), biomassa seca da parte aérea (BSPA), biomassa seca das vagens (BSV), biomassa seca da raiz (BSR) e acúmulo de Fe na parte aérea (AFePA).....	54
Figura S1	- Dados climáticos de temperatura média, temperatura máxima, temperatura mínima e umidade relativa registrados na casa de vegetação durante a condução experimental.....	61

LISTA DE TABELAS

CAPITULO I

Descrevendo como o encharcamento do solo associado ao excesso de Fe podem ser prejudiciais às plantas

CAPITULO II

Comportamento fotossintético e produção de biomassa em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro na fase vegetativa da soja

Tabela S1 - Resumo da análise de variância (ANOVA) entre três níveis de encharcamento do solo (0, 50 e 100%), três concentrações de ferro (25, 125 e 500 mg dm⁻³) e duas cultivares (Agroeste 3680 e NS 6601 IPRO) para as características de taxa de assimilação de CO₂ expressa por área (*A*), condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*), eficiência da carboxilação (*EiC*), eficiência instantânea do uso da água (*EUA*), clorofila *a* (*Ca*), clorofila *b* (*Cb*), clorofila total (*Ct*), carotenoides (*CAR*), biomassa seca da parte aérea (*BSPA*) e biomassa seca da raiz (*BSR*).....

36

CAPITULO III

Um vislumbre comportamental da soja em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro no estágio reprodutivo

Tabela S1 - Resumo da análise de variância (ANOVA) entre dois níveis de água no solo (sem encharcamento e com encharcamento), três concentrações de ferro (25, 125 e 500 mg dm⁻³) para as características de taxa de assimilação de CO₂ expressa por área (*A*), condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*), eficiência instantânea do uso da água (*EUA*), eficiência da carboxilação (*EiC*), clorofila *a* (*Ca*), clorofila *b* (*Cb*), clorofila total (*Ct*), carotenoides (*CAR*), amido, carboidratos totais, sacarose, ureídeos totais, alantoato, alantoína, amônia, nitrato, proteína, peróxido de hidrogênio (H₂O₂), malondialdeído (MDA), acúmulo de ferro na parte aérea (*AFEPA*), biomassa seca da parte aérea (*BSPA*), biomassa seca das vagens (*BSV*), biomassa seca da raiz (*BSR*).....

60

SUMARIO

CAPITULO I

Descrevendo como o encharcamento do solo associado ao excesso de Fe podem ser prejudiciais às plantas

1	INTRODUÇÃO.....	14
1.1	REVISÃO DE LITERATURA.....	15
1.1.1	Históricos da soja e sua importância para o Brasil.....	15
1.1.2	Disponibilidade do Fe sob efeito do encharcamento do solo.....	16
1.1.3	Excesso de Fe e estresse oxidativo.....	16
1.1.3.1	<i>Efeito indireto (inclusão).....</i>	16
1.1.3.2	<i>Efeito indireto (exclusão).....</i>	18
1.1.4	Fixação biológica do N em solos encharcados e não encharcados.....	18

CAPITULO II

Comportamento fotossintético e produção de biomassa em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro na fase vegetativa da soja

2	INTRODUÇÃO.....	20
2.1	MATERIAL E MÉTODOS.....	21
2.1.1	Local experimental.....	21
2.1.2	Delineamento e tratamentos experimentais.....	22
2.1.3	Condições de cultivo.....	22
2.1.4	Instalação e condução experimental.....	22
2.1.5	Determinação dos atributos de trocas gasosas.....	23
2.1.6	Determinação do conteúdo de pigmentos fotossintéticos.....	24
2.1.7	Produção de biomassa.....	24
2.1.8	Análise estatística.....	24
2.2	RESULTADOS.....	24
2.2.1	Comportamento das trocas gasosas.....	24
2.2.2	Concentração de pigmentos fotossintéticos.....	29
2.2.3	Produção de biomassa.....	31
2.3	DISCUSSÃO.....	32
2.3.1	Trocas gasosas: comportamento diferencial de cultivares de soja e efeito em resposta ao encharcamento do solo combinado com o excesso de ferro.....	32
2.3.2	A concentração de pigmentos fotossintético reduziram no encharcamento de 100% e as cultivares apresentaram comportamento diferencial às concentrações de Fe.....	34
2.3.3	Produção de biomassa: comportamento diferencial de cultivares de soja em resposta ao encharcamento do solo combinado com o excesso de ferro.....	35
2.4	CONCLUSÕES.....	35
	MATERIAL SUPLEMENTAR.....	36

CAPITULO III

Um vislumbre comportamental da soja em resposta ao encharcamento do solo associado ao excesso de ferro no estágio reprodutivo

3	INTRODUÇÃO.....	38
3.1	MATERIAL E MÉTODOS.....	39
3.1.1	Local experimental.....	39
3.1.2	Delineamento e tratamentos experimentais.....	39
3.1.3	Condições de cultivo.....	40
3.1.4	Instalação e condução experimental.....	40
3.1.5	Determinação dos atributos de trocas gasosas.....	41
3.1.6	Coleta de folhas no término da imposição dos estresses.....	41
3.1.7	Análise dos pigmentos fotossintéticos.....	42
3.1.8	Análise dos compostos de C e N nas folhas.....	42
3.1.9	Análise do peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.....	43
3.1.10	Acúmulo de Fe na parte aérea e produção particionada de biomassa.....	44
3.1.11	Análise estatística.....	44
3.2	RESULTADOS.....	44
3.2.1	Comportamento das trocas gasosas.....	44
3.2.2	Conteúdo de pigmentos fotossintéticos.....	46
3.2.3	Metabolismo do carbono na folha.....	47
3.2.4	Metabolismo do nitrogênio na folha.....	49
3.2.5	Concentração de peróxido de hidrogênio e peroxidação lipídica.....	51
3.2.6	Acúmulo de Fe na parte aérea e produção particionada de biomassa.....	52
3.3	DISCUSSÃO.....	54
3.3.1	As trocas gasosas foram fortemente afetadas pelo encharcamento do solo.....	54
3.3.2	O excesso de Fe sem encharcamento do solo reduziu os pigmentos fotossintéticos e potencializou a redução quando associado ao encharcamento do solo.....	55
3.3.3	Metabolismo de carbono e nitrogênio: o amido e os ureídeos se acumulam na folha em resposta ao encharcamento do solo e ao excesso de Fe.....	56
3.3.4	Toxicidade e peso da biomassa particionada em resposta ao encharcamento do solo e ao excesso de Fe.....	57
3.4	CONCLUSÕES.....	58
	MATERIAL SUPLEMENTAR.....	59
	REFERÊNCIAS.....	61

CAPÍTULO I

Descrevendo como o encharcamento do solo associado ao excesso de Fe podem ser prejudiciais às plantas

1INTRODUÇÃO

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] é uma cultura com alto valor econômico responsável pelo fornecimento de mais da metade do óleo vegetal e dois terços da farinha de proteína no mundo (DIVITO *et al.*, 2015), motivo pelo qual é a leguminosa mais cultivada entre as demais (BORNHOFEN *et al.*, 2015). A soja é utilizada como matéria-prima em muitos segmentos agroindustriais e de indústrias químicas e alimentícias (PIMENTEL ; PATZEK, 2005; VIANNA *et al.*, 2013). O grão tem alto conteúdo proteico (cerca de 40%) (VIEIRA *et al.*, 1999), além de ser fonte de vitaminas, fosfolipídio, mineral e de compostos bioativos (ACHOURI, *et al.*, 2005; KIM, *et al.*, 2012).

O ferro (Fe) é um elemento extremamente importante para a vida (AMILS *et al.*, 2007). Em particular, para as plantas, esse mineral é componente do grupo de proteínas ferro-enxofre (Fe-S) e heme, os quais exercem funções biológicas chaves para a manutenção da vida, como fotossíntese, respiração, fixação do nitrogênio (N), síntese de DNA e síntese de hormônios vegetais (BECANA *et al.*, 1998; JEONG ; GUERINOT, 2009; BALK ; PILON, 2011).

Solos pobres ou ricos em Fe apresentam problemas para o cultivo de culturas. Especificamente, concentrações elevadas de Fe associada a condições anaeróbicas tornam-no fitotóxico para a planta (FREI *et al.*, 2016; MARANGUIT *et al.*, 2017). Anteriormente, foi documentado toxicidade por Fe na soja devido ao encharcamento do solo, ocasionado pelo excesso de chuva forte em solo compacto com deficiência natural de drenagem (BATAGLIA ; MASCARENHAS, 1981).

Uma vez o Fe^{2+} absorvido em excesso, esse metal pode deslocar o equilíbrio redox da célula para um estado pró-oxidante, afetando os mecanismos fisiológicos e causando alterações estruturais e ultraestruturais em função do estresse oxidativo (JUCOSKI *et al.*, 2013; SIQUEIRA-SILVA *et al.*, 2012). Os sintomas típicos nas folhas são bronzeamento e necrose, enquanto na raiz é flacidez, ausência de ramificação, aspecto mucilaginoso e escurecimento do ápice radicular; tanto a parte aérea como a raiz têm seu crescimento afetado (DA SILVA *et al.*, 2017).

Outro fator prejudicial em decorrência do encharcamento do solo é o preenchimento dos espaços dos macroporos do solo pela água, restringindo o fornecimento de O_2 para a raiz

e nódulos (em leguminosas), categorizado pela ausência parcial de O₂ (hipóxia) ou completa ausência de O₂ (anoxia) (MOHANTY ; ONG, 2003). A escassez do O₂ altera via da fosforilação oxidativa para glicólise e fermentação (MOHANTY ; ONG, 2003), como a eficiência energética dessa via é menor, consequentemente provoca declínio na fixação do N e na síntese de ATP (SOUZA *et al.*, 2016).

Portanto, no estágio fenológico V2, o objetivo foi avaliar a vulnerabilidade do aparato fotossintético e produção de biomassa de duas cultivares de soja no estágio fenológico V2, sob condição hídrica adequada e diferentes níveis de encharcamento do solo associada a uma concentração moderada e duas concentrações tóxicas de Fe. No estágio fenológico R3, o objetivo foi avaliar as trocas gasosas, conteúdo de pigmentos fotossintéticos, metabolismo do C e N, concentração de Fe na parte aérea e raiz e peroxidação lipídica na soja, a fim de associar essas respostas à produção de biomassa e ao desenvolvimento de vagens, o que proporcionará subsídios para o desenvolvimento de variedades toleráveis a essas condições abiótica

1.1. REVISÃO DE LITERATURA

1.1.1. Históricos da soja e sua importância para o Brasil

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] é a principal cultura leguminosa do mundo (BORNHOFEN *et al.*, 2015), sendo, respectivamente o USA, Brasil e Argentina os seus principais produtores (EMBRAPA, 2017). A utilização do grão da soja na dieta humana e animal em vários países decorre de seu valor nutricional, principalmente pelo alto conteúdo proteico, com cerca de 40% (VIEIRA *et al.*, 1999), além de ser fonte de vitaminas, fosfolipídio, mineral e de compostos bioativos (ACHOURI, *et al.*, 2005; KIM, *et al.*, 2012). Ainda, o grão da soja, tem outros destinos no mercado mundial, como a produção de óleo vegetal, biocombustíveis, farinha, formulação de rações, entre outros (PIMENTEL ; PATZEK, 2005; VIANNA *et al.*, 2013).

Esta cultura foi domesticada a partir da soja selvagem (*Glycine soja* Sieb. e Zucc.), na China há 5.000 anos e, posteriormente, introduzida na Coreia e Japão há cerca de 2.000 anos. Por volta de 1765, chegou à América do Norte e, logo após, durante a primeira metade do século passado, chegou à América Central e do Sul (ZHOU *et al.*, 2015). Por fim, no ano de 1919, começou a apresentar participação efetiva na produção mundial de grãos (SCHAUB *et al.*, 1988).

No Brasil, em 1901, foi realizado o primeiro cultivo de soja, registrado pela Estação Agropecuária de Campinas, fundada em 1887, pelo Imperador Dom Pedro II, atualmente

conhecida como Instituto Agronômico de Campinas (IAC). Somente em 1941, o cultivo de soja obteve registro estatístico no Anuário Agrícola do Rio Grande do Sul, apresentando um rendimento de aproximadamente 700 kg ha⁻¹. Contudo, o aumento expressivo na produção de soja no Brasil aconteceu somente ao final da década de 70 (BARBOSA ; ASSUNÇÃO, 2001).

Atualmente, no Brasil, a soja movimenta grande parte do agronegócio, sua área de cultivo corresponde a mais de 50% de toda área cultivada com grãos no país, sendo o segundo maior produtor, atrás apenas dos Estados Unidos. Na safra de (2016/2017) a produção nacional foi de 113,9 milhões de toneladas em uma área de 33,9 milhões de hectares com produtividade média de 3362 kg ha⁻¹; enquanto que os EUA alcançaram 117,2 milhões de toneladas em uma área de 33,5 milhões de hectares com produtividade média de 3501 kg ha⁻¹ ambos na safra de 2016/2017 (EMBRAPA, 2017).

A perspectiva é de que em 2020 a produção brasileira de soja ultrapasse a produção dos EUA, tornando-se o maior produtor mundial dessa *commodity*, por meio do aumento de produtividade e a maior capacidade de cultivo em terras agricultáveis, já que os EUA se encontram limitados a exploração de novas áreas de cultivo, dependendo somente do aumento de produtividade (FREITAS, 2011).

1.1.2. Disponibilidade do Fe sob efeito do encharcamento do solo

Em situações de encharcamento do solo, a estratégia 1 e 2 de absorção do Fe não são necessárias (HELL ; STEPHAN, 2003), pois é aumentado a disponibilidade do Fe no solo em decorrência das atividades realizadas pelos microrganismos do solo. Mais precisamente, nesta situação, os microrganismos aeróbicos consomem todo o O₂ molecular e morrem por falta deste. Os microrganismos remanescentes anaeróbicos facultativos e anaeróbicos então passam a atuar. Esses microrganismos utilizam aceptores de elétrons alternativos como NO³⁻, Mn⁴⁺, Fe³⁺ e SO₄²⁻ para manter o seu metabolismo celular (MARANGUIT *et al.*, 2017). Dessa maneira, os elétrons são transferidos dos compostos orgânicos para os oxidados, resultando em um ambiente de redução de pH e acúmulo de CO₂ e alteração do potencial redox do solo (MARANGUIT *et al.*, 2017), o que limita a disponibilidade de nutrientes no solo e causa o acúmulo de fitotoxinas (YIN ; KOMATSU, 2017).

1.1.3. Excesso de Fe e estresse oxidativo

1.1.3.1. Efeito indireto (inclusão)

Na resposta direta, ocorre o acúmulo de Fe^{2+} livre na planta, uma vez que há comprometimento do metabolismo celular. Nesta situação, o Fe^{2+} passa ser um potencial tóxico para as plantas, pois catalisa a decomposição do peróxido de hidrogênio (H_2O_2), formando os radicais de hidroxilas ($HO^\bullet$), conforme equação: $Fe^{2+} + H_2O_2 \rightarrow Fe^{3+} + HO^\bullet + HO^-$, o qual são extremamente reativos, cuja reação é denominada de Fenton. O Fe^{3+} , produto da reação de Fenton, pode ser reduzido de volta à Fe^{2+} pelo ânion superóxido ($O_2^{\bullet-}$), regenerando Fe^{2+} e permitindo que ocorra novamente a reação de Fenton, conforme equação: $Fe^{3+} + O_2^{\bullet-} \rightarrow Fe^{2+} + O_2$ (reação de Haber-Weiss (HELL; STEPHAN, 2003).

Dentre as espécies reativas de oxigênio (EROs), os radicais de hidroxilas ($HO^\bullet$) são os mais prejudiciais para a planta, provocando a peroxidação lipídica, incluindo o colapso celular e, até mesmo, a deterioração do tecido. Além disso, provoca a oxidação dos açúcares, proteínas, ácido nucléicos e lipídios, interrupção do transporte de elétrons e inibição ou ativação enzimática (HELL ; STEPHAN, 2003; PEREIRA *et al.*, 2013).

Para conter o estresse oxidativo, as plantas dispõem de sistemas de defesa antioxidantes, dividido em compostos enzimáticos [superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POD)]; e compostos não enzimáticos (glutathione, carotenóides, ascorbato, tocoferol, ubiquinol, ácido úrico e ácido lipóico) (JUCOSKI *et al.*, 2013, KROHLING *et al.*, 2016).

Outra alternativa para evitar o estresse oxidativo, é a ligação do Fe na parede celular e a armazenagem em proteínas chamadas ferritinas, as quais têm a capacidade de armazenar até 4500 átomos de Fe em seu núcleo. Estes processos visam a homeostase do Fe, a fim mantê-lo em um nível funcional ótimo para a planta, evitando que ele reaja com o O_2 e gere EROs (NIKOLIC ; RÖMHELD, 2003; DARBANI *et al.*, 2013).

As ferritinas são encontradas principalmente nos cloroplastos e mitocôndrias (NOUET; MOTTE; HANIKENNE, 2011), locais estes quantitativamente mais importantes para uso do Fe (THOMINE ; VERT, 2013), embora também estejam presentes em plastídios da raiz e nos vacúolos (HELL ; STEPHAN, 2003).

É aceito que, para a entrada do Fe no cloroplasto, é necessário que antes ocorra sua redução, reação catalisada pela proteína FRO7, enquanto a PIC1, pode ser um importador de Fe cloroplastidial; ambas proteínas estão localizadas no envelope interno do cloroplasto. Em relação a entrada do Fe na mitocôndria, a FRO8 parece estar envolvida na redução do Fe, porém ainda não está claro o importador específico do Fe (NOUET; MOTTE; HANIKENNE, 2011).

Especificamente para o Fe, os vacúolos exercem papel de armazenamento e sequestro, especialmente em sementes. Os transportadores NRAMP3 e NRAMP4 exportam o Fe para fora dos vacúolos, enquanto o transportador VIT1 exerce função na importação de Fe para o vacúolo (THOMINE ;VERT, 2013). O influxo do Fe para o vacúolo das células radiculares é mediado via transportador AtFPN2 (MORRISSEY ; GUERINOT, 2009).

1.1.3.2. Efeito indireto (exclusão)

Por outro lado, indiretamente, o Fe^{2+} reage com oxigênio presente na raiz, formando um precipitado de hidróxido de ferro na superfície da raiz, de cor avermelhado regular e aspecto macio ou uma placa de revestimento irregular, o que altera a absorção de outros nutrientes (CHENG *et al.*, 2014; KROHLING *et al.*, 2016).

É importante salientar, que mesmo a raiz em situação de anoxia, a falta de O_2 pode ser suprida neste órgão, através da formação de extensos aerênquimas oriundos da parte aérea e de modificações anatômicas na raiz (CHENG *et al.*, 2014), em consequência pode ocasionar a resposta indireta supracitada.

1.1.4. Fixação biológica do N em solos encharcados e não encharcados

As plantas podem absorver as formas de N orgânico e inorgânico, porém a maior fonte de N para as plantas é o N inorgânico, o qual é principalmente absorvido na forma de nitrato (NO_3^-) e amônio (NH_4^+). Outra forma de absorção é fixação biológica do nitrogênio (FBN) em plantas simbióticas, onde o nitrogênio (N_2) utilizado é oriundo da atmosfera (BLUMENTHAL *et al.*, 1997; PELIZZARO *et al.*, 2017).

Especificamente, nas leguminosas, a forma predominante de absorção do N é via FBN, devido terem a capacidade de estabelecer simbioses com as bactérias do gênero *Rhizobium* para fixar o N_2 atmosférico (OLDROYD, 2001, BALESTRASSE *et al.*, 2006). A associação simbiótica das leguminosas com as bactérias fixadoras de N ocorrem, na pluralidade das espécies, no sistema radicular, formando os nódulos radiculares, onde ocorre a conversão do N_2 atmosférico à NH_3^+ , pela ação da enzima nitrogenase (BALESTRASSE *et al.*, 2006).

A enzima nitrogenase é um complexo enzimático formado por duas subunidades (proteínas). Subunidade I, a nitrogenase ou Fe-proteína; subunidade II, a dinitrogênio redutase ou MoFe-proteína. A ferredoxina reduz a Fe-proteína, que logo em seguida, hidrolisa ATP e reduz a MoFe-proteína. A MoFe-proteína, sob condições normais, reage com N_2 e H^+ , tendo como o produto o NH_4^+ (ANDREWS *et al.*, 2009).

Essa interação simbiótica efetiva entre a planta e o rizóbio é apoiada por uma complexa rede de troca de nutrientes entre os dois parceiros (PELIZZARO *et al.*, 2017). Em troca do NH_3^+ , as plantas fornecem carboidratos, como o malato, oriundo de seu processo fotossintético. Dentro dos nódulos, esses carboidratos são hidrolisados para a obtenção dos compostos intermediários da respiração e de compostos com poder redutor (BALESTRASSE *et al.*, 2006; JUSTINO ; SODEK, 2013).

O O_2 é aceptor final dos elétrons provenientes da respiração do bacterióide, no entanto a enzima nitrogenase é sensível à sua presença, o que afeta a sua atividade (LUCIŃSKI, POLCYN ; RATAJCZAK, 2002). Em vista disso, visando a homeostase, a entrada do O_2 no bacterióide é controlada por uma camada de células que circunda o córtex interno do nódulo ao redor da zona infectada, formando uma barreira de difusão ao O_2 (JUSTINO ; SODEK, 2013). A proteína leghemoglobina também está diretamente relacionada ao controle do O_2 dentro do hospedeiro, assim, por meio da sua alta afinidade com o O_2 , liga-se a este e armazena-o por alguns segundos, para transportá-lo até as células dos nódulos, o que garante a disponibilidade de grandes quantidades de O_2 , porém de maneira muito controlada (TAIZ *et al.*, 2017). A partir desses recursos fisiológicos da planta, os níveis de O_2 livre no hospedeiro são reduzidos, o que favorece a atividade da enzima nitrogenase.

Quando o solo está encharcado, ocorre o preenchimento dos espaços dos macroporos do solo pela água, restringindo o fornecimento de O_2 para a raiz e nódulos, categorizado em ausência parcial de O_2 (hipóxia) ou a completa ausência de O_2 (anoxia) (MOHANTY; ONG, 2003). Dessa forma, a escassez do O_2 altera via da fosforilação oxidativa para glicólise e a fermentação (MOHANTY ; ONG, 2003), como a eficiência energética dessa via é substancialmente menor, ocorre declínio da fixação do N e da síntese de ATP (SOUZA, *et al.*, 2016).

REFERÊNCIAS

- ACHOURI, A.; BOYE, J. I.; BELANGER D. Soybean isoflavones: efficacy of extration consition and an effect of food type on extractability. **Food Research International**, Barking, v.38, n 10, p. 1199-1204, 2005.
- ALEXIEVA, V.; SERGIEV, I.; MAPELLI, S.; KARANOV, E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell and Environment**, Chichester, v. 24, n. 12, p. 1337-1344, 2001.
- AMILS, R.; FUENTE, V.; RODRÍGUEZ, N.; ZULUAGA, J.; MENÉNDEZ, N.; TORNERO, J. Composition, speciation and distribution of iron minerals in *Imperata cylindrica*. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 45, n. 5, p. 335-340, 2007.
- ANDREWS, M.; LEA, P. J.; RAVEN, J. A.; AZEVEDO, R. A. Nitrogen use efficiency. 3. Nitrogen fixation: genes and costs. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 155, n. 1, p. 1-13, 2009.
- ARAKI, H. Water uptake of soybean (*Glycine max* L. Merr.) during exposure to O₂ deficiency and field level CO₂ concentration in the root zone. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 96, n. 1, p. 98-105, 2006.
- BAILEY-SERRES, J.; FUKAO, T.; GIBBS, D. J.; HOLDSWORTH, M. J.; LEE, S. C.; LICAUSI, F.; PERATA, P.; VOESENEK, L. A. C. J.; VAN DONGEN, J. T. Making sense of low oxygen sensing. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 17, n. 3, p. 129-138, 2012.
- BALESTRASSE, K. B.; GALLEGOS, S. M.; TOMARO, M. L. Aluminium stress affects nitrogen fixation and assimilation in soybean (*Glycine max* L.). **Plant Growth Regulation**, New York, v. 48, n. 3, p. 271-281, 2006.
- BALK, J.; PILON, M. Ancient and essential: the assembly of iron–sulfur clusters in plants. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 16, n. 4, p. 218-226, 2011.
- BARBOSA, M. R.; MEDEIROS DE ARAÚJO SILVA, M.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; RANGEL CAMARA, T. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, n. 3, 2014.
- BARBOSA, M. Z.; ASSUNÇÃO, R. Ocupação territorial da produção e da agroindústria da soja no Brasil, nas décadas de 80 e 90. **Informações Econômicas**, São Paulo, v. 31, n. 11, p. 7-16, 2001.
- BATAGLIA, O. C.; MASCARENHAS, H. A. Toxicidade de ferro em soja. Iron toxicity in soybeans. **Bragantia**, Campinas, v. 40, n. 1, p. 199-203, 1981.
- BECANA, M.; MORAN, J. F.; ITURBE-ORMAETXE, I. Iron-dependent oxygen free radical generation in plants subjected to environmental stress: toxicity and antioxidant protection. **Plant and Soil**, The Hague, v. 201, n. 1, p. 137-147, 1998.

BIELESKI, R. L.; TURNER, N. A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical biochemistry**, New York, v. 17, n. 2, p. 278-293, 1966.

BLUMENTHAL, J. M.; RUSSELLE, M. P.; VANCE, C. P. Nitrogenase activity is affected by reduced partial pressures of N_2 and NO_3^- . **Plant Physiology**, Bethesda, v. 114, n. 4, p. 1405-1412, 1997.

BORNHOFEN, E.; BENIN, G.; GALVAN, D.; FABER FLORES, M. Épocas de semeadura e desempenho qualitativo de sementes de soja. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 45, n. 1, p. 46-55, 2015.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, New York, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

CATALDO, D. A.; HARRON, M.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. L., 1975. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 6, n. 1, p. 71-80, 1975.

CHATTERJEE, C.; GOPAL, R.; DUBE, B. K. Impact of iron stress on biomass, yield, metabolism and quality of potato (*Solanum tuberosum* L.). **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 108, n. 1, p. 1-6, 2006.

CHAUDHARY, S.; KUSAKABE, A.; MELGAR, J. C. Phytophthora infection in flooded citrus trees reduces root hydraulic conductance more than under non-flooded condition. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 202, n. 5, p. 107-110, 2016.

CHENG, H.; WANG, M.; WONG, M. H.; YE, Z. Does radial oxygen loss and iron plaque formation on roots alter Cd and Pb uptake and distribution in rice plant tissues? **Plant and Soil**, The Hague, v. 375, n. 1-2, p. 137-148, 2014.

DA SILVA, L. C.; DE ARAÚJO, T. O.; SIQUEIRA-SILVA, A. I.; PEREIRA, T. A. R.; CASTRO, L. N.; SILVA, E. C.; OLIVA, M. A.; AZEVEDO, A. A *Clusia hilariana* and *Eugenia uniflora* as bioindicators of atmospheric pollutants emitted by an iron pelletizing factory in Brazil. **Environmental Science and Pollution Research**, Berlin, v. 24, n. 36, p. 28026-28035, 2017.

DARBANI, B.; BRIAT, J. F.; HOLM, P. B.; HUSTED, S.; NOEPARVAR, S.; BORG, S. Dissecting plant iron homeostasis under short and long-term iron fluctuations. **Biotechnology Advances**, New York, v. 31, n. 8, p. 1292-1307, 2013.

DAT, J. F.; CAPELLI, N.; FOLZER, H.; BOURGEADE, P.; BADOT, P. M. Sensing and signalling during plant flooding. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 42, n. 4, p. 273-282, 2004.

DE OLIVEIRA JUCOSKI, G.; CAMBRAIA, J.; RIBEIRO, C.; DE OLIVEIRA, J. A.; DE PAULA, S. O.; OLIVA, M. A. Impact of iron toxicity on oxidative metabolism in

young *Eugenia uniflora* L. plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, Cracóvia, v. 35, n. 5, p. 1645-1657, 2013.

DIVITO, G. A.; ECHEVERRÍA, H. E.; ANDRADE, F. H.; SADRAS, V. O. Diagnosis of S deficiency in soybean crops: performance of S and N: S determinations in leaf, shoot and seed. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 180, n. 10, p. 167-175, 2015.

DUFÉY, P.; HAKIZIMANA, X.; DRAYE, S.; LUTTS, P.; BERTIN, P. QTL mapping for biomass and physiological parameters linked to resistance mechanisms to ferrous iron toxicity in rice. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, n. 2, p. 143-160, 2009.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – Embrapa. 2017. Embrapa Soja. **Soja em números (safra 2016/2017)**. Disponível em: <https://www.embrapa.br/soja/cultivos/soja1/dados-economicos>. Acesso em: 06 jan. 2020.

FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E.; BURMOOD, D. T.; PENNINGTON, J. S. Stage development descriptions for soybeans *Glycine max* (L) Merril. **Crop Science**, Madison, v. 11, n. 6, p. 929-931, 1971.

FREI, M.; TETTEH, R. N.; RAZAFINDRAZAKA, A. L.; FUH, M. A.; WU, L. B.; BECKER, M. Responses of rice to chronic and acute iron toxicity: genotypic differences and biofortification aspects. **Plant and Soil**, The Hague, v. 408, n. 1-2, p. 149-161, 2016.

FREITAS, M. D. C. M. D. A cultura da soja no Brasil: o crescimento da produção brasileira e o surgimento de uma nova fronteira agrícola. **Enciclopédia Biosfera–Centro Científico Conhecer**, Goiânia, v. 7, n. 12, p. 1-12, 2011.

GIL-QUINTANA, E.; LARRAINZAR, E.; SEMINARIO, A.; DÍAZ-LEAL, J. L.; ALAMILLO, J. M.; PINEDA, M.; ARRESE-IGOR C.; WIENKOOP S.; GONZÁLEZ, E. M. Local inhibition of nitrogen fixation and nodule metabolism in drought-stressed soybean. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 64, n. 8, p. 2171-2182, 2013.

HEATH, R. L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, New York, v. 125, n. 1, p. 189-198, 1968.

HELL, R.; STEPHAN, U. W. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants. **Planta**, Berlin, v. 216, n. 4, p. 541-551, 2003.

HIRABAYASHI, Y.; MAHENDRAN, R.; KOIRALA, S.; KONOSHIMA, L.; YAMAZAKI, D.; WATANABE, S.; KIM, H.; KANAE, S. Global flood risk under climate change. **Nature Climate Change**, London, v. 3, n. 9, p. 816, 2013.

IZAGUIRRE-MAYORAL, M. L.; SINCLAIR, T. R. Soybean genotypic difference in growth, nutrient accumulation and ultrastructure in response to manganese and iron supply in solution culture. **Annals of Botany**, London, v. 96, n. 1, p. 149-158, 2005.

JEONG, J.; GUERINOT, M. L. Homing in on iron homeostasis in plants. **Trends in plant science**, Oxford, v. 14, n. 5, p. 280-285, 2009.

JUCOSKI, O. G.; CAMBRAIA, J.; RIBEIRO, C.; DE OLIVEIRA, J. A.; PAULA, S. O.; OLIVA, M. A. Impact of iron toxicity on oxidative metabolism in young *Eugenia uniflora* L. plants. **Acta Physiologiae Plantarum**, Cracóvia, v. 35, n. 5, p. 1645-1657, 2013.

JUSTINO, G. C.; SODEK, L. Recovery of nitrogen fixation after short-term flooding of the nodulated root system of soybean. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 170, n. 3, p. 235-241, 2013.

KIM, E. H.; RO, H. M.; KIM, S. L.; KIM, H. S.; CHUNG, I. M. Analysis of isoflavone, phenolic, soyasapogenol, and tocopherol compounds in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] germplasms of different seed weights and origins. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Easton, v. 60, n. 23, p. 6045-6055, 2012.

KING, C. A.; PURCELL, L. C. Inhibition of N₂ fixation in soybean is associated with elevated ureides and amino acids. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 137, n. 4, 1389–1396, 2005.

KOKUBUN, M. Genetic and cultural improvement of soybean for waterlogged conditions in Asia. **Field Crops Research**, Amsterdam, n. 12, v. 152, p. 3-7, 2013.

KUAI, J.; LIU, Z.; WANG, Y.; MENG, Y.; CHEN, B.; ZHAO, W.; ZHOU, Z.; OOSTERHUIS, D. M. Waterlogging during flowering and boll forming stages affects sucrose metabolism in the leaves subtending the cotton boll and its relationship with boll weight. **Plant Science**, Oxford, v. 223, n. 6, p. 79-98, 2014.

KUMUTHA, D.; SAIRAM, R. K.; EZHILMATHI, K.; CHINNUSAMY, V.; MEENA, R. C. Effect of waterlogging on carbohydrate metabolism in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.): upregulation of sucrose synthase and alcohol dehydrogenase. **Plant Science**, Oxford, 175, n. 5, p. 706-716, 2008.

LICHTENTHALER, H. K.; WELLBURN A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions**, London, v. 11, n. 1, p. 591-592, 1983.

LINKEMER, G.; BOARD, J. E.; MUSGRAVE, M. E. Waterlogging effects on growth and yield components in late-planted soybean. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 6, p. 1576-1584, 1998.

LUCIŃSKI, R.; POLCYN, W.; RATAJCZAK, L. Nitrate reduction and nitrogen fixation in symbiotic association *Rhizobium*-legumes. **Acta Biochimica Polonica**, Warszawa, v. 49, n. 2, p. 537-546, 2002.

MAEKAWA, T.; SHIMAMURA, S.; SHIMADA, S. Effects of short-term waterlogging on soybean nodule nitrogen fixation at different soil reductions and temperatures. **Plant Production Science**, London, v. 14, n. 4, p. 349-358, 2011.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional de plantas: princípios e aplicações**. 2. ed. Piracicaba: Potafos, 1997. 319 p.

MARANGUIT, D.; GUILLAUME, T.; KUZYAKOV, Y. Effects of flooding on phosphorus and iron mobilization in highly weathered soils under different land-use types: Short-term effects and mechanisms. **Catena**, Amsterdam, v. 158, n. 10, p. 161-170, 2017.

MARTÍNEZ-ALCÁNTARA, B.; JOVER, S.; QUIÑONES, A.; FORNER-GINER, M. A.; RODRÍGUEZ-GAMIR, J.; LEGAZ, F.; PRIMO-MILLO, E.; IGLESIAS, D. J. Flooding affects uptake and distribution of carbon and nitrogen in citrus seedlings. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 169, n. 12, p. 1150-1157, 2012.

McCULLOUGH, H. The determination of ammonium in whole blood by a direct colorimetric method. **Clínica Chimica Acta**, Netherland, v. 17, n. 2, p. 297-304, 1967.

MOHANTY, B.; BEE-LIAN ONG. Contrasting effects of submergence in light and dark on pyruvate decarboxylase activity in roots of rice lines differing in submergence tolerance. **Annals of Botany**, London, v. 91, n. 2, p. 291-300, 2003.

MORRISSEY, J.; GUERINOT, M. L. Iron uptake and transport in plants: the good, the bad, and the ionome. **Chemical Reviews**, Washington, v. 109, n. 10, p. 4553-4567, 2009.

MÜLLER, C.; SILVEIRA, S. F. S.; DALOSO, D. M.; MENDES, G. C.; MERCHANT, A.; KUKI, K. N.; OLIVA, M. A.; LOUREIRO, M. E.; ALMEIDA, A. M. Ecophysiological responses to excess iron in lowland and upland rice cultivars. **Chemosphere**, Oxford, v. 189, n. 24, p. 123-133, 2017.

NIKOLIC, M.; RÖMHELD, V. Nitrate does not result in iron inactivation in the apoplast of sunflower leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 132, n. 3, p. 1303-1314, 2003.

NOUET, C.; MOTTE, P.; HANIKENNE, M. Chloroplastic and mitochondrial metal homeostasis. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 16, n. 7, p.395-404, 2011.

OLDROYD, G. E. Dissecting symbiosis: developments in Nod factor signal transduction. **Annals of Botany**, London, v. 87, n. 6, p. 709-718, 2001.

OLIVEIRA, H. C.; FRESCHI, L.; SODEK, L. Nitrogen metabolism and translocation in soybean plants subjected to root oxygen deficiency. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 66, n. 5, p. 141-149, 2013.

OLMO-VEGA, A.; GARCÍA-SÁNCHEZ, F.; SIMÓN-GRAO, S.; SIMÓN, I., LIDÓN, V.; NIEVES, M.; MARTÍNEZ-NICOLÁS, J. J. Physiological responses of three pomegranate cultivars under flooded conditions. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 224, n. 10, p. 171-179, 2017.

PEDÓ, T.; KOCH, F.; MARTINAZZO, E. G.; VILLELA, F. A.; AUMONDE, T. Z. Physiological attributes, growth and expression of vigor in soybean seeds under soil

waterlogging. **African Journal of Agricultural Research**, Benin, v. 10, n. 39, p. 3791-3797, 2015.

PELLIZZARO, A.; ALIBERT, B.; PLANCHET, E.; LIMAMI, A. M.; MORERE-LE PAVEN, M. C. Nitrate transporters: an overview in legumes. **Planta**, Berlin, v. 246, n. 4, p. 585-595, 2017.

PEREIRA, E. G.; OLIVA, M. A.; ROSADO-SOUZA, L.; MENDES, G. C.; COLARES, D. S.; STOPATO, C. H.; ALMEIDA, A. M. Iron excess affects rice photosynthesis through stomatal and non-stomatal limitations. **Plant Science**, Shannon, v. 201-202, n. 3, p. 81-92, 2013.

PIMENTEL, D.; PATZEK, T. W. Ethanol production using corn, switchgrass, and wood; biodiesel production using soybean and sunflower. **Natural Resources Research**, New York, v. 14, n. 1, p. 65-76, 2005.

PINTO, E.; SIGAUD-KUTNER, T. C.; LEITÃO, M. A.; OKAMOTO, O. K.; MORSE, D.; COLEPICOLO, P. Heavy metal-induced oxidative stress in algae. **Journal of Phycology**, New York, v. 39, n. 6, p. 1008-1018, 2003.

PUIATTI, M.; SODEK, L. Waterlogging affects nitrogen transport in the xylem of soybean. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 37, n. 10, p. 767-773, 1999.

QUAGGIO, J. A.; RAIJ, B. van; MALAVOLTA, E. Alternative use of the SPM – buffer solution to determine lime requirement of soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 16, n. 3, p.245-260, 1985.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2018. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 12 dez. 2019.

RODRÍGUEZ-GAMIR, J.; ANCILLO, G.; GONZÁLEZ-MAS, M. C.; PRIMO-MILLO, E.; IGLESIAS, D. J.; FORNER-GINER, M. A. Root signalling and modulation of stomatal closure in flooded citrus seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 49, n. 6, p. 636-645, 2011.

SAIRAM, R. K.; DHARMAR, K.; CHINNUSAMY, V.; MEENA, R. C. Waterlogging-induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in the roots of mung bean (*Vigna radiata*). **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 166, n. 6, p. 602-616, 2009.

SANTOS, H. G.; JACOMINE, P. K. T.; ANJOS, L. H. C.; OLIVEIRA, V. A.; LUMBREARAS, J. F.; COELHO, M. R.; ALMEIDA, J. A.; FILHO, J. C. A.; OLIVEIRA, J. B.; CUNHA, T. J. F. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5. ed. rev. ampl. Rio de Janeiro: Embrapa. 2018. 531 p.

SARTORI, G. M. S.; MARCHESAN, E.; DAVID, R.; DONATO, G.; COELHO, L. L.; AIRES, N. P.; ARAMBURU, B. B. Sistemas de preparo do solo e de semeadura no rendimento de grãos de soja em área de várzea. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 46, n. 3, 2016.

SARTORI, G. M. S.; MARCHESAN, E.; DAVID, R.; DONATO, G.; COELHO, L. L.; AIRES, N. P.; ARAMBURU, B. B. Sistemas de preparo do solo e de semeadura no rendimento de grãos de soja em área de várzea. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 46, n. 3, 2016.

SCHAUB, J.; MCARTHUR, W. C.; HACKLANDER, D.; GLAUBER, J.; LEATH, M.; DOTY, H. The U.S. Soybean Industry. Commodity Economics Division. Economic Research Service. U.S. Department of Agriculture. **Agricultural Economic Report**, v 588. 1988.

SHIMAMURA, S.; YAMAMOTO, R.; NAKAMURA, T.; SHIMADA, S.; KOMATSU, S. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. **Annals of Botany**, London, v. 106, n. 2, p. 277-284, 2010.

SINGH, S. P.; SETTER, T. L. Effect of waterlogging on element concentrations, growth and yield of wheat varieties under farmer's sodic field conditions. **Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences**, Allahabad, v. 87, n. 2, p. 513-520, 2017.

SIQUEIRA-SILVA, A. I.; SILVA, L. C.; AZEVEDO, A. A.; OLIVA, M. A. Iron plaque formation and morphoanatomy of roots from species of restinga subjected to excess iron. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, New York, v. 78, n. 3, p. 265-275, 2012.

SOUZA, S. C. R.; MAZZAFERA, P.; SODEK, L. Flooding of the root system in soybean: biochemical and molecular aspects of N metabolism in the nodule during stress and recovery. **Amino Acids**, Viena, v. 48, n. 5, p. 1285-1295, 2016.

STEIN, R. J.; DUARTE, G. L.; SPOHR, M. G.; LOPES, S. I. G.; FETT, J. P. Distinct physiological responses of two rice cultivars subjected to iron toxicity under field conditions. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 154, n. 2, p. 269-277, 2009.

SYED, N. H.; PRINCE, S. J.; MUTAVA, R. N.; PATIL, G.; LI, S.; CHEN, W.; BABU, V.; JOSHI, T.; KHAN, S.; NGUYEN, H. T. Core clock, SUB1, and ABAR genes mediate flooding and drought responses via alternative splicing in soybean. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 66, n. 22, p. 7129-7149, 2015.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2017.

THOMAS, A. L.; GUERREIRO, S. M. C.; SODEK, L. Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean. **Annals of Botany**, London, v. 96, n. 7, p. 1191-1198, 2005.

THOMINE, S.; VERT, G. Iron transport in plants: better be safe than sorry. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 16, n. 3, p. 322-327, 2013.

TIAN, L.; LI, J.; BI, W.; ZUO, S.; LI, L.; LI, W.; SUN, L. Effects of waterlogging stress at different growth stages on the photosynthetic characteristics and grain yield of spring maize (*Zea mays* L.) under field conditions. **Agricultural Water Management**, Amsterdam, v. 218, n. 8, p. 250-258, 2019.

UMBREIT, W. W.; KINGSLEY, G. R.; SCHAFFERT, R. R. A colorimetric method for transaminase in serum or plasma. **Journal of Laboratory and Clinical Medicine**, v. New York, v. 49, n. 3, p. 454-459, 1957.

VADEZ, V.; SINCLAIR, T.; SERRAJ, R. Asparagine and ureide accumulation in nodules and shoots as feedback inhibitors of N₂ fixation in soybean. **Physiologia Plantarum**, Hoboken, v. 110, n.2, 215-223, 2000.

VIANNA, V. F.; UNÊDA-TREVISOLI, S. H.; BIZARI, E. H.; FERRAUDO, A. S.; Di MAURO, A. A divergência genética e fenotípica de genótipos precoces de soja a partir de dados moleculares e agronômicos. **Ciência & Tecnologia Fatec-JB**, Jaboticabal, v. 4, 2013.

VIEIRA, C. R.; CABRAL, L. C.; PAULA, A. C. O. Composição centesimal e conteúdo de aminoácidos, ácidos graxos e minerais de seis cultivares de soja destinadas à alimentação humana. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Goiânia v. 34, n. 7, p.1277-1283, 1999.

VOESENEK, L. A. C. J.; COLMER, T. D.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F. F.; PEETERS, A. J. M. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist**, Chichester, v. 170, n. 2, p. 213-226, 2006.

VOGELS, G. D.; VAN DER DRIFT, C. Differential analyses of glyoxylate derivatives. **Analytical biochemistry**, New York, v. 33, n. 1, p. 143-157, 1970.

WAMPLE, R. L.; DAVIS, R. W. Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Plant Physiology**, Bethesda, v. 73, n. 1, p. 195-198, 1983.

WATANABE, S.; MATSUMOTO, M.; HAKOMORI, Y.; TAKAGI, H.; SHIMADA, H.; SAKAMOTO, A. The purine metabolite allantoin enhances abiotic stress tolerance through synergistic activation of abscisic acid metabolism. **Plant, Cell & Environment**, Chichester, v. 37, n. 4, p. 1022-1036, 2014.

WIENTJES, E.; PHILIPPI, J.; BORST, J. W.; VAN AMERONGEN, H. Imaging the Photosystem I/Photosystem II chlorophyll ratio inside the leaf. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, Amsterdam, v. 1858, n. 3, p. 259-265, 2017.

XU, S.; LIN, D.; SUN, H.; YANG, X.; ZHANG, X. Excess iron alters the fatty acid composition of chloroplast membrane and decreases the photosynthesis rate: a study in hydroponic pea seedlings. **Acta Physiologiae Plantarum**, Cracóvia, v. 37, n. 10, p. 212, 2015.

YAN, K.; ZHAO, S.; CUI, M.; HAN, G.; WEN, P. Vulnerability of photosynthesis and photosystem I in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) exposed to

waterlogging. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 125, n. 4, p. 239-246, 2018.

YEMM, C. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrate in plant extracts by anthrone. **Biochemistry Journal**, Sharjah, v. 57, n. 3, p. 508-514, 1954.

YIN, X.; KOMATSU, S. Comprehensive analysis of response and tolerant mechanisms in early-stage soybean at initial-flooding stress. **Journal of Proteomics**, Amsterdam, v. 169, n. 19, p. 225-232, 2017.

ZHANG, Y.; CHEN, Y.; LU, H.; KONG, X.; DAI, J.; LI, Z.; DONG, H. Growth, lint yield and changes in physiological attributes of cotton under temporal waterlogging. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 194, n. 10, p. 83-93, 2016.

ZHENG, X.; ZHOU, J.; TAN, D. X.; WANG, N.; WANG, L.; SHAN, D.; KONG, J. Melatonin improves waterlogging tolerance of *Malus baccata* (Linn.) Borkh. seedlings by maintaining aerobic respiration, photosynthesis and ROS migration. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 8, n. 1, p. 483, 2017.

ZHOU, Z.; JIANG, Y.; WANG, Z.; GOU, Z.; LYU, J.; LI, W.; FANG, C. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. **Nature Biotechnology**, New York, v. 33, n. 4, p. 408, 2015.