



PAULO CÉSAR DE SOUZA JÚNIOR

**BORO COMO ATENUADOR DOS EFEITOS DE DÉFICIT
HÍDRICO EM SOJA (*Glycine max* L.)**

LAVRAS-MG

2021

PAULO CÉSAR DE SOUZA JÚNIOR

BORO COMO ATENUADOR DOS EFEITOS DE DÉFICIT HÍDRICO EM SOJA
(Glycine max L.)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de Mestre

Orientador

Prof. Dr. Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori

Coorientador

Dr. Franz Walter Rieger Hippler

LAVRAS-MG

2021

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Júnior, Paulo César de Souza.

Boro como atenuador dos efeitos de déficit hídrico em soja (*Glycine max* L.) / Paulo César de Souza Júnior. - 2021.
70 p.

Orientador(a): Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori.

Coorientador(a): Franz Walter Rieger Hippler.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2021.

Bibliografia.

1. Micronutriente. 2. Adubação foliar. 3. Seca. I. Marchiori, Paulo Eduardo Ribeiro. II. Hippler, Franz Walter Rieger. III. Título.

PAULO CÉSAR DE SOUZA JÚNIOR

BORO COMO ATENUADOR DOS EFEITOS DE DÉFICIT HÍDRICO EM SOJA
(Glycine max L.)

BORON AS AN ATTENUATOR OF THE EFFECTS OF WATER DEFICIT IN
SOYBEANS *(Glycine max L.)*

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 30 de abril de 2021.

Prof. Dr. Silvino Guimarães Moreira UFLA

Prof. Dr. Estêvão Vicari Mellis IAC

Prof. Dr. Paulo Eduardo Ribeiro Marchiori
Orientador

Dr. Franz Walter Rieger Hippler
Coorientador

LAVRAS –MG

2021

Aos meus pais Maria Bethânia e Paulo César

Ao meu irmão Person Luiz

A minha Vó Rita Santa

DEDICO

A cada pessoa que de alguma forma contribuiu para realização desse trabalho

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus por me guiar ao longo de toda minha vida.

A minha família por me apoiar e dar tranquilidade para cada escolha feita por mim, em especial minha mãe pelo conforto e amor dado incondicionalmente, ao meu Pai pela motivação e apoio, a minha noiva Ludmilla Menezes por estar ao meu lado em todos os momentos, a minha Vó por toda ajuda e oração feita e ao meu irmão pelo auxílio nos momentos difíceis.

Ao Professor Paulo Marchiori pela orientação, confiança, paciência, amizade e ajuda para que esse projeto fosse realizado, quero que saiba que você é uma inspiração profissional, agradeço cada conselho.

A minha parceira de laboratório Ludmila Bastos, pela amizade, pelas risadas e por estarmos juntos nos momentos difíceis ao longo desse projeto, foi excelente ter trabalhado ao seu lado, aprendi muito com você a cada dia.

Aos alunos de pós-graduação presente na fisiologia vegetal pela amizade e aprendizado no período de realização desse trabalho: Antônia, Beatriz, Catherine, Lissa, Alexander, e os alunos de iniciação científica. Em especial ao meu amigo Paulo Cássio, por toda ajuda e suporte dado no desenvolvimento deste trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Crescimento e Desenvolvimento de Plantas (LCTP) por todo auxílio ao longo do experimento.

Aos funcionários do setor de fisiologia vegetal pela disponibilidade em ajudar sempre que necessário.

Ao Dr. Franz Hippler, junto com a Yara fertilizantes, pela confiança, transparência e suporte para que este projeto fosse desenvolvido.

Ao CNPq pela concessão da bolsa, a CAPES pela manutenção do programa, a Universidade Federal de Lavras pela oportunidade e o setor de fisiologia vegetal pelo aprendizado

A TODOS O MEU MUITO OBRIGADO!!!

RESUMO

A falta de água em determinada intensidade e duração pode causar estresse hídrico em diferentes espécies de plantas, sendo o principal estresse abiótico que limita o crescimento, o desenvolvimento e o rendimento das culturas. Nesse cenário, alguns compostos à base de macro e micronutrientes têm sido promissores para o aumento de tolerância de plantas a diferentes estresses abióticos. O objetivo geral do trabalho foi avaliar a viabilidade da suplementação com B aplicado via foliar com a função atenuar os efeitos deletérios causados pela baixa disponibilidade hídrica do solo em soja (*Glycine max* L.). Foi testada a hipótese se que a aplicação foliar do micronutriente boro (B) pode atenuar os efeitos causados pelo déficit hídrico em plantas de soja, por estimular o acúmulo de osmoprotetores, o sistema de defesa antioxidante enzimático e a manutenção do crescimento radicular. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, sob esquema fatorial 2x4, com 5 repetições. Os fatores de variação foram duas condições de água (irrigado e déficit hídrico) e quatro doses/fontes de B (Água; B-MEA 150 mg B L⁻¹; B-MEA 300 mg B L⁻¹ e H₃BO₃ 150 mg B L⁻¹) totalizando 8 tratamentos. As avaliações ocorreram em três momentos, de acordo com o nível de imposição das condições hídricas: máximo estresse, reidratação e produção final. O estresse hídrico induziu aumentos nos níveis de peróxido de hidrogênio e de malondialdeído, da atividade do sistema antioxidante enzimático e foi um fator limitante para o crescimento. Após a reidratação, foi possível observar uma rápida retomada do crescimento através da assimilação líquida do CO₂ da planta inteira. Houve aumento de 42% na massa seca de raiz em plantas que passaram pelo déficit hídrico e receberam B em comparação ao controle, com aplicação apenas de água. Em relação a produção, a suplementação com B influenciou positivamente a massa seca de vagens, índice de colheita e o número de grãos e de vagens por planta, principalmente em plantas sob condição de déficit hídrico. A suplementação de B via foliar foi capaz amenizar os danos causados pela baixa disponibilidade de água em soja.

Palavras-chave: *Glycine max* L. Seca. Adubação foliar. Micronutriente.

ABSTRACT

The lack of water in certain intensity and duration can cause water stress in different plant species, being the main abiotic stress that limits the growth, development and yield of crops. In this scenario, some compounds based on macro and micronutrients have been promising for increasing plant tolerance to different abiotic stresses. The overall objective of this study was to evaluate the feasibility of foliar B supplementation to mitigate the deleterious effects caused by low soil water availability in soybean (*Glycine max* L.). We tested the hypothesis that the foliar application of the micronutrient boron (B) can attenuate the effects caused by water deficit in soybean plants, by stimulating the accumulation of osmoprotectors, the enzymatic antioxidant defense system and the maintenance of root growth. The experiment was conducted in an entirely randomized design, under 2x4 factorial scheme, with 5 repetitions. The variation factors were two water conditions (irrigated and deficit water) and four doses/sources of B (Water; B-MEA 150 mg B L⁻¹; B-MEA 300 mg B L⁻¹ and H₃BO₃ 150 mg B L⁻¹) totaling 8 treatments. The evaluations occurred in three moments, according to the level of imposition of the water conditions: maximum stress, rehydration and final yield. Water stress increased in hydrogen peroxide and malondialdehyde levels, the activity of the enzymatic antioxidant system, and was a limiting factor for growth. After rehydration, a rapid resumption of growth could be observed through net CO₂ assimilation of the entire plant. There was a 42% increase in root dry mass in plants that were subjected to water deficit and received B compared to the control, with water application only (MOCK). In relation to production, B supplementation positively influenced pod dry mass, harvest index, and the number of grains and pods per plant, especially in plants under water deficit. Foliar B supplementation was able to mitigate the damage caused by low water availability in soybean.

Keywords: *Glycine max* L. Drought. Foliar fertilization. Micronutrients.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Linha do tempo das principais atividades durante o período experimental: imposição dos tratamentos e coleta de plantas para análises de variáveis25
- Figura 2 – Dados de temperatura (T, °C) e umidade relativa do ar (UR, %) registradas dentro da casa de vegetação durante o período experimental.31
- Figura 3 – Concentração (mg kg⁻¹, A) e conteúdo de boro total das folhas (µg, B) em plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), após a reidratação.32
- Figura 4 – Potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{pd}, A e B), potencial hídrico foliar após o meio dia (Ψ_{md}, C e D) e conteúdo relativo de água (CRA, E e F) de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.34
- Figura 5 – Altura de planta (AP, A e B), diâmetro do caule (DC, C e D), número de folhas (NF, E e F) e área foliar (AF, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.36
- Figura 6 – Massa seca da parte aérea (MSPA, A e B) e massa seca de raiz (MSR, C e D), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação. ...37
- Figura 7 – Conteúdo de peróxido de hidrogênio em folha (H₂O₂, A e B) e em raiz (H₂O₂, C e D), conteúdo de malondialdeído em folha (MDA, E e F) e em raiz (MDA, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.40
- Figura 8 – Conteúdo de proteína em folha (A e B) e em raiz (C e D), atividade da superóxido dismutase em folha (SOD, E e F) e em raiz (SOD, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.42
- Figura 9 – Atividade da catalase em folha (CAT, A e B) e em raiz (CAT, C e D), atividade da ascorbato peroxidase em folha (APX, E e F) e em raiz (APX, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹

- Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.44
- Figura 10 – Fotossíntese líquida (Pn, A e B), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.45
- Figura 11 – Conteúdo de amido em folha (A e B) e em raiz (C e D), açúcares solúveis totais em folha (AST, E e F) e em raiz (AST, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.48
- Figura 12 – Conteúdo de açúcares redutores em folha (AR, A e B) e em raiz (AR, C e D), e sacarose em folha (E e F) e em raiz (G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.50
- Figura 13 – Conteúdo de aminoácido em folha (A e B) e em raiz (C e D), e prolina em folha (E e F) e em raiz (G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.52
- Figura 14 – Massa seca de vagens por planta (MSV, A), massa seca da parte aérea (MSPA, B), número de vagens por planta (NV, C), número de grãos por planta (D), índice de colheita (IC, E) e peso de 1000 sementes (H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.54
- Figura 15 – Plantas de soja após 60 dias de semeadura no período de máximo estresse (50% CC) cultivadas sob diferentes condições hídricas, submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.55
- Figura 16 – Plantas de soja após 66 dias de semeadura, reidratadas durante 5 dias após o período de máximo estresse, submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B

L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.....57

Figura 17 – Sistema radicular de soja após 60 dias de semeadura no período de máximo estresse (50% CC) cultivadas sob diferentes condições hídricas, submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.....61

Figura 18 – Plantas de soja após 110 dias de semeadura passando pelo período de máximo estresse (50% CC) e reidratação cultivadas sob diferentes condições hídricas submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.....62

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Tratamentos aplicados.....	23
Tabela 2 – Fluorescência da clorofila a em folhas de soja, cultivadas sob duas condições hídricas suplementadas com diferentes fontes e doses de B.....	46
Tabela 3 – Análise nutricional em folhas de plantas de soja e irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L ⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L ⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L ⁻¹ de ácido bórico (H ₃ BO ₃), após a reidratação.	71

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	14
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1	Efeitos do déficit hídrico em plantas.....	15
2.2	Sistema antioxidante enzimático e ajustamento osmótico.....	18
2.3	Cultura da Soja.....	19
2.4	Função do Boro nas plantas.....	19
3	HIPÓTESE.....	21
4	OBJETIVO GERAL	21
4.1	Objetivos específicos.....	21
5	MATERIAL E MÉTODOS	22
5.1	Condução experimental.....	22
5.2	Delineamento experimental e tratamentos.....	23
5.3	Biometria	25
5.4	Medidas do potencial da água nas folhas e conteúdo relativo de água	25
5.5	Avaliações das trocas gasosas	26
5.6	Avaliação do metabolismo antioxidante	27
5.7	Peroxidação lipídica e teor de peróxido de hidrogênio.....	27
5.8	Extrato proteico e atividade de enzimas do sistema antioxidante.....	28
5.9	Determinação de carboidratos e aminoácidos.....	29
5.10	Conteúdo de prolina	29
5.11	Composição mineral dos tecidos vegetais	30
6	ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	30
7	RESULTADOS	31
8	DISCUSSÃO	54
9	CONCLUSÕES.....	63
	REFERÊNCIAS.....	65
10	ANEXO.....	71

1 INTRODUÇÃO

A disponibilidade de água nas diversas áreas agricultáveis é um dos fatores que mais oscilam entre uma safra e outra. A escassez ou irregularidade do regime pluviométrico causa diversas perdas na produção, principalmente em regiões áridas e semiáridas. Mesmo com o elevado grau de tecnificação de grande parte das lavouras de soja (*Glycine max* L.) no Brasil, a baixa disponibilidade hídrica durante o ciclo da cultura, ainda representa a principal limitação à obtenção do máximo potencial produtivo, prejudicando a estabilidade no rendimento de grãos de um ano para o outro no Brasil (EMBRAPA, 2020).

A falta de água em determinada intensidade e duração causa o estresse hídrico, sendo o principal estresse abiótico que limita o crescimento, o desenvolvimento e o rendimento das culturas (IMPA et al., 2012). O estresse hídrico induz uma série de alterações fisiológicas e bioquímicas, como a superprodução de espécies reativas de oxigênio (ERO's), redução na taxa fotossintética e na biomassa da planta. A produção de ERO's em níveis excessivos pode causar danos às membranas, proteínas e outros componentes celulares das plantas (SHARMA et al., 2012). No entanto, enzimas antioxidantes são uma das estratégias para eliminar o excesso de ERO's em diferentes compartimentos celulares, mantendo assim a integridade das membranas e o equilíbrio redox das plantas sob condições de seca (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014).

Nesse cenário, alguns compostos à base de macro e micronutrientes têm sido promissores para o aumento de tolerância de plantas a diferentes estresses abióticos (HAJIBOLAND; FARHANGHI, 2011 ; HODRCKER et al., 2014). Os micronutrientes podem atuar em processos fisiológicos, bioquímicos e metabólicos em todos os sistemas das plantas, com isso podem aliviar os efeitos causados pela baixa disponibilidade de água em diferentes culturas. Entretanto, ainda não é bem elucidado como de fato todos os micronutrientes contribuem para aliviar o estresse hídrico.

Dentre estes o boro (B) é um micronutriente que está relacionado a muitos processos fisiológicos que são afetados pela sua deficiência, como transporte e metabolismo de açúcares, síntese e estrutura da parede celular, lignificação, metabolismo de nucleotídeos, processo respiratório, metabolismo de auxina, metabolismo fenólico, metabolismo de ascorbato e integridade da membrana plasmática (CAKMAK; RÖMHELD, 1997; CAMACHO-CRISTÓBAL; REXACH; GONZÁLEZ-FONTES, 2008).

A adubação boratada, quando aplicada apenas via solo, corre grandes riscos de perdas por lixiviação (ROSOLEM; BÍSCARO, 2007), com isso uma alternativa para atender à exigência nutricional das culturas é a suplementação foliar. Uma grande vantagem da adubação foliar de micronutrientes é a possibilidade de correções de deficiências a curto prazo e distribuição mais uniforme por unidade de área (VOLKIESS, 1991), dando subsídio ao desenvolvimento de novas tecnologias de fertilizantes minerais foliares a base de micronutrientes.

Diante disso, se faz importante a elucidação de como a suplementação com B pode influenciar positivamente a cultura da soja, atenuando os efeitos prejudiciais causados em plantas quando expostas a condições de baixa disponibilidade hídrica.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Efeitos do déficit hídrico em plantas

Dentre os inúmeros fatores necessários para crescimento e desenvolvimento vegetal, como radiação, temperatura, CO₂, macro e micronutrientes, a água é considerada como um dos principais fatores exigido por diferentes espécies de plantas. A água participa em todos os processos bioquímicos e fisiológicos, sendo o principal constituinte vegetal, estando presente em cerca de 90% do seu peso total em plantas herbáceas, agindo como solvente no transporte de minerais e compostos orgânicos e gases, além de atuar como regulador térmico, mantendo e distribuindo o calor na planta (COSTA, 2001).

A baixa disponibilidade hídrica pode acarretar em situação de estresse para a planta, como déficit hídrico, que ocorre quando a quantidade de água perdida pelo processo de transpiração das folhas, através dos estômatos, excede a capacidade da mesma em absorver água do solo pelas raízes. Esse desequilíbrio entre a perda e absorção de água pelas plantas ocorre quando o potencial hídrico do solo é inferior ao potencial hídrico das raízes.

Os estudos de potencial hídrico foliar (Ψ_w), da fluorescência da clorofila *a*, entre outros parâmetros fisiológicos, como o conteúdo relativo de água (CRA) tem função de auxiliar estudos em plantas cultivadas sob condição de estresse.

O potencial hídrico da folha, que explica a movimentação da água pelo sistema solo-planta-atmosfera reduz sob condições de estresse, sendo um parâmetro que descreve o status hídrico da planta, tendo variações em períodos mais quentes ao longo do dia (CHONÉ, 2001).

Uma das primeiras alterações causadas pelo déficit hídrico em plantas é a redução da condutância estomática (g_s), primeiramente devido a redução do turgor das células guarda, que resulta no aumento da biossíntese de ácido abscísico (ABA). Produzido no sistema radicular, o ABA será transportado via xilema para a parte aérea onde seu acúmulo irá atuar como sinalizador, promovendo o efluxo de íons K^+ das células-guarda, acarretando na perda da pressão de turgor e conseqüentemente o fechamento dos estômatos (MAHAJAN; TUTEJA, 2005), reduzindo a transpiração. Paralelamente a redução da condutância estomática, ocorre o aumento da temperatura interna da folha devido a diminuição da perda de água na forma de vapor, portanto pode ser um indicador do estresse hídrico (URBAN; AARROUF; BIDEL, 2017).

A capacidade de recuperação das plantas após a reidratação é um componente importante, e no caso particular do déficit hídrico, o balanço de carbono depende não apenas da redução da taxa fotossintética em consequência do estresse, mas também sobre a capacidade de recuperação após a disponibilidade de hídrica (RODRIGUES et al., 2013).

Com a redução da condutância estomática e mesofílica (g_m) em resposta ao estresse hídrico, ocorre a redução da assimilação líquida de CO_2 (A) e conseqüentemente, na região do estroma dos cloroplastos a atividade da enzima Ribulose- 1,5 Bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) será comprometida devido à falta de substrato (CO_2) e a capacidade de regeneração da Ribulose 1,5 bifosfato (RuBP), acarretando na baixa atividade do ciclo de Calvin –Benson (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009).

Uma das limitações bioquímicas (não-difusiva) ocorre devido aos danos causados por ERO's. Um exemplo é a fotoxidação da proteína D1 do fotossistema II, que se torna incapaz de oxidar a molécula de H_2O , impossibilitando o fluxo de H^+ na membrana do tilacóide, pois não vai haver acidificação do pH do Lúmen pelo excesso de H^+ . Com isso, ocorre o decréscimo do fluxo de prótons através da ATP-sintase, impedindo a junção do ADP a um fosfato inorgânico (Pi) para formação da molécula de ATP, o qual é necessária para doar um Pi a Ribulose-5-fosfato e formar a ribulose 1,5-bifosfato para dar início a fixação do CO_2 (LAWLOR; TEZARA, 2009; FLEXAS, 2002).

A falta de CO_2 como substrato para carboxilação, pela Rubisco ser uma enzima bifuncional, faz com que a atividade oxigenase supere a carboxilase, processo denominado de fotorrespiração, o que provoca a perda parcial do carbono fixado pelo ciclo de Calvin-Benson, conseqüentemente a redução na produção de biomassa pelas plantas (FAROOQ et al., 2009).

A fluorescência da clorofila *a* vem sendo utilizada no entendimento dos mecanismos da fotossíntese modificados pelo déficit hídrico. A análise de variáveis da fluorescência da clorofila *a* é capaz de mostrar até que ponto o fotossistema II está usando a energia absorvida pelos centros de reação da molécula de clorofila e a dimensão do quanto está danificado devido ao excesso de radiação (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Em condições de déficit hídrico, devido ao menor consumo dos produtos formados durante a etapa fotoquímica, como o NADPH e o ATP, acarreta em uma condição de excesso de pressão energética no aparato fotossintético, que pode levar a fotoinibição e a redução da integridade do aparato fotoquímico do PSII, ocorrendo a diminuição da eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm) (ROHACEK, 2002).

Além do *quenching* fotoquímico, que se refere ao quanto da energia absorvida será destinada a eventos fotoquímicos, existe o *quenching* não fotoquímico (NPQ) que estima a taxa constante de perda de energia na forma de calor pelo PSII. A taxa de transporte de elétrons (ETR) e a estimativa da fração de centros de reação aberto pelo PSII (qL) são características úteis para melhor compreensão do aparato fotossintético das plantas quando em condição de estresse hídrico (LIU et al., 2012).

Com a diminuição da assimilação líquida de CO₂ em condições de déficit hídrico, e a intensidade de radiação sob a folha permanecendo alta, ocorre o acúmulo de poder redutor (NADPH) nos cloroplastos advindo da etapa fotoquímica pelo fotossistema I (PSI) devido ao menor consumo pela etapa bioquímica e causando alteração no estado redox da planta (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009). Parte desse excesso de poder redutor nos cloroplastos, pode ser usado para reduzir a molécula de O₂, levando a formação de ERO's, como o ânion superóxido (O₂⁻), oxigênio singlete (¹O₂) e o radical hidroxila (OH) que são consequência inevitável do metabolismo aeróbico, onde em baixas concentrações, as ERO's atuam como importantes moléculas sinalizadoras do metabolismo, produzidas nos cloroplastos, na região da mitocôndria e peroxissomos (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014).

Porém, quando há um desbalanço entre a produção das ERO's e a eliminação pelo sistema antioxidante enzimático e não-enzimático ocorre o estresse oxidativo (estresse secundário), causando danos oxidativos em biomoléculas como nucleotídeos, proteínas e lipídeos (SHARMA; JHA; DUBEY; PESSARAKLI, 2012). Um dos possíveis indicadores do estresse oxidativo é o conteúdo de malondeialdeído (MDA), o último produto da peroxidação de lipídeos nas membranas (SAHIN et al., 2018).

2.2 Sistema antioxidante enzimático e ajustamento osmótico

Como estratégia para sobreviver a períodos de quebra da homeostase redox celular, as plantas desenvolveram estratégias para a proteção contra danos oxidativos consistindo na extinção das ERO's, como o sistema antioxidante não-enzimático composto por carotenoides, ascorbato, glutatona, α -tocoferóis, flavanóides e osmólitos como prolina (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014). De outra forma, ocorre a atuação do sistema antioxidante enzimático que é composto pela enzima superóxido dismutase (SOD), primeira linha de defesa contra o estresse oxidativo, responsável por catalisar a reação da dismutação do ânion superóxido (O_2^-) em $H_2O_2 + O_2$; posteriormente a enzima ascorbato peroxidase (APX) também participa na limpeza do excesso de ERO's, utilizando o ascorbato como doador de elétron para estimular a conversão do H_2O_2 em H_2O . Sua atividade é elevada nas regiões do citosol e cloroplastos sob condições de estresse (HOSSAIN; NOURI; KOMATSU, 2012).

Em relação a enzima catalase (CAT), sua principal atividade é localizada nos peroxissomos, centro de formação de H_2O_2 por consequência da β oxidação de ácidos graxos, fotorrespiração, catabolismo da purina e estresse oxidativo (MITTLER, 2002), sendo também a enzima responsável pela dismutação do H_2O_2 em H_2O e O_2 (DAS; ROYCHOUDHURY, 2014).

Uma das principais estratégias para tolerância a seca em plantas é a síntese de diferentes compostos orgânicos compatíveis, que são moléculas de baixo peso molecular, com alta solubilidade e que geralmente são compostos não-tóxicos mesmo em altas concentrações no citosol (FAROOQ et al., 2009). O ajuste osmótico é um mecanismo que mantém o conteúdo de água em plantas em condições de estresse hídrico, como exemplo, açúcares solúveis, aminoácidos e ácidos orgânicos. O acúmulo desses compostos sob condição de déficit hídrico reduz o potencial osmótico da célula, o qual atrai água para dentro da mesma, o que ajuda na manutenção do turgor das folhas e prevenção da desidratação de membranas e proteínas (FAROOQ et al., 2009).

O aumento da biossíntese de alguns aminoácidos específicos é essencial para a tolerância ao estresse hídrico em plantas, tendo como exemplo a prolina, que além de atuar no ajuste osmótico, protege os componentes celulares dos danos oxidativos, como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos. Durante a rota de síntese e catabolismo de prolina, o $NADPH^+$ é oxidado a NADP nos cloroplastos, com isso, reduz a formação de ERO's devido ao consumo do excesso de poder redutor advindo do PSI (LISAR; BAKHSHAYESHAN-AGDAM, 2016).

2.3 Cultura da Soja

No Brasil a área plantada com soja na safra 2020/21 teve um acréscimo de 4,1% em relação à safra anterior, com estimativa atual de 38,46 milhões de hectares. Já em relação a produção, nesta safra, o país será responsável por 135.13 mil toneladas de grãos, representando aumento de 8,2% em relação ao período anterior (CONAB, 2021).

As condições edafoclimáticas favoráveis de cultivo culminam em aumentos graduais no rendimento desta oleaginosa a cada safra, sendo a espécie mais plantada no território brasileiro. Em relação as regiões produtoras, o Sudeste se destaca como a região com maior elevação percentual na área plantada. A produção também registra aumento de 12,2% em relação a safra passada, atingindo 11,37 milhões toneladas (CONAB, 2021).

Dentre os fatores inerentes a produção agrícola, o clima é o de mais difícil controle, e de maior ação, sobre a limitação às máximas produtividades. Estresses abióticos como seca, excesso de chuva, temperaturas muito altas ou baixas, baixa luminosidade, entre outros, pode reduzir drasticamente a produção (EMBRAPA, 2013).

O requerimento de água pela cultura da soja, varia entre 450-800 mm dependendo de inúmeros fatores como estágio de desenvolvimento, características da cultivar, do manejo e da demanda evaporativa. Além disso, o consumo de água pela cultura pode variar tanto em função das condições climáticas de cada região, quanto em função da época de semeadura. Os estádios fenológicos onde ocorre a maior demanda de água pelas plantas são no período de floração e no enchimento de grãos (EMBRAPA, 2020).

Neste contexto, o impacto do déficit hídrico sobre o rendimento na cultura da soja depende da intensidade, duração e estágio fenológico de ocorrência do estresse, além da sensibilidade da cultivar, ocorrendo drásticas reduções no rendimento, principalmente quando a falta de água ocorre no período reprodutivo, onde é mais sensível a baixa disponibilidade hídrica. (DELL; HUANG, 1997).

2.4 Função do Boro nas plantas

As plantas necessitam do B para o crescimento e elasticidade da parede celular, onde se encontra cerca de 95 a 98% de todo B na planta, e também para produção de pectinas. Uma das suas principais funções desse micronutriente, está ligada a síntese da parede celular em plantas, onde o B é responsável por realizar ligação Cis-Diol, como a pectina de parede celular Ramnogalacturonano II (RGII), uma das mais ricas variedades de açúcares e estruturas de ligação conhecida em qualquer polissacarídeo (O'NEILL E YORK, 2003).

O B também está inteiramente ligado ao metabolismo de fenóis, inibindo a produção em excesso de compostos como o ácido caféico e ácido clorogênico, uma vez que, quando há deficiência deste elemento ocorre o acúmulo deles dentro da planta. O aumento excessivo desses dois compostos, promove a inibição da enzima AIA- oxidase, uma das responsáveis pela regulação da concentração de auxina, principalmente na região meristemática do caule.

A integridade e funcionamento da membrana celular também são controlados pela concentração de B, onde em situações de deficiência pode afetar consideravelmente a absorção iônica da membrana, o que prejudica a absorção de alguns nutrientes como o K e P (MARENCO, 2005), e a extrusão de H^+ por reduzir a atividade de ATPase (DRUGER, 1983).

O papel principal do B na fotossíntese ainda permanece desconhecido, sendo que a deficiência de B na fotossíntese resulta em um menor rendimento quântico da fotossíntese e um fotossistema II (PSII) menos eficiente, que parece ser resultado da oxidação lipídica das membranas do tilacóides (MARSCHNER; MARSCHNER, 2011). As alterações no metabolismo podem ocorrer como resultado da deficiência de B inicialmente na estrutura e função da membrana, portanto, os efeitos da deficiência na fotossíntese são de natureza secundária (BROWN et al., 2002).

A deficiência de B afeta o crescimento reprodutivo de forma mais aguda que o crescimento vegetativo, devido a sua função de estruturação de órgãos reprodutivo, havendo uma diversidade muito grande de efeitos da deficiência na fase de produção (DELL et al., 1997). Durante a fase reprodutiva, a má formação dos tecidos vasculares compromete a fixação e o enchimento dos frutos, pois limita o transporte de energia e água para manutenção do desenvolvimento. Com isso, a suplementação de B pode contribuir para a melhor formação de pontos de crescimento.

Alguns sintomas típicos de deficiência de B em decorrência dessa fase são: abscisão de botões e flores, menor viabilidade do grão de pólen e queda prematura de frutos (DELL et al., 1997).

A aplicação foliar de fertilizantes é uma abordagem a qual é capaz de suprir rapidamente e diretamente a falta de nutrientes em plantas. Em condição de estresse hídrico, estudos indicam que a suplementação com B em algumas espécies de plantas pode ser uma maneira de mitigar os efeitos prejudiciais causados pelo déficit hídrico.

Em *Bassica rapa* o crescimento do sistema radicular foi reduzido em 74% em plantas sob estresse hídrico com baixa concentração de B, ao passo que as plantas supridas com B obtiveram uma redução de apenas 56% (HAJIBOLAND; FARHANGHI, 2011). Respostas similares também foram observadas em Eucalipto por Hodecker et al. (2014), onde a aplicação de B em folhas intensificou o crescimento radicular durante o período de estresse hídrico, além da expressão de genes transportadores de B (*BOR5*) e genes responsáveis pela biossíntese de pectinas (*PMe3* e *GT8*) em folha e raiz.

Estudos com diferentes concentrações de B (0,033; 0,33; 3,3 e 33 mg B L⁻¹) em plântulas de *Brassica* (PANDEY; ARCHANA, 2013), concluíram que tanto as folhas quanto as raízes apresentaram um aumento da concentração de prolina e da atividade de enzimas do sistema antioxidante (SOD, CAT e POD) para superar o dano oxidativo causado pela produção excessiva de ERO's em condições de deficiência e excesso de B (PANDEY; ARCHANA, 2013).

Entretanto, ainda são escassas as informações sobre as respostas de plantas de soja sob condições de estresse hídrico e suplementadas com o B, com intuito de amenizar os efeitos deletérios causados por esse estresse abiótico.

3HIPÓTESE

A aplicação foliar de boro (B) pode atenuar os efeitos causados pelo déficit hídrico em plantas de soja, por estimular o acúmulo de osmoprotetores, o sistema de defesa antioxidante e a manutenção do crescimento radicular.

4OBJETIVO GERAL

Avaliar a viabilidade da suplementação de boro (B) aplicado via foliar com a função de reduzir os efeitos deletérios causados pela baixa disponibilidade hídrica do solo em soja (*Glycine max* L.).

4.1 Objetivos específicos

- Avaliar os efeitos das diferentes fontes e doses de B no crescimento, desenvolvimento e produção das plantas e soja sob déficit hídrico.
- Determinar a influência das diferentes doses de B aplicadas nos eventos fisiológicos e bioquímicos para aliviar o estresse oxidativo causado pelo estresse hídrico.
- Verificar se a suplementação com o B estimula uma melhor atividade fotossintética dessas plantas sob condições de seca.
- Determinar se o B proporciona alterações bioquímicas e fisiológicas nessas plantas submetidas ao estresse hídrico e a capacidade de recuperação após reidratação.
- Estudar o estado nutricional, status hídrico e se ocorre ajustamento osmótico dessas plantas suplementadas com B e submetidas ao estresse hídrico.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Condução experimental

O experimento foi realizado em casa de vegetação no Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, MG. As condições de temperatura e umidade relativa do ar foram monitoradas ao longo de todo o período experimental utilizando um termohigrômetro com datalogger do modelo HT-500 (INSTRUTHERM®)

Foi coletada uma amostra do solo utilizado, em seguida foi feita mistura com areia na proporção 2:1 (solo:areia) para melhorar as características de drenagem. Após, realizou-se análise química no Laboratório de Análise de Solo (Departamento de Ciência do Solo, UFLA) tendo como resultados: pH (H₂O) = 6,4; Al (KCl- 1 mol L⁻¹) = 0,00 cmol_c dm⁻³; Acidez potencial (SMP) = 1,30 cmol_c dm⁻³; Ca (KCl-1 mol L⁻¹) = 0,60 cmol_c dm³; Mg (KCl- 1 mol L⁻¹) = 0,20 cmol_c dm³; P (Mehlich 1) 0,05 mg dm⁻³; K (Mehlich 1) = 11,0 mg dm³; matéria orgânica (dag kg⁻¹) = 0,50; Saturação por bases = 38,88%; Saturação por alumínio = 0% ; Soma de bases (cmol_c dm⁻³) = 0,83; CTC (t) = 0,83; CTC (T) = 2,13; P-rem = 14,30 mg L⁻¹; Zn (Mehlich 1) = 0,60 mg dm⁻³; Fe (Mehlich 1) = 61,20 mg dm⁻³; Mn (Mehlich 1) = 12 mg dm⁻³; Cu (Mehlich 1) = 1,09 mg dm⁻³; S (FMCa - HAC) = 9,50 mg dm⁻³; B (Água quente) = 0,05 mg dm⁻³; classificado como solo de textura média. A adubação (exceto para o B) foi realizada de acordo com Malavolta (1980), recomendado para cultivo em vasos. Também foi

realizada adubação de cobertura com fosfato de amônio e cloreto de potássio via solução nutritiva após 30 dias de cultivo.

As sementes de soja Monsoy 5917 foram previamente tratadas com cobalto e molibdênio fornecidos pela YaraVita® Teprosyn™ CoMo e posteriormente inoculadas com bactérias fixadoras de nitrogênio estirpe SEMIA 5019 (*Bradyrhizobium elkanii*) e SEMIA 5079 (*Bradyrhizobium japonicum*). Em seguida foi realizada a semeadura de 5 sementes por vaso de 5 dm³. Após o estabelecimento foi realizado desbaste, mantendo apenas duas plantas por vaso.

5.2 Delineamento experimental e tratamentos

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC), sob esquema fatorial 2x4, com 5 repetições. Os fatores de variação foram duas condições de água (irrigado e déficit hídrico) e quatro doses/fontes de B (Tabela 1) totalizando 8 tratamentos e 40 unidades experimentais. Foram conduzidos 3 experimentos independentes, sendo coletados conforme a Tabela 1.

Tabela 1 – Tratamentos aplicados.

Tratamentos	Condição Hídrica	Concentração	Fonte
1 - (MOCK)	Irrigado	Aplicação foliar de água	-
2 - (MOCK)	Estresse Hídrico	Aplicação foliar de água	-
3 – B-MEA 1	Irrigado	150 mg B L ⁻¹ (1,0 mL/L Bortrac)	Yara Vita® Bortrac™
4 – B-MEA 1	Estresse Hídrico	150 mg B L ⁻¹ (1,0 mL/L Bortrac)	Yara Vita® Bortrac™
5 – B-MEA 2	Irrigado	300 mg B L ⁻¹ (2,0 mL/L Bortrac)	Yara Vita® Bortrac™
6 – B-MEA 2	Estresse Hídrico	300 mg B L ⁻¹ (2,0 mL/L Bortrac)	Yara Vita® Bortrac™

7 – H ₃ BO ₃	Irrigado	150 mg B L ⁻¹ (0,858 g/L H ₃ BO ₃)	SIGMA-ALDRICH
8 – H ₃ BO ₃	Estresse Hídrico	150 mg B L ⁻¹ (0,858 g/L H ₃ BO ₃)	SIGMA-ALDRICH

Legenda: B-MEA = solução verdadeira de boro ligado a monoetanolamina pH = 8,2. H₃BO₃ = Ácido bórico.

Trinta dias após a emergência (DAE), as plantas atingiram o estágio de desenvolvimento V3 (segunda folha trifoliolada completamente desenvolvida) e foram aplicados os tratamentos com diferentes concentrações e fontes de B de acordo com a Tabela 1. O ácido bórico foi utilizado como controle positivo ao suprimento foliar de boro. Aplicação foliar foi realizada entre 8 e 9 horas da manhã, com temperatura no momento de aplicação de 29 °C e umidade relativa do ar de 60% mantida através de sistema de nebulização. O volume depositado com um pulverizador manual em cada planta foi de 15 ml de calda, para que ocorresse o total molhamento foliar. Junto a calda de pulverização de todos os tratamentos foi utilizado adjuvante YaraVita™ GOTAMAX®. As plantas foram irrigadas, mantendo o solo em torno de 80% da capacidade máxima de retenção de água do solo (CC).

Para indução do déficit hídrico, o volume de água aplicado nos vasos foi reduzido primeiramente a 60% do volume colocado nas plantas irrigadas, durante 10 dias. Após a redução foi para 50% por mais 10 dias, sendo considerado o período de máximo estresse ao do vigésimo dia. Após a coleta em máximo estresse (Coleta 1), foi realizada a reidratação do solo dos vasos das plantas remanescentes. Essas plantas foram mantidas sob 80% da capacidade máxima de retenção de água no solo por aproximadamente cinco dias, e após esse período coletadas (Coleta 2). Ao final do ciclo (120 DAE) foi realizado a Coleta 3, para análise dos componentes de produção. Durante as coletas, amostras do material vegetal (raiz e folha) foram acondicionadas em nitrogênio líquido para preservação da atividade de enzimas dos metabolismos antioxidante e do metabolismo de nitrogênio. Os restantes das plantas foram secos em estufa de ventilação forçada de ar a 70 °C, até peso constante para determinação dos conteúdos de açúcares totais e prolina.

Para avaliar a umidade do solo foi realizada uma curva de calibração da capacidade de retenção de água, a fim de uma estimativa de quanto de água seria necessário repor para atingir esse valor. O equipamento utilizado para gerar a curva e que foi utilizado para acompanhar a umidade do solo durante a condução experimental foi o sensor de capacitância utilizado para medição do teor de água, modelo ML2x Theta probe (Delta-T Devices® Ltd.,

Cambridge, Reino Unido). A curva de calibração foi gerada de acordo com o manual (Delta-T Devices, 1999) na qual, uma amostra de solo de 5 dm³ foi separada em um vaso e colocado em estufa a 105 °C até atingir peso constante, logo após, foi medido o valor de voltagem (mV) dado pelo ML2x e a massa do vaso com o solo totalmente seco. No mesmo solo, foi feita a aplicação de água até a capacidade campo, e após medida a voltagem e a massa do solo úmido. Após isso, foi feito o acompanhamento de perda de água pelo solo através das medições com o sensor e a balança analítica para plotagem da curva de retenção de água no solo até aproximadamente o peso inicial quando o solo estava totalmente seco.

- * Coleta 1
- ** Coleta 2
- *** Coleta 3

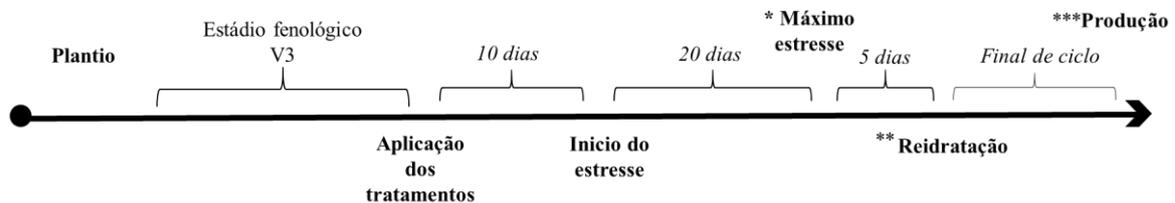


Figura 1 – Linha do tempo das principais atividades durante o período experimental: imposição dos tratamentos e coleta de plantas para análises de variáveis

5.3 Biometria

No período de máximo estresse e reidratação foram avaliados os seguintes parâmetros: altura da planta, diâmetro do colo, número de folhas, área foliar, massa seca da parte aérea, massa, massa seca do caule, massa seca da raiz e massa seca total.

A altura das plantas e o comprimento das raízes foram medidos utilizando régua graduada (cm). O diâmetro do colo (mm) foi medido com o auxílio de um paquímetro digital. O número de folhas foi obtido através da contagem direta de cada folha. A área foliar total foi mensurada por meio dos valores comprimento e largura do folíolo central (ADAMI et al., 2008). Os valores de massa seca da parte aérea, caule e raiz foram obtidos a partir da secagem do material em estufa de circulação forçada de ar a 70 °C, seguido da pesagem em balança de precisão.

5.4 Medidas do potencial da água nas folhas e conteúdo relativo de água

Medidas do potencial da água nas folhas que receberam os tratamentos foram realizadas no pré-amanhecer (4:00 h) e às 12:00 h utilizando uma bomba de pressão do tipo

Scholander (PMS Instruments Plant Moisture - Modelo 1000), (SCHOLANDER et al., 1965) no período de máximo estresse e 5 dias após a reidratação das plantas afim de avaliar a recuperação do status hídrico foliar. O conteúdo relativo de água das folhas (CRA) na coleta 1 e 2 foi determinado conforme Whertherley (1950). Para isto, foram coletados cinco discos (1 cm²) de folhas maduras por tratamento, colocados em sacos plásticos e armazenados em caixa de isopor com gelo para manter o turgor celular. Em seguida foram pesados em balança analítica de precisão para obtenção da massa fresca (MF). Posteriormente, foram colocados em placas de Petri com papel filtro saturado com água destilada, por um período de 24 h, sendo novamente pesados, para obtenção da massa túrgida (MT). Por último, foi obtida a massa seca (MS) após secagem em estufa de circulação de ar forçada (70 °C) até atingir peso constante. Dessa forma, os valores obtidos nestas pesagens, foram utilizados na seguinte equação:

$$\text{CRA (\%)} = \frac{\text{MF} - \text{MS}}{\text{MT} - \text{MS}} \times 100$$

5.5 Avaliações das trocas gasosas

Foram realizadas medidas de trocas gasosas no período de máximo estresse e reidratação com o analisador da concentração dos gases CO₂ e H₂O (modelo SBA- 5 CO₂ Gas Analyser, PP-Systems Inc., Amesbury, MA USA), com objetivo de identificar as alterações em resposta à exposição do déficit hídrico. Foi utilizado um sistema fechado para estimativa de fotossíntese considerando a planta inteira, descrita por SESTAK et al. (1971), conforme a seguinte equação:

$$A = \frac{C_1 - C_2}{T_1 - T_2} \times V \times \frac{1}{L}$$

Onde:

A = assimilação de CO₂ (μmol m⁻² s⁻¹);

C₁ e C₂ = concentração de CO₂ nos tempos T₁ e T₂;

V = volume total do sistema;

L= área foliar.

As avaliações foram realizadas entre 9:00 e 12:00 h e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foi monitorada utilizando quantômetro (modelo Li-190, LI-COR, Lincoln, Neb, EUA) acoplado a um datalogger (modelo Li 1400; LI-COR, Lincoln, Neb.) durante as medições.

Medidas da fluorescência da clorofila, índice SPAD, eficiência do fotossistema II (Φ_{PSII}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e o *quenching* não fotoquímico (NPQ) foram realizados usando o MultispeQ com parte da plataforma PhotosynQ (KUHLGERT et al., 2016). As medidas foram realizadas no folíolo central da última folha totalmente expandida no período de máximo estresse e reidratação.

5.6 Avaliação do metabolismo antioxidante

Em cada tempo de coleta (máximo estresse e reidratação) folhas maduras e novas que nasceram após a imposição dos tratamentos, e também raízes, foram coletadas e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e depois transferidas para ultrafreezer a -80 °C para posterior determinação da atividade total de enzimas do metabolismo antioxidante (proteína total, catalase, superóxido dismutase e ascorbato peroxidase, quantificação de H₂O₂ e peroxidação lipídica).

5.7 Peroxidação lipídica e teor de peróxido de hidrogênio

Para a estimativa da peroxidação lipídica e a determinação do teor de peróxido de hidrogênio nos tecidos vegetais foi obtido o extrato bruto a partir de 0,3 g de tecido foliar e radicular congelado, que serão finamente macerados em almofariz com nitrogênio líquido. Logo após, foram homogeneizados em 1,5 mL de TCA e centrifugados a 12.000 g por 15 min, a 4 °C para coleta do sobrenadante.

O conteúdo de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) foi determinado medindo-se a absorvância a 390 nm em um meio de reação, contendo 45 µL tampão fosfato de potássio 10 mM, pH 7,0, 45 µL do extrato e 90 µL de iodeto de potássio 1M (VELIKOVA; YORDANOV; EDREVA, 2000). A quantificação foi realizada, com base na curva padrão de peróxido de hidrogênio, com concentrações conhecidas.

A peroxidação lipídica foi estimada pela detecção de malondialdeído (MDA), conforme descrito por Buege e Aust (1978). Alíquotas (125 µL) do sobrenadante foram adicionadas ao meio de reação, contendo 250 µL do seguinte meio de reação: 0,5% (m/v) de

ácido tiobarbitúrico (TBA) e 10% (m/v) de TCA, incubando-se, em seguida, a 95 °C, por 30 min em tubos para centrifugação de 2 mL. A reação foi paralisada por resfriamento rápido em gelo e as leituras foram determinadas em espectrofotômetro, a 535 nm e 600 nm. O TBA forma complexos de cor avermelhada com aldeídos de baixa massa molecular, como o malondialdeído (MDA), produto secundário do processo de peroxidação. A concentração do complexo MDA/TBA foi então calculada pela seguinte equação: $[MDA] = (A_{535} - A_{600}) / (\epsilon \cdot b)$, em que: ϵ (coeficiente de extinção = $1,56 \times 10^5 \text{ cm}^{-1}$); b (comprimento ótico = 1).

5.8 Extrato proteico e atividade de enzimas do sistema antioxidante

Para obtenção do extrato bruto de proteínas, atividades de superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX), 0,2 g de tecido vegetal foram macerados em nitrogênio líquido com 2% de polivinilpolipirrolidona (PVPP). Após moagem fina do material vegetal, foram adicionados 1,50 mL de meio de extração composto por: 375 µL de tampão fosfato de potássio 400 mM (pH 7,8), 15 µL de EDTA 10 mM, 75 µL de ácido ascórbico 200 mM, e 1035 µL de água. O extrato foi centrifugado a 13.000 g por 10 min a 4 °C e o sobrenadante coletado e armazenado a -20 °C durante o período das análises (BIEMELT et al., 1998).

A quantificação de proteínas solúveis totais foi realizada de acordo com método descrito por (BRADFORD, 1976), utilizando como corante o reagente Bradford BG-250. A curva padrão foi feita com cinco concentrações de albumina de soro bovino (BSA 2,5 mg/mL): 0,001; 0,002; 0,003; 0,004 e 0,005 mL.

A atividade da SOD foi avaliada pela capacidade da enzima em inibir a fotorredução do azul de nitrotetrazólio (NBT), em um meio de incubação composto por 100 µL de fosfato de potássio 100 mM, pH 7,8, 40 µL de metionina 70 mM, 3 µL de EDTA 10 µM, 15 µL de NBT 1 mM, 2 µL de riboflavina 0,2 mM e 31 µL de água.

As microplacas com o meio de reação e a amostra foram iluminadas por 7 min, com uma lâmpada fluorescente de 20 W. As leituras foram realizadas a 560 nm e o cálculo da enzima foi realizado com a seguinte equação: % de inibição = $(A_{560} \text{ amostra com extrato enzimático} - A_{560} \text{ controle sem enzima}) / (A_{560} \text{ controle sem enzima})$. Uma unidade da SOD corresponde à quantidade de enzima capaz de inibir em 50% a fotorredução do NBT nas condições do ensaio (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977).

A atividade da CAT foi quantificada, segundo Havir e McHale (1987), em que uma alíquota de 4 μL do extrato enzimático foi adicionada à 180 μL do meio de incubação, contendo 90 μL de fosfato de potássio 200 mM (pH 7,0), 9 μL de peróxido de hidrogênio 250 mM e 72 μL de água, incubado a 28 °C. A atividade dessa enzima foi determinada pelo decréscimo na absorvância, a 240 nm, a cada 15 s, por 3 min, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio. O coeficiente de extinção molar utilizado foi 36 $\text{mM}^{-1} \text{cm}^{-1}$.

A atividade da APX foi determinada pelo acompanhamento da taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm, a cada 15 s, por 3 min. Uma alíquota de 4 μL do extrato enzimático foi adicionada à 180 μL de tampão de incubação, composto por 90 μL de fosfato de potássio 200 mM (pH 7,0), 9 μL de ácido ascórbico 10 mM, 9 μL de peróxido de hidrogênio 2 mM e 63 μL de água (NAKANO; ASADA, 1981). O coeficiente de extinção molar utilizado foi 2,8 $\text{mM}^{-1} \text{cm}^{-1}$.

5.9 Determinação de carboidratos e aminoácidos

Os carboidratos foram extraídos da matéria seca de folhas e raízes pela homogeneização de 0,2 g de massa seca moída em moinho do tipo Willey em 10 mL de tampão fosfato de potássio, 100 mM, pH 7,0, seguido de banho-maria por 30 min a 40 °C. O extrato foi centrifugado a 5.000 rpm por 10 min, coletando-se o sobrenadante.

Para a quantificação de açúcares solúveis totais (AST), foi utilizado o método da Antrona (DISCHE, 1962) e para os açúcares redutores o protocolo descrito por Miller (1959), por meio do método de DNS. O conteúdo de sacarose nas folhas foi estimado pela diferença entre a concentração de AST e dos AR. O amido foi quantificado através de método proposto por Zanandrea et al. (2010). Para aminoácidos foi utilizado o protocolo descrito por Yemm, Coccking e Ricketts (1955) que realiza a quantificação pelo método da ninhidrina.

5.10 Conteúdo de prolina

Para extração de prolina foi realizada segundo Bates et al. (1973) com adaptações. Em que 100 mg do material vegetal seco (folhas e raízes) foi homogeneizado e macerado com 5mL de ácido sulfosalicílico 3% e acondicionados em tubo falcon de 15 mL. Logo após o material extraído foi agitado a temperatura ambiente por 60 min e em seguida centrifugado a 5000 rpm por 10 min para coleta do sobrenadante. O conteúdo de prolina foi determinado em tubos de ensaio pela reação com a amostra, reagente ninhidrina (2,5 g de ninhidrina, 60 mL de

ácido acético e 40 mL de ácido fosfórico 6M), água e ácido acético por 60 min a 100 °C. A reação foi interrompida em banho de gelo. A mistura reacional foi extraída com tolueno e a concentração de prolina foi determinada a partir de uma curva padrão (BATES et al., 1973).

5.11 Composição mineral dos tecidos vegetais

A avaliação do estado nutricional das plantas foi realizada pela diagnose de todas as folhas secas e moídas após 65 dias. A determinação dos teores de Nitrogênio (N), Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Enxofre (S), Boro (B), Cobre (Cu), Ferro (Fe), Manganês (Mn) e Zinco (Zn) foram realizadas no laboratório da Cooperativa de Três Pontas, MG (COCATREL) seguindo a metodologia descrita por Malavolta et al. (1977). Através do extrato nítrico-perclórico, foram determinados os teores de P por colorimetria, Ca, Mg, Cu, Fe, Mn e Zn por espectrofotometria de absorção atômica, K por espectrofotometria de chama e S por turbidimetria do sulfato de bário (Malavolta et al., 1997). Os teores de N total foram determinados pelo método semi- micro de Kjeldahl. O boro, após digestão por via seca, foi determinado por colorimetria (método da curcumina) (Malavolta et al., 1997).

5.12 Parâmetros agronômicos

Para as análises de produção, foram avaliados o número de vagens por planta, número de grãos, peso de 1000 Grãos, massa seca das vagens. Também foi calculado o índice de colheita (IC), que é frequentemente usado para medir a eficiência de conversão de produtos sintetizados em material de importância econômica. Em relação a uma cultura madura, o IC define-se como a razão entre a massa da matéria seca da fração econômica produzida (grão, raiz, fruto) e a fitomassa seca total colhida:

$$IC = (\text{Massa seca dos grãos} / \text{Massa seca da planta}) \times 100.$$

6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

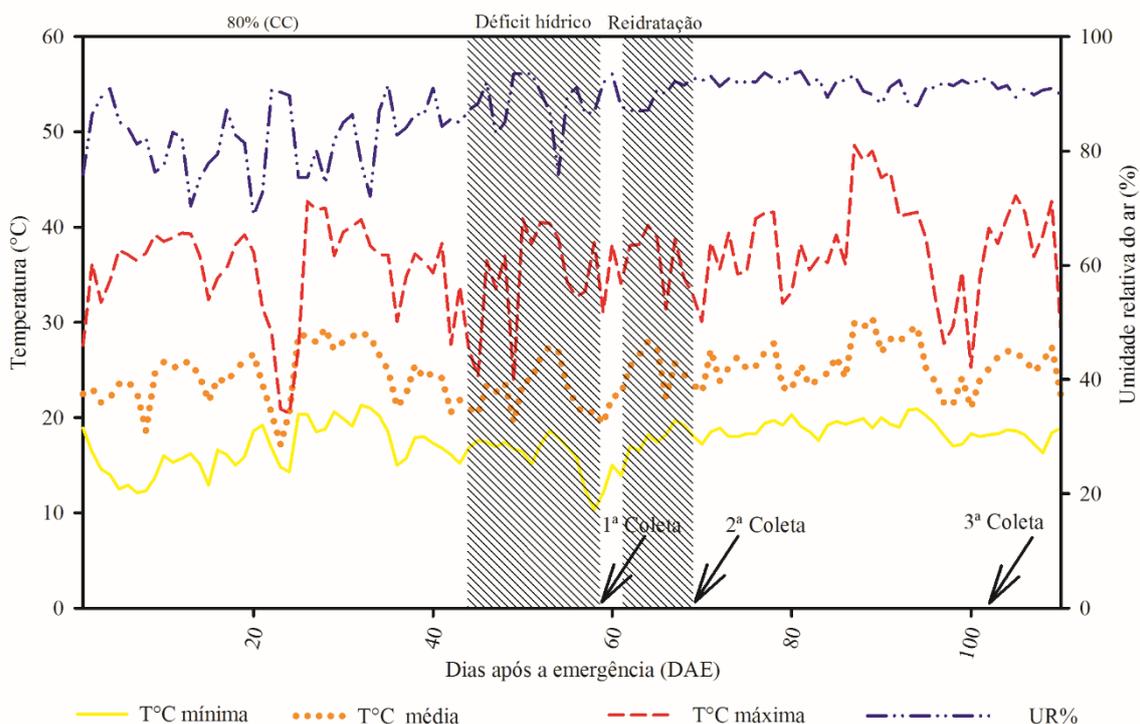
Os dados obtidos foram testados se seguem distribuição normal, sendo submetidos à testes de normalidade (Shapiro Wilk $p > 0,05$) e homogeneidade das variâncias (Barlet e Levene, $p > 0,05$). Foi realizada uma análise de variância (ANOVA) para verificar se houve

diferença significativa entre os tratamentos testados (teste F, $p < 0,05$). Quando detectadas diferenças significativas, foram realizados testes de media para comparação dos tratamentos (Scott-knott, $p < 0,05$), utilizando o software SISVAR, versão 5.6 (FERREIRA, 2014). Nas variáveis que não seguiram distribuição normal foram realizadas as transformações \sqrt{x} e $\log(x)$ e posteriormente, ANOVA e teste de media (Scott-knott, $p < 0,05$). Já os dados que não apresentaram normalidade após as transformações, foi realizado o teste Kruskal-Wallis para verificar se houve diferença entre os tratamentos e o teste Dunn, pelo método de bonferroni, para fazer a comparação entre os tratamentos, utilizando a plataforma R com os pacotes PMCMRplus (POHLERT, 2020) e FSA (OGLE; WHEELER; DINNO, 2020).

7 RESULTADOS

Ao longo do período experimental a temperatura média foi de aproximadamente $24,6^\circ$ C, já a umidade relativa do ar (UR%) média foi de aproximadamente 87% ao longo dos 120 dias do ciclo da cultura (FIGURA 2).

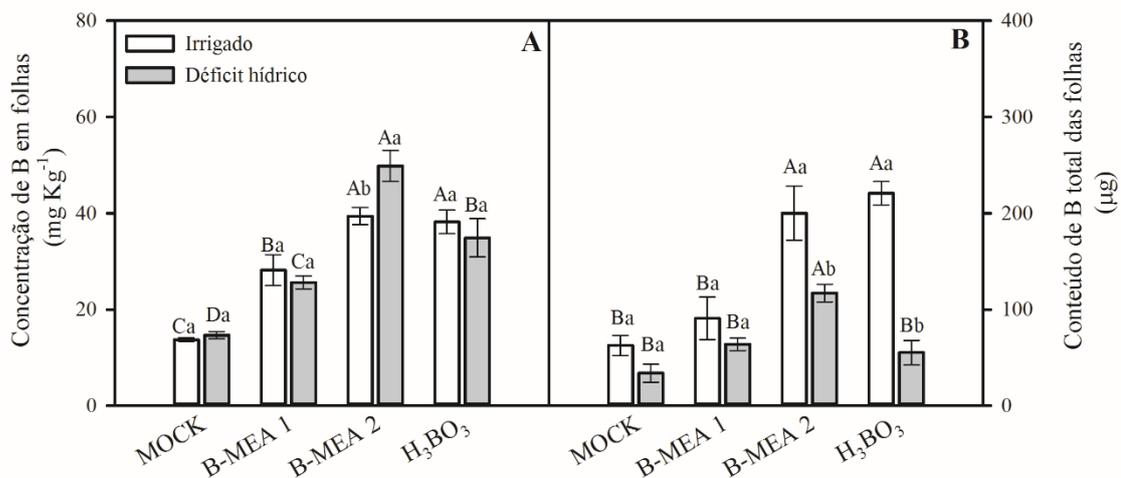
Figura 2 – Dados de temperatura (T, $^\circ$ C) e umidade relativa do ar (UR, %) registradas dentro da casa de vegetação durante o período experimental.



Legenda: Temperatura média, mínima e máxima, representadas pelas linhas contínuas, pontilhadas e tracejada, respectivamente e de umidade relativa do ar, representada pela linha tracejada com dois pontos. As áreas hachuradas indicam o período de déficit hídrico e reidratação. Fonte: Do autor (2021).

A suplementação de B via foliar resultou em uma maior concentração (Figura 3) em folhas de soja nas duas condições hídricas. Para a condição irrigada, o tratamento com B-MEA 2, uma solução verdadeira de boro com monoetanolamina (300 mg B L⁻¹) e H₃BO₃ apresentaram maiores valores em comparação aos demais tratamentos (39,4 e 38,1 mg B kg⁻¹) respectivamente. Nas plantas sob déficit hídrico, apenas a suplementação com B-MEA-2 apresentou maiores valores nas folhas (49,9 mg B kg⁻¹) em relação as demais.

Figura 3 – Concentração (mg kg⁻¹, A) e conteúdo de boro total das folhas (µg, B) em plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), após a reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, p<0,05).

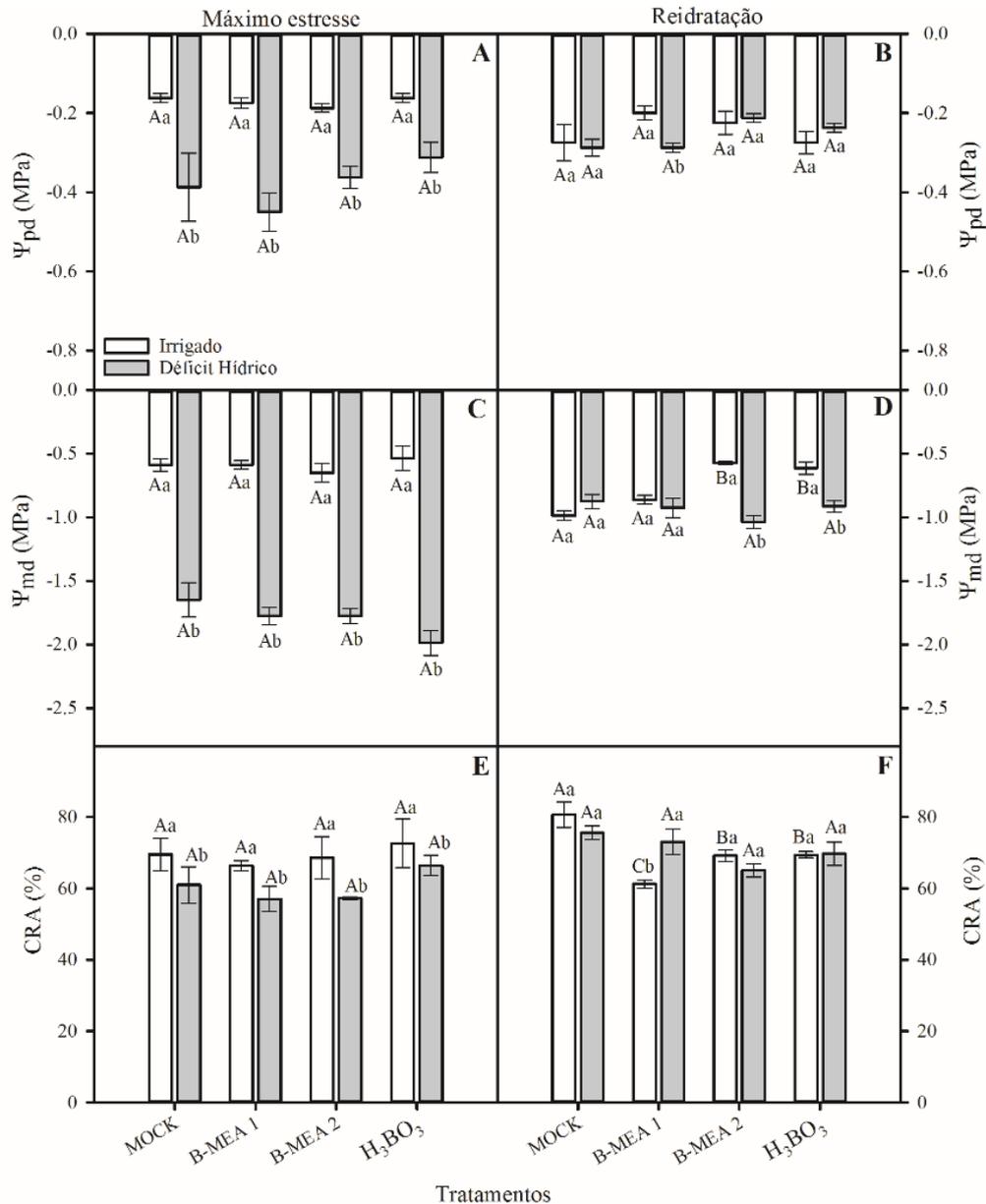
Fonte: Do autor (2021).

Para o potencial hídrico foliar na antemanhã (Ψ_{pd} , Figura 4A) e ao meio-dia (Ψ_{md} , Figura 4C) no período de máximo estresse houve diferença significativa (p<0,05) apenas para a condição hídrica. Por outro lado, no período de reidratação, para o Ψ_{pd} (Figura 4B) houve diferença significativa (p<0,05) apenas entre as condições hídricas do tratamento B-MEA 1, onde as plantas que passaram pelo déficit hídrico tiveram menor valor para potencial hídrico em relação as plantas irrigadas. Entretanto, para o Ψ_{md} (Figura 4D) houve diferenças para os dois fatores de variação, onde os tratamentos MOCK e B-MEA 1 apresentaram menores

valores em relação a B-MEA 2 e com H_3BO_3 em condição irrigada. Quando mantidas sob déficit hídrico, os dois tratamentos apresentaram menores valores em relação ao tratamento MOCK.

Em relação ao conteúdo relativo de água nas folhas de plantas no período de máximo estresse (Figura 4E), houve diferença significativa ($p < 0,05$) apenas para a condição hídrica para todos os tratamentos, onde as plantas irrigadas apresentaram maiores valores do CRA (%). Já no período de reidratação (Figura 4F), houve diferença significativa para os diferentes produtos aplicados, em condição irrigado, o tratamento MOCK apresentou maior teor relativo de água nas folhas em comparação aos demais tratamentos, principalmente comparado as plantas que receberam B-MEA 1. Nesse mesmo tratamento, quando se compara as diferentes condições hídricas, é possível notar um aumento de 12,5% no conteúdo relativo de água em plantas que passaram pelo déficit hídrico, em relação as que mantiverem todo o período irrigado.

Figura 4 – Potencial hídrico foliar na antemãhã (Ψ_{pd} , A e B), potencial hídrico foliar após o meio dia (Ψ_{md} , C e D) e conteúdo relativo de água (CRA, E e F) de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

Em relação as análises de biometria (Figura 5), altura de plantas (Figura 5A) e o diâmetro do caule (Figura 5C), após transformação dos dados (\sqrt{x}), em plantas submetidas ao máximo estresse houve diferença significativa apenas para a condição hídrica ($p < 0,05$). Todos

os tratamentos quando mantidos irrigados apresentaram maiores valores médios de altura de planta e diâmetro do caule em relação as plantas que passaram pelo déficit hídrico.

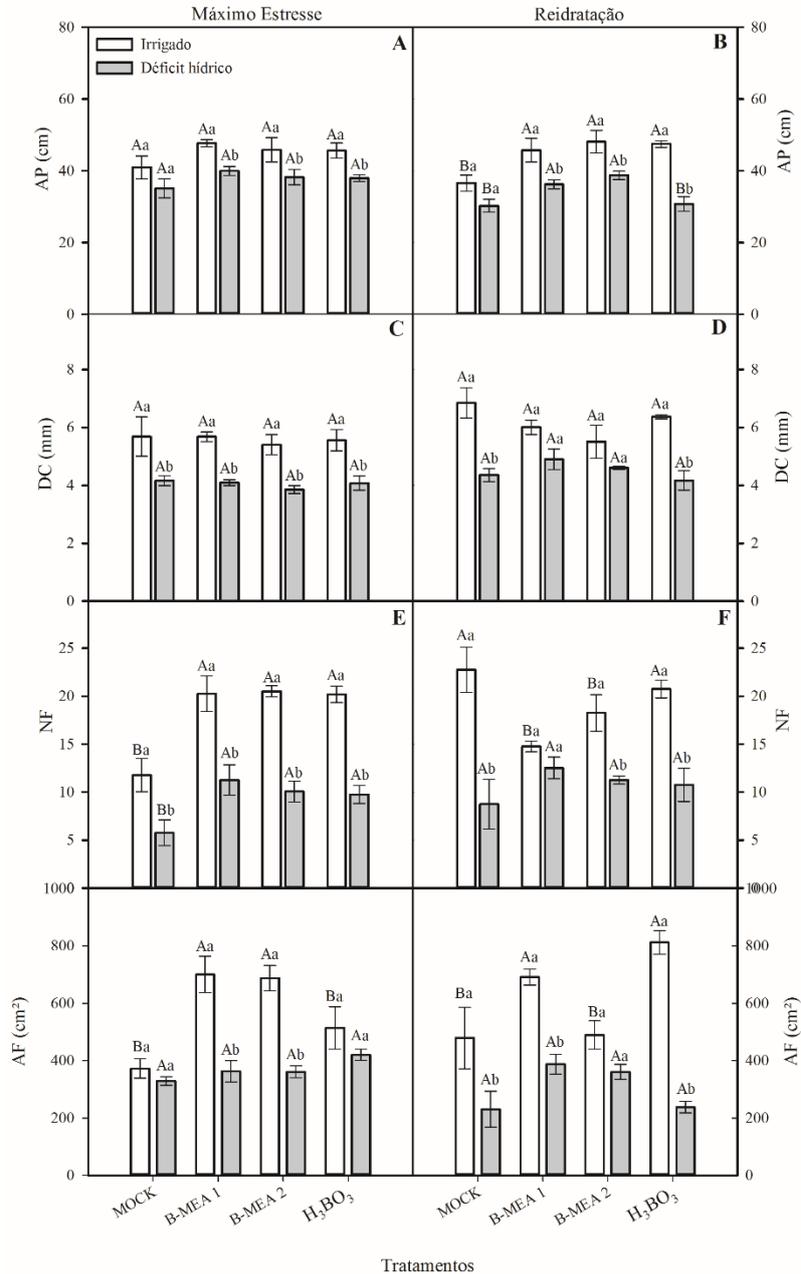
A altura das plantas que passaram pela reidratação (Figura 5B), foi diferente ($p < 0,05$) nos diferentes tratamentos e condições hídricas. Sob condição irrigada, o tratamento MOCK aproximadamente 10 cm menor em relação aos demais tratamentos. Porém, nas plantas submetidas ao déficit hídrico e posterior reidratação, os tratamentos que foram pulverizados com B-MEA 1 e 2 apresentaram maior altura de planta em relação ao tratamento MOCK e H_3BO_3 . Em relação ao tratamento MOCK, não houve diferença significativa para as condições hídricas. Se tratando do diâmetro do caule após a reidratação (Figura 5D), os tratamentos MOCK e H_3BO_3 tiveram menores valores quando submetidos ao estresse hídrico.

Para o número de folhas no período de máximo estresse (Figura 5E), houve uma redução em plantas quando submetidas ao déficit hídrico. O tratamento MOCK apresentou menor número de folhas em relação ao demais tratamentos, nas diferentes condições hídricas. Já para a reidratação (Figura 5F), é possível observar que para os tratamentos com B-MEA 1 e 2 apresentaram menor número de folhas em comparação aos demais tratamentos. Em função da condição hídrica dentro de cada tratamento, houve diferença significativa, exceto para o tratamento com B-MEA 1, onde não apresentou diferença entre as plantas irrigadas e sob déficit hídrico.

Os tratamentos com a aplicação de B-MEA 1 e 2 apresentaram um aumento ($p < 0,05$) cerca de 46 e 45% respectivamente para a área foliar total (Figura 5G) quando comparadas ao tratamento MOCK. O tratamento com B-MEA 1 teve uma redução de 48% em sua área foliar quando submetido ao déficit hídrico, já com a suplementação com B-MEA 2 a redução foi de 47% quando submetido ao déficit hídrico. Não houve diferença significativa entre os tratamentos quando submetidos ao período de déficit hídrico.

Após a reidratação, apenas o tratamento com B-MEA 2 não se diferenciou em relação a condição hídrica para a área foliar (Figura 5H). Não houve diferença significativa entre os tratamentos para a condição de déficit hídrico posterior a reidratação, já em relação a condição irrigada, os tratamentos suplementados com B-MEA 1 e H_3BO_3 apresentaram maior ($p < 0,05$) área foliar, aproximadamente 30 e 41% em relação ao tratamento MOCK, respectivamente.

Figura 5 – Altura de planta (AP, A e B), diâmetro do caule (DC, C e D), número de folhas (NF, E e F) e área foliar (AF, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

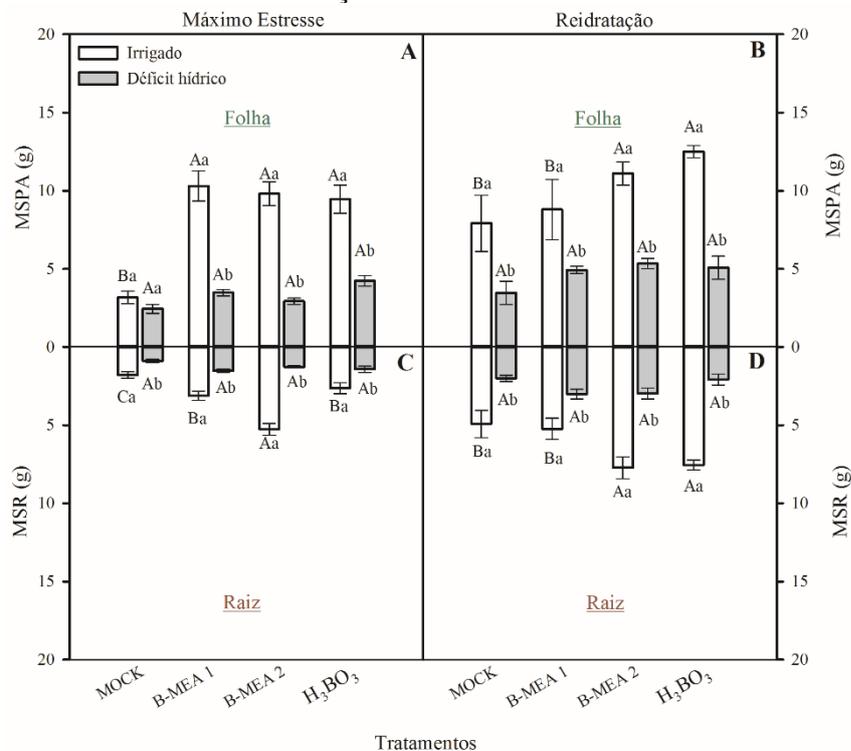
Fonte: Do autor (2021).

Houve aumento ($p < 0,05$) na matéria seca da parte aérea (Figura 6A) na condição irrigada com a suplementação com B, independente da fonte e concentração aplicadas em comparação ao tratamento MOCK no período de máximo estresse. Entretanto, não houve

diferença entre os tratamentos quando submetidas ao déficit hídrico. Apenas o tratamento MOCK não se diferenciou ($p>0,05$) em relação as condições hídricas, ao passo que, foi possível observar uma redução de 62% na matéria seca da parte aérea para as diferentes fontes e doses de B aplicados quando expostos ao déficit hídrico. Nas raízes (Figura 6C), após transformação dos dados (\sqrt{x}), houve uma redução na massa seca em todos os tratamentos quando submetidos ao déficit hídrico. Quando irrigados, a suplementação com B-MEA 2 aumentou cerca de 66% da massa seca de raiz em comparação ao tratamento MOCK.

No período de reidratação, após a transformação dos dados (\sqrt{x}), não houve diferença significativa entre os tratamentos dentro da condição de déficit hídrico para a massa seca da parte aérea (MSPA, Figura 6B) e massa seca de raiz (MSR, Figura 6D). Após transformação dos dados (\sqrt{x}), na condição irrigada, houve uma maior MSPA e MSR nos tratamentos suplementados com B-MEA 2 e H_3BO_3 .

Figura 6 – Massa seca da parte aérea (MSPA, A e B) e massa seca de raiz (MSR, C e D), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H_3BO_3), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p<0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

Os níveis de peróxido de hidrogênio em folha (H_2O_2 , Figura 7A) de plantas que passaram pelo máximo estresse, não foram diferentes entre os tratamentos dentro de cada condição de água. Entretanto, no tratamento com H_3BO_3 , plantas que estavam sob déficit hídrico apresentaram um maior conteúdo de H_2O_2 . Em relação à raiz (Figura 7C), é possível observar um aumento no conteúdo de H_2O_2 no tratamento MOCK em comparação aos demais, nas plantas que passaram pelo déficit hídrico. Não houve diferença significativa para as duas condições hídricas dentro de cada tratamento, exceto para o tratamento MOCK, onde foi possível observar um aumento cerca de 46% nos níveis de peróxido em plantas sob déficit hídrico em comparação às irrigadas.

No período da reidratação houve um aumento significativo nos níveis de H_2O_2 na folha (Figura 7B) apenas nas plantas que receberam aplicação foliar de B, independente da fonte utilizada, na condição hídrica irrigada. Para o tratamento com H_3BO_3 , também foi observado maior nível de H_2O_2 na condição irrigada, em comparação ao déficit hídrico. Em raiz (Figura 7D) de plantas reidratadas, houve diferença significativa ($p < 0,05$), para os tratamentos MOCK e B-MEA 2, em comparação aos demais na condição irrigada. Todavia para a condição de déficit hídrico, o tratamento com B-MEA 1, apresentou menores níveis de H_2O_2 nas raízes, em comparação aos demais tratamentos. Em relação à condição hídrica dentro de cada tratamento, é possível observar maiores níveis de H_2O_2 na condição irrigada no tratamento MOCK, ao passo que, no tratamento com H_3BO_3 ocorre o oposto, menores níveis de peróxido na condição irrigada em comparação ao déficit hídrico.

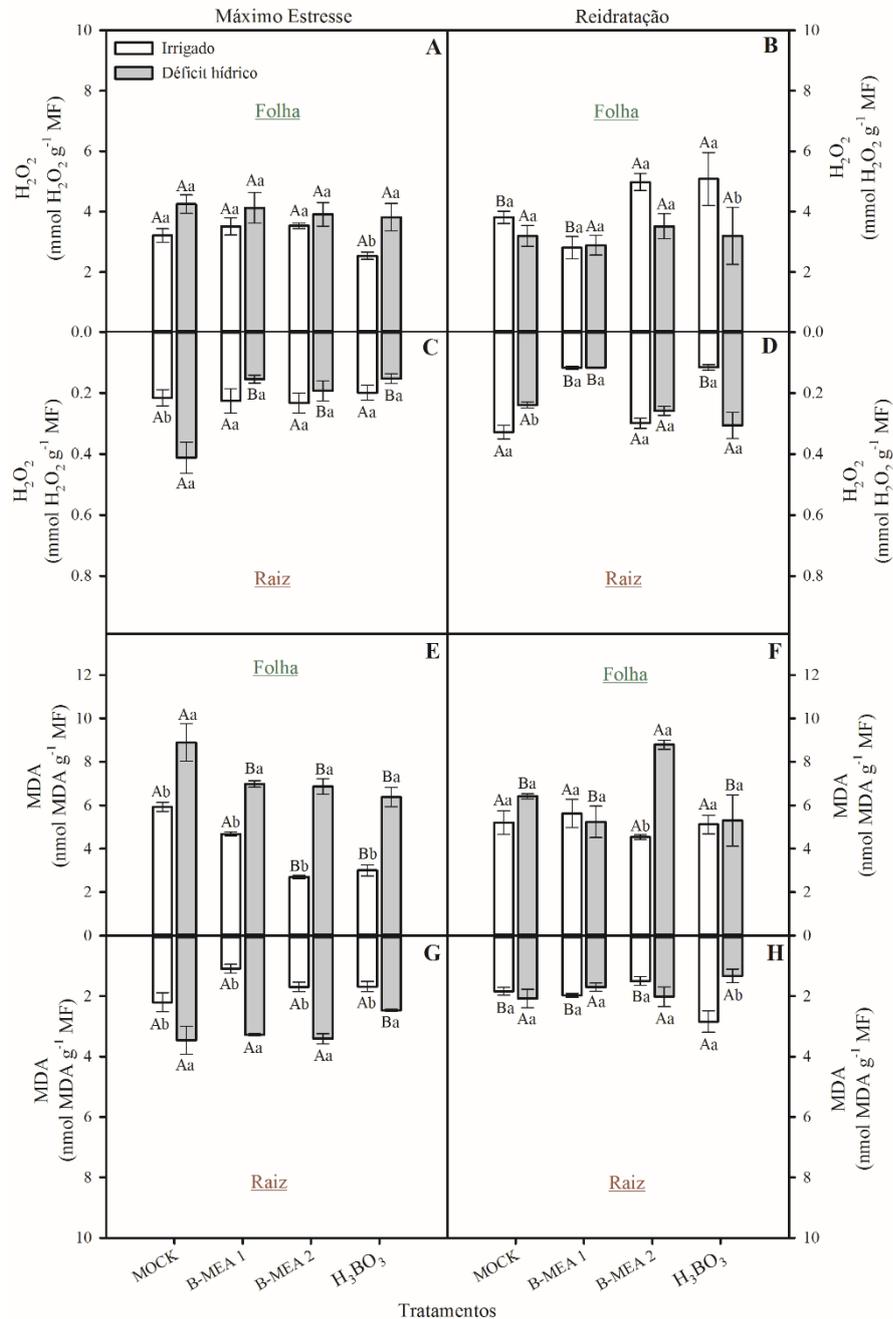
Com relação ao conteúdo de malonaldeído (MDA) em folha (Figura 7E) no período de máximo estresse, após as transformações dos dados $\log(x)$, houve diferença significativa ($p < 0,05$), para os tratamentos e as condições hídricas. Para a condição irrigada, os tratamentos MOCK e com a B-MEA 1 apresentaram um maior conteúdo de MDA em relação aos demais tratamentos. Na condição de déficit hídrico, o tratamento MOCK apresentou maiores níveis de MDA em relação aos demais. Em plantas submetidas ao déficit hídrico, foi possível observar maiores níveis de MDA em todos os tratamentos, quando comparados à condição irrigada.

Em raiz (Figura 7G) de plantas no período de máximo estresse, também é possível verificar um maior conteúdo de MDA nas plantas sob déficit hídrico em relação às irrigadas, para todos os tratamentos. Houve diferença significativa apenas para o tratamento com H_3BO_3 , que apresentou menor conteúdo de MDA em comparação aos demais tratamentos

submetidos ao déficit hídrico. Entretanto, não houve diferença no conteúdo de MDA nas raízes para os tratamentos dentro da condição irrigada.

Após a reidratação, em folha (Figura 7F), após transformação dos dados (\sqrt{x}), não houve diferença significativa ($p>0,05$) para o conteúdo de MDA nos tratamentos aplicados e mantidos irrigados, porém, se tratando dos tratamentos mantidos sob déficit hídrico e posterior a reidratação, foi possível constatar maior conteúdo de MDA em plantas tratadas com B-MEA 2 em comparação aos demais tratamentos, associado a isso, o mesmo tratamento, apresentou maiores valores quando submetidos ao estresse hídrico em referência quando mantido sob a condição irrigada. Para a raiz (Figura 7H), houve um aumento dos valores de MDA no tratamento onde se aplicou o H_3BO_3 em comparação ao demais tratamentos dentro da condição hídrica irrigado, paralelo a isso, também se observou um aumento dos valores de MDA em plantas irrigadas em comparação aos que passaram pelo período de estresse hídrico, dentro do tratamento com H_3BO_3 .

Figura 7 – Conteúdo de peróxido de hidrogênio em folha (H_2O_2 , A e B) e em raiz (H_2O_2 , C e D), conteúdo de malondialdeído em folha (MDA, E e F) e em raiz (MDA, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H_3BO_3), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

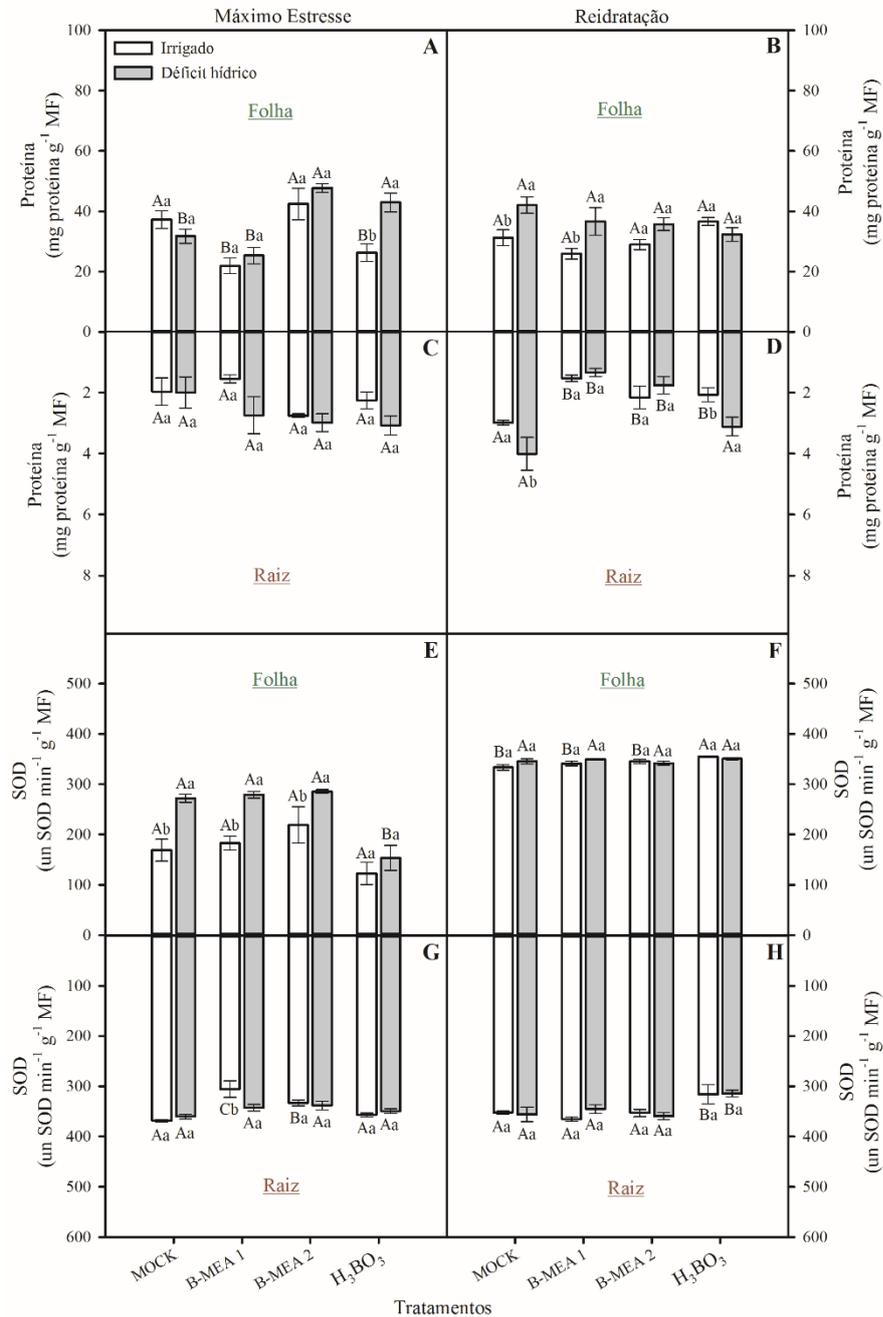
Em relação a quantidade de proteína por grama de matéria fresca da folha (Figura 8A) no período de máximo estresse, houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos,

na qual, ocorreu um aumento dos níveis de proteína nos tratamentos MOCK e B-MEA 2 em comparação aos demais irrigados. Em comparação aos tratamentos submetidos ao déficit hídrico, foi possível observar um aumento na concentração de proteína nos tratamentos B-MEA 2 e H_3BO_3 em relação aos demais. Para a raiz (Figura 8C) no período máximo estresse, não houve diferença significativa entre os tratamentos para ambos os fatores.

Se tratando de folha no período após a reidratação (Figura 8B), não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre os tratamentos em ambas condições hídricas. Quando se compara os tratamentos MOCK e B-MEA 1 com os demais, foi possível verificar maior conteúdo de proteína nas plantas submetidas ao déficit hídrico em relação as que permaneceram sob condição irrigada. Na raiz (Figura 8D), houve diferença significativa entre os tratamentos, na condição irrigada, o tratamento MOCK apresentou maior conteúdo de proteína em relação aos demais tratamentos, na condição sob déficit hídrico, os tratamentos MOCK e H_3BO_3 apresentaram maior conteúdo de proteína na raiz, assim como quando comparados dentro do mesmo tratamento com relação a condição irrigada.

Em relação a atividade da SOD na folha no período de máximo estresse (Figura 8E), foi possível observar um aumento da atividade dessa enzima quando exposta ao déficit hídrico. Houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos na condição de déficit hídrico, onde o tratamento aplicado H_3BO_3 teve uma menor atividade da SOD e não se diferenciou-se significativamente quando mantido a condição irrigada. Já em raiz (Figura 8G), houve menor atividade da SOD na condição irrigada para o tratamento onde foi aplicado $150 \text{ mg}^{-1} \text{ L}$ Bortrac em comparação aos demais, também menor atividade dentro desse mesmo tratamento para plantas mantidas irrigadas. No período de reidratação, não foi observada diferença significativa entre as diferentes condições hídricas (Kruskal-Wallis, $p = 0.1108$) exceto para os tratamentos, onde plantas suplementadas com H_3BO_3 apresentou maior atividade da SOD na folha (Figura 8F), em contrapartida, na raiz, houve menor atividade para esse tratamento (Figura 8H).

Figura 8 – Conteúdo de proteína em folha (A e B) e em raiz (C e D), atividade da superóxido dismutase em folha (SOD, E e F) e em raiz (SOD, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

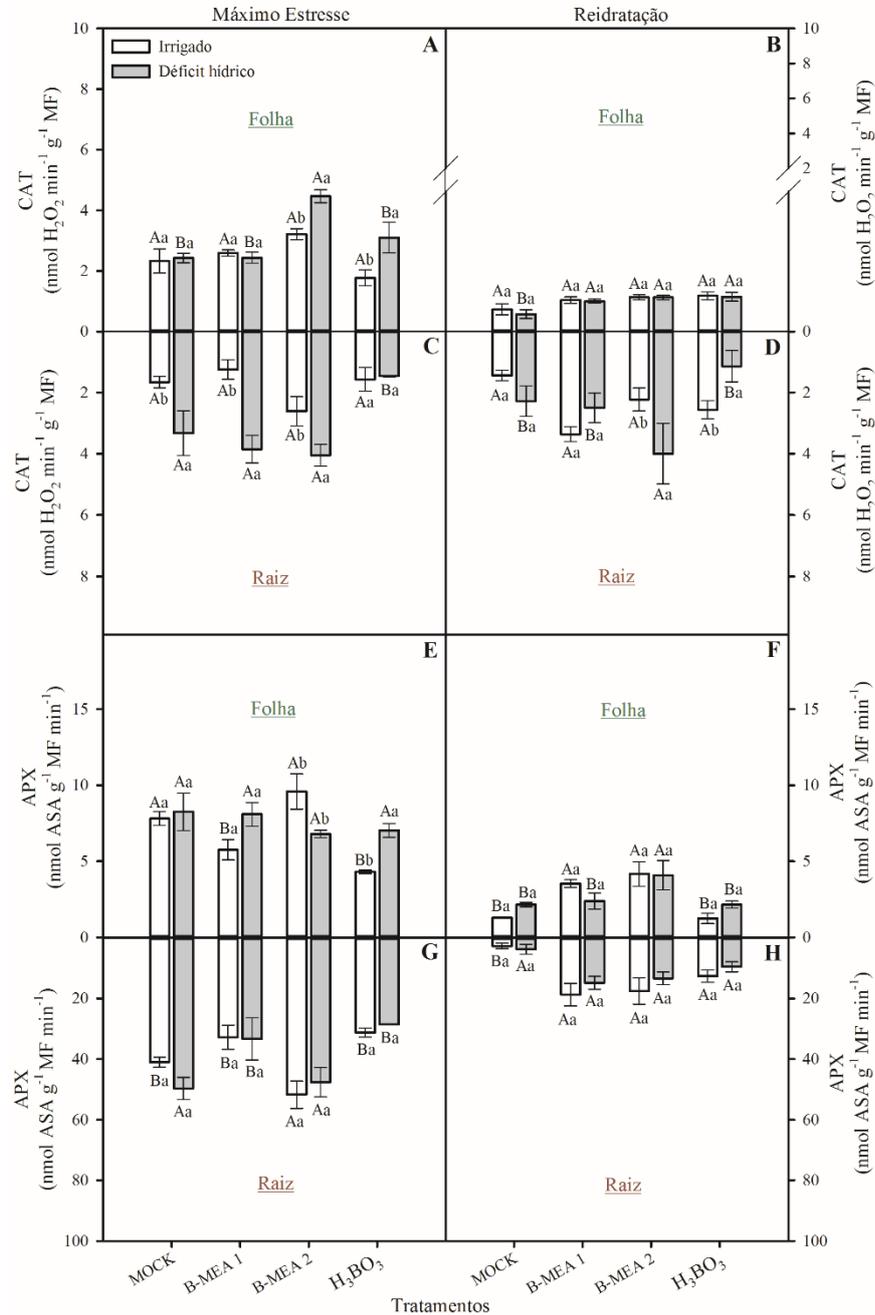
Fonte: Do autor (2021).

No período de máximo estresse, a atividade da catalase em folha (Figura 9A), foi apresentou aumento de 52% em plantas submetidas ao déficit hídrico aplicadas com B-MEA 2 em comparação ao tratamento MOCK ($p < 0,05$). Em raiz (Figura 9C) sob condição de déficit hídrico, após transformação dos dados $\log(x)$, foi possível observar que o tratamento onde se aplicou B na forma de H_3BO_3 não diferenciou-se em relação a condição hídrica, em relação aos outros tratamentos, houve uma maior atividade da CAT em raiz sob déficit hídrico. No período de reidratação, não houve diferença significativa ($p > 0,05$) em folha (Figura 9B) e raiz (Figura 9D) para os tratamentos na condição irrigada. Na folha, em condição de déficit hídrico, houve menor atividade da CAT no tratamento MOCK, já na raiz, houve um aumento na atividade da CAT nas plantas aplicadas com B-MEA 2. Quando se compara as condições hídricas dentro de cada tratamento, é possível observar uma menor atividade das plantas que passaram pelo déficit em relação a irrigada para o tratamento com H_3BO_3 .

Em relação a atividade da enzima ascorbato peroxidase (APX) na folha, no período de máximo estresse (Figura 9E) houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos na condição irrigada, que apresentou maior atividade da enzima nos tratamentos B-MEA 2 e MOCK. Dentro do tratamento com B-MEA 2 a condição irrigada apresentou maior atividade, ao passo que, para o tratamento com H_3BO_3 a condição sob déficit hídrico foi a que apresentou maior atividade da APX nas folhas. Na condição irrigada, em relação às raízes (Figura 9G), houve diferença significativa entre os tratamentos. O tratamento B-MEA 2 teve uma maior atividade da APX do que todos os demais. Na condição de déficit hídrico, tanto o tratamento MOCK, quanto o B-MEA 2 apresentaram uma maior atividade dessa enzima.

Houve diferença significativa entre os tratamentos ($p < 0,05$) para atividade da APX em folha, após a transformação dos dados (\sqrt{x}), no período de reidratação (Figura 9F), onde na condição irrigada, plantas suplementadas com B-MEA 1 e 2 obtiverem maior atividade, já dentro de cada tratamento, houve diferença apenas no tratamento com B-MEA 1 na condição irrigada, que teve maior atividade comparada com o déficit hídrico. Já em raiz (Figura 9H), foi possível observar menor atividade da APX no tratamento MOCK, na condição hídrica irrigada em comparação aos demais tratamentos.

Figura 9 – Atividade da catalase em folha (CAT, A e B) e em raiz (CAT, C e D), atividade da ascorbato peroxidase em folha (APX, E e F) e em raiz (APX, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



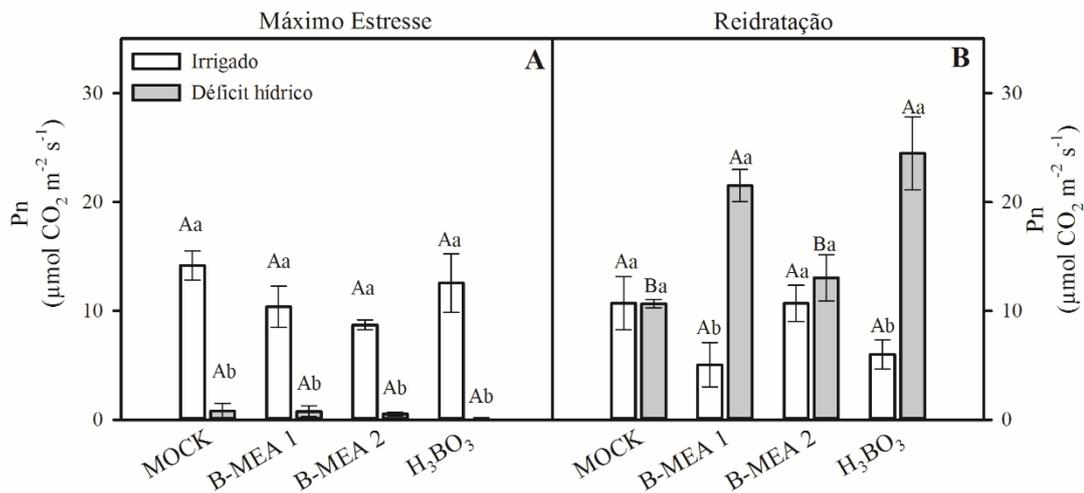
As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

Para a fotossíntese líquida da planta inteira (Pn, Figura 10A), ocorreu uma drástica redução nas plantas submetidas ao déficit hídrico em todos os tratamentos no período de

máximo estresse. No período de reidratação, foi possível notar uma rápida recuperação, onde nos tratamentos MOCK e B-MEA 2, não se diferenciaram estatisticamente ($p>0,05$) entre as duas condições hídricas (Figura 10B). Já nos tratamentos com B-MEA 1 e H_3BO_3 houve um aumento de aproximadamente 77 e 75%, respectivamente, na assimilação líquida de CO_2 em plantas que passaram pelo déficit hídrico e posterior a reidratação quando comparados pela condição hídrica irrigado.

Figura 10 – Fotossíntese líquida (P_n , A e B), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L^{-1} Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L^{-1} Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L^{-1} de ácido bórico (H_3BO_3), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p<0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

Em relação as análises de fluorescência da clorofila a (Tabela 2), não houve diferença significativa ($p>0,05$) para os tratamentos e para a interação, exceto para a condição hídrica ($p<0,05$) no período de máximo estresse nas variáveis de diferença de temperatura foliar (DTF), taxa de fluxo de prótons que passam através da ATP Sintase (gH^+), o quenching não-fotoquímico teórico (NPQt) e a taxa de transporte de elétrons (ETR).

Tabela 2 – Fluorescência da clorofila a em folhas de soja, cultivadas sob duas condições hídricas suplementadas com diferentes fontes e doses de B.

	MOCK		B-MEA 1		B-MEA 2		H ₃ BO ₃	
	IRRIGADO	DÉFICIT	IRRIGADO	DÉFICIT	IRRIGADO	DÉFICIT	IRRIGADO	DÉFICIT
DTF	3,71±0,52 Aa	1,67±0,48 Ab	4,10±1,83 Aa	1,14±0,42 Ab	3,91±0,38 Aa	1,86±0,33 Ab	3,45±0,91 Aa	0,69± 0,23 Ab
GH+	283,78±23,4 Aa	136,33±36,98 Ab	322,9±39,9 Aa	154,37±24,65 Ab	278,80± 27,61 Aa	171,58±56,07 Ab	241,54±28,11 Aa	154,73± 18,93 Ab
NPQt	1,428±0,109 Ab	2,18±0,61 Aa	1,30±0,23 Ab	2,84± 1,10 Aa	1,26±0,09 Ab	1,99±0,48 Aa	1,32±0,15 Ab	3,12± 0,78 Aa
SPAD	51,25±5,03 Aa	53,98±0,91 Aa	39,54±9,99 Aa	53,41±1,56 Aa	47,86± 140,7 Aa	51,95± 1,73 Aa	49,14±1,99 Aa	52,37±1,69 Aa
Fm'	447,58±22,40 Aa	423,7±50,96 Aa	493,33± 41,04 Aa	411,23±65,77 Aa	454,99±16,61 Aa	407,70±38,51 Aa	470,42±30,06 Aa	309,49±45,26 Aa
F0'	147,6±3,66 Aa	154±6,54 Aa	123,2± 31,06 Aa	155,6±9,96 Aa	143,6±3,54 Aa	146,6±7,43 Aa	149,2±5,34 Aa	138,6± 3,81 Aa
Fv'/Fm'	0,67±0,01 Aa	0,62±0,04 Aa	0,55±0,14 Aa	0,59±0,06 Aa	0,68±0,01 Aa	0,63±0,03 Aa	0,68±0,01 Aa	0,52±0,06 Aa
ETR	221,34±10,29 Aa	161,21±18,73 Ab	174,91±27,06 Aa	157,68±8,69 Ab	204,93±20,38 Aa	131,45±11,98 Ab	214,84±25,85 Aa	159,92±11,19 Ab

Abreviaturas: DTF = Diferença de temperatura da folha (T°C); gH+ = Taxa de fluxo de prótons que passam através da ATP Sintase; NPQt = Estimativa do *quenching* não fotoquímico; SPAD: Índice SPAD; Fm' = Fluorescência máxima na luz; F0' = Fluorescência mínima na luz; Fv'/Fm' = Eficiência quântica potencial do PS II; ETR = taxa de transporte de elétrons. Médias seguidas da mesma letra, não diferem estatisticamente entre si. Letras maiúsculas comparam os tratamentos dentro da mesma condição hídrica, e minúsculas comparam a condição hídrica dentro do mesmo tratamento pelo teste de Scott Knott ao nível de 5% de probabilidade. ^{ns} indica que não houve diferença significativa.

Em relação ao amido, foi possível observar maior quantidade no tratamento com H_3BO_3 em folhas (Figura 11A) e raízes (Figura 11C). Houve aumento de 63 e 51% na quantidade de amido presente nas folhas em plantas suplementadas com H_3BO_3 em comparação ao tratamento MOCK na condição hídrica irrigada e déficit hídrico, respectivamente. Para as raízes, houve um aumento significativo ($p < 0,05$) de 34 e 77% na quantidade de amido nas raízes no tratamento com H_3BO_3 em comparação ao tratamento MOCK nas condições hídricas irrigado e déficit hídrico.

No período de reidratação, houve uma maior quantidade ($p < 0,05$) de amido nas folhas (Figura 11B) das plantas suplementadas com B-MEA 1 nas duas condições hídricas. Apenas os tratamentos com B-MEA 2 e H_3BO_3 diferiram em relação a condição hídrica. Entretanto, para as raízes (Figura 11D), na condição irrigada, o tratamento MOCK apresentou maior quantidade de amido em relação aos demais tratamentos, tendo plantas suplementadas com H_3BO_3 menor conteúdo de amido nas folhas nas duas condições hídricas.

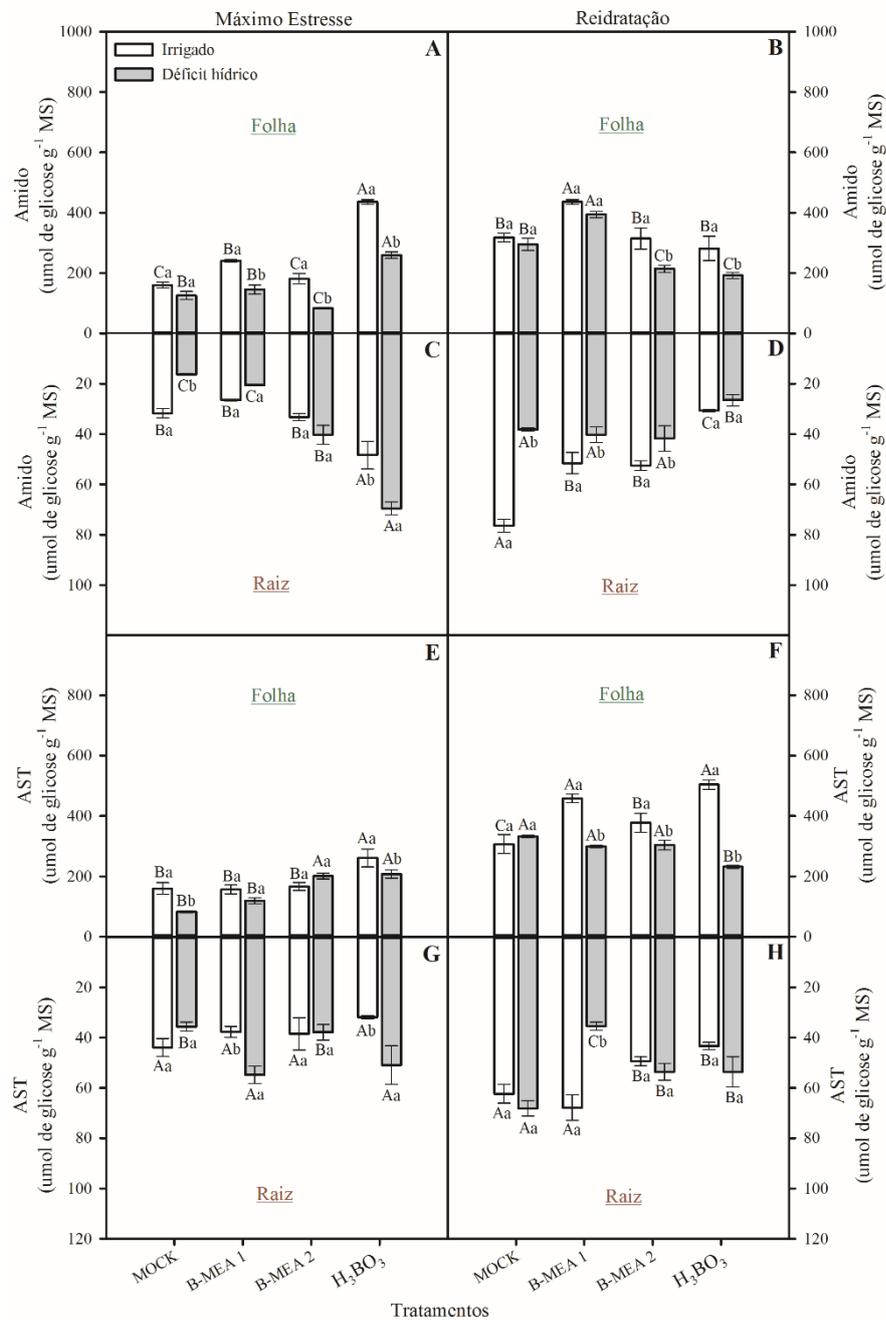
A quantidade de açúcares solúveis totais nas folhas (AST, Figura 11E), no período de máximo estresse, foi maior ($p < 0,05$) em plantas irrigadas e suplementadas com H_3BO_3 , cerca de 39% maior do que o encontrado no tratamento MOCK, já sob condição de déficit hídrico, os tratamentos com B-MEA 2 e H_3BO_3 foram aproximadamente 60% maior ($p < 0,05$) em relação ao MOCK. Somente os tratamentos com B-MEA 1 e 2 não se diferiram em relação a condição hídrica. Nas raízes (Figura 11G) não houve diferença significativa ($p > 0,05$) para quantidade de AST entre os tratamentos irrigados, em contrapartida, sob déficit hídrico, as plantas suplementadas com B-MEA 1 e H_3BO_3 apresentaram 35 e 30% maior quantidade de AST em comparação ao tratamento MOCK respectivamente, e entre a condição hídrica irrigada.

No período de reidratação, na condição hídrica irrigada houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos, onde as plantas suplementadas com B-MEA 1 e H_3BO_3 apresentaram maior quantidade de açúcares solúveis totais nas folhas (Figura 11F) em comparação ao tratamento MOCK, entretanto o tratamento com H_3BO_3 sob déficit hídrico, teve 30% menor quantidade de AST em comparação ao tratamento MOCK, onde o mesmo não se diferenciou em relação a condição hídrica.

Nas raízes, no período de reidratação (Figura 11H), houve diferença significativa em relação aos tratamentos na condição irrigada, onde a suplementação com B-MEA 1 não se diferenciou-se do tratamento MOCK para os AST. E sob condição de déficit hídrico, apenas a

aplicação de B-MEA 1 diferenciou quando comparados com sua condição irrigada, onde teve uma redução da quantidade de AST em 48%.

Figura 11 – Conteúdo de amido em folha (A e B) e em raiz (C e D), açúcares solúveis totais em folha (AST, E e F) e em raiz (AST, G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, p<0,05).

Fonte: Do autor (2021).

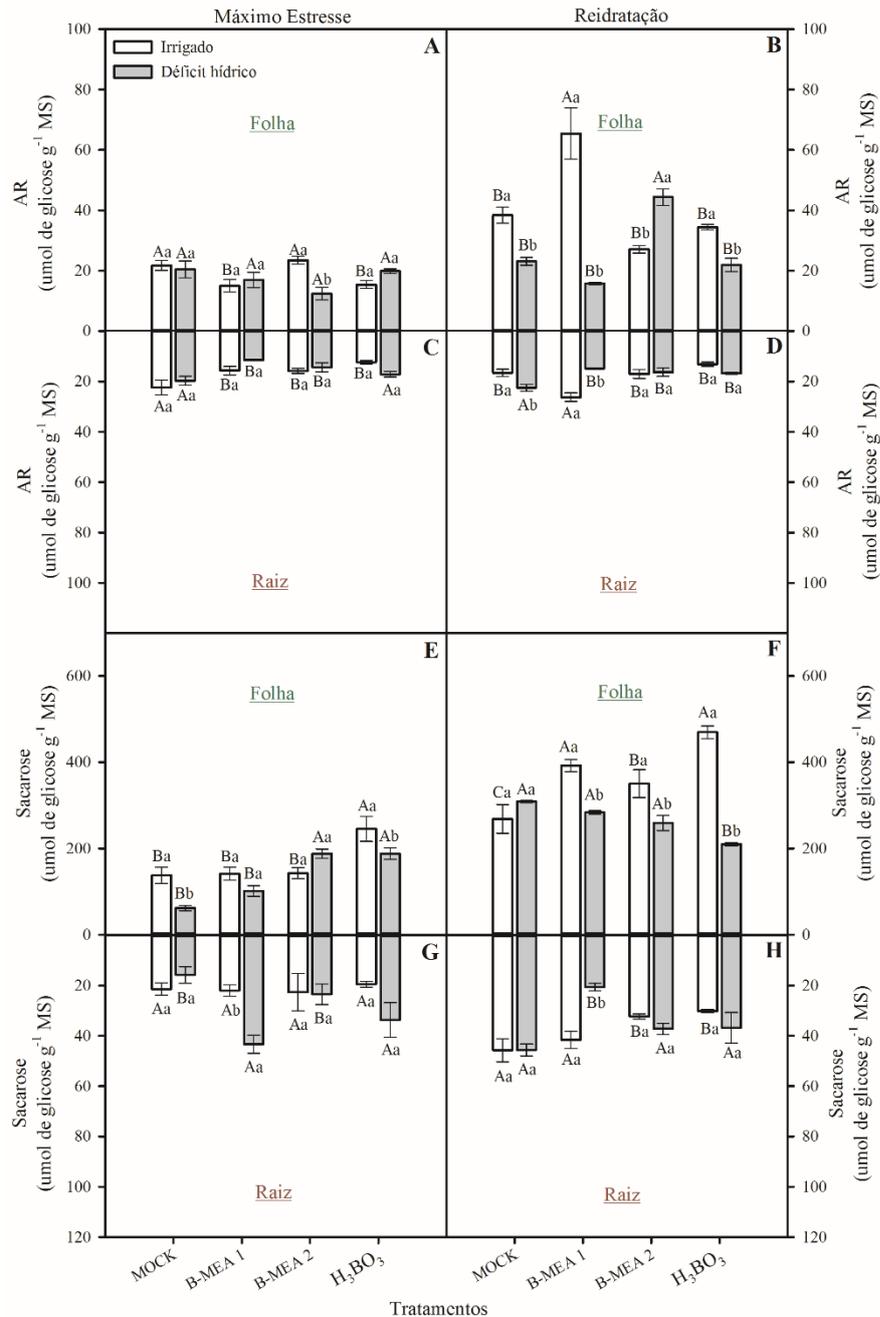
A quantidade de açúcares redutores (AR) presentes nas folhas (Figura 12A) e raízes (Figura 12C), no período de máximo estresse, após transformação dos dados (\sqrt{x}), não apresentaram diferença entre os tratamentos em relação a condição hídrica ($p>0,05$), exceto nos tratamentos com B-MEA 2, onde a apresentou, juntamente com o tratamento MOCK, maiores quantidades de AR quando irrigado.

No período de reidratação, após a transformação dos dados (\sqrt{x}), plantas suplementadas com B-MEA 1 na condição irrigada, apresentaram maior quantidade de AR, cerca de 42% em folhas (Figura 12B) e 37% em raízes (Figura 12D) comparadas com o tratamento MOCK. No déficit hídrico, plantas suplementadas com B-MEA 2 a quantidade de AR presentes na folha foi de 48% maior em comparação ao tratamento MOCK também sob déficit hídrico.

Plantas que receberam aplicação de H_3BO_3 na condição irrigada apresentaram maiores valores de sacarose na folha (Figura 12E), no período de máximo estresse, além do tratamento com H_3BO_3 , plantas suplementadas com B-MEA 2 tiveram maiores valores de sacarose na folha. Nas raízes (Figura 12G), plantas que foram suplementadas com B-MEA 1 e H_3BO_3 apresentaram maiores valores de sacarose sob déficit hídrico.

No período de reidratação, foi possível observar um aumento nos valores de sacarose na folha (Figura 12F) em plantas pulverizadas com B-MEA 1 e H_3BO_3 em condição irrigada, sob déficit hídrico após a reidratação, plantas suplementadas com H_3BO_3 tiveram menores valores de sacarose. Nas raízes (Figura 12H), não houve diferença entre as condições hídricas, plantas suplementadas com B-MEA 1 apresentaram menores valores de sacarose, em condição irrigada os tratamentos MOCK e com B-MEA 1 tiveram maiores valores de sacarose.

Figura 12 – Conteúdo de açúcares redutores em folha (AR, A e B) e em raiz (AR, C e D), e sacarose em folha (E e F) e em raiz (G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

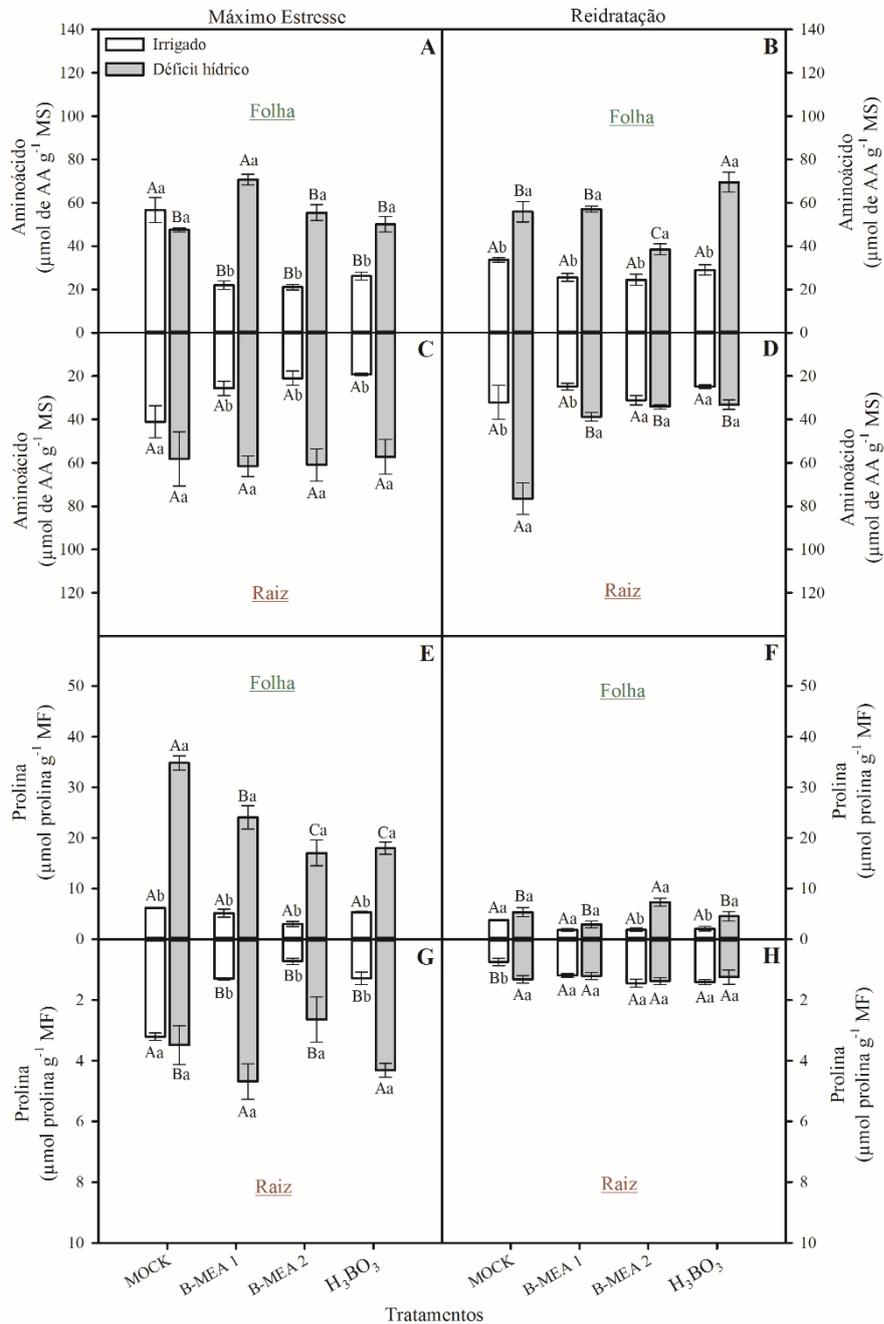
Fonte: Do autor (2021).

A quantidade de aminoácido em folha (Figura 13A) e raiz (Figura 13C), no período de máximo estresse, foi maior ($p < 0,05$) na condição de déficit hídrico para todos os tratamentos suplementados com B independente da fonte ou concentração. Entretanto, a quantidade de aminoácidos presentes na folha, no tratamento MOCK foi 16% maior na condição hídrica irrigada, para as raízes, não houve diferença entre a condição hídrica para esse mesmo tratamento. No período da reidratação, após a transformação dos dados (\sqrt{x}), a quantidade de aminoácidos presentes na folha (Figura 13B) foi maior ($p < 0,05$) em todos os tratamentos quando expostos ao déficit hídrico, com plantas suplementado com H_3BO_3 tendo 20% maior quantidade de AA em relação ao tratamento MOCK. Para as raízes (Figura 13D), a suplementação com B-MEA 1 e o tratamento MOCK tiveram uma maior quantidade de AA quando sob déficit hídrico, sendo que a quantidade encontrada no tratamento MOCK foi cerca de 54% maior ($p < 0,05$) levando em conta os demais tratamentos.

O déficit hídrico promoveu aumento ($p < 0,05$) no conteúdo de prolina em folha (Figura 13E) e raiz (Figura 13G), após transformações dos dados (\sqrt{x}), quando comparadas a condição irrigada. Na folha, houve maior quantidade de prolina no tratamento MOCK sob déficit hídrico, aumentando cerca de 82% no total de prolina presente na folha no período de massa estresse, em relação a esse mesmo tratamento irrigado. Nas raízes, foi possível observar uma maior quantidade de prolina também no tratamento MOCK irrigado em comparação aos demais tratamentos, não diferenciando estatisticamente ($p > 0,05$) em comparação a esse tratamento sob déficit hídrico. Na condição de déficit hídrico, plantas suplementadas com B-MEA 1 e H_3BO_3 obtiveram maior quantidade de prolina presente nas raízes em relação aos demais tratamentos.

No período de reidratação, após transformação dos dados (\sqrt{x}), é possível observar uma drástica redução nos teores de prolina presentes em folha (Figura 13F) e raiz (Figura 13H) após o suprimento com água em plantas que passaram pelo período de déficit hídrico. Em folhas, apenas os tratamentos com B-MEA 2 e H_3BO_3 se diferenciaram significativamente entre a condição hídrica, obtendo maior quantidade de prolina no tratamento com B-MEA 2, em relação aos demais. Já para as raízes, apenas o tratamento MOCK diferenciou-se significativamente ($p < 0,05$) em relação a condição hídrica.

Figura 13 – Conteúdo de aminoácido em folha (A e B) e em raiz (C e D), e prolina em folha (E e F) e em raiz (G e H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



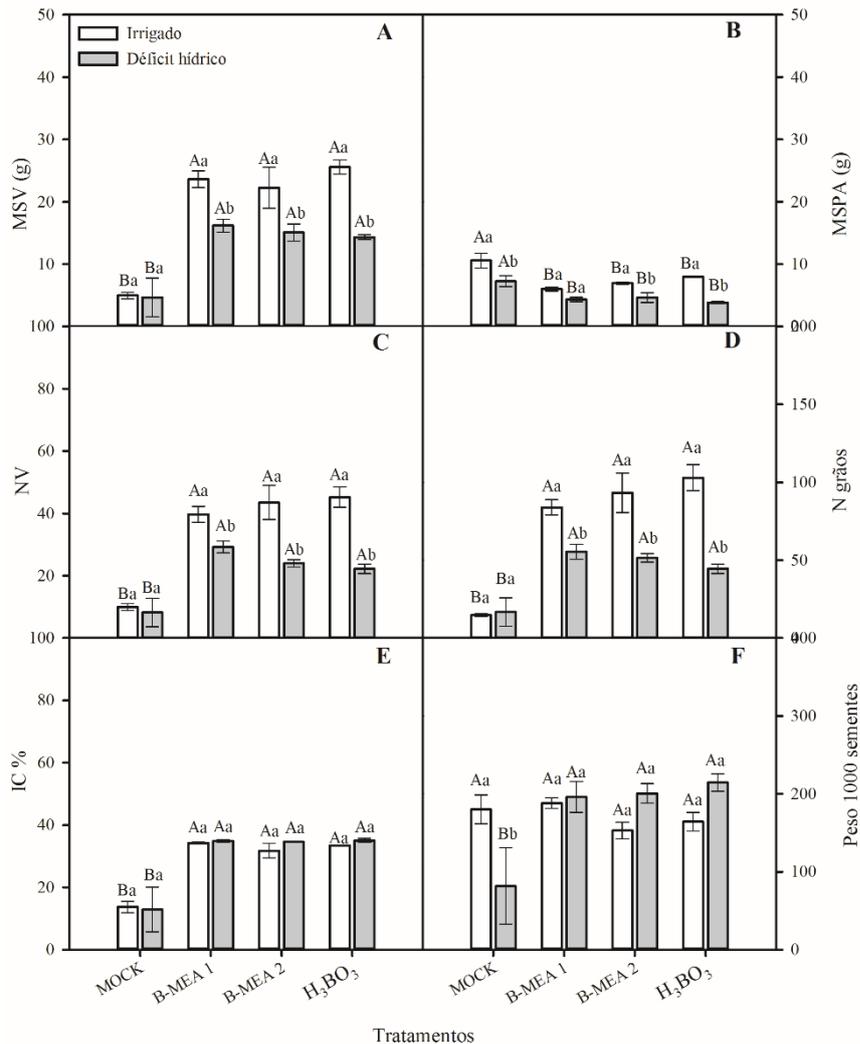
As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

Em relação a produção, foi possível observar uma redução na massa seca de vagens (MSV, Figura 14A), número de vagens (NV, Figura 14C) e número de grãos (NG, Figura

14D) no tratamento MOCK nas diferentes condições hídricas. Quando submetidas ao déficit hídrico, houve redução nesses três parâmetros avaliados independente da dose ou fonte de boro aplicada, não havendo diferença significativa ($p > 0,05$) entre eles. Para a massa seca da parte aérea (MSPA, Figura 14B), o tratamento MOCK apresentou maior massa ($p < 0,05$) em relação aos demais tratamentos nas diferentes condições hídricas. Para o índice de colheita (Figura 14E), não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre as condições hídricas dentro de cada tratamento. Porém, no tratamento MOCK foi possível observar um menor índice de colheita, nas diferentes condições hídricas, em relação as diferentes fontes e doses de B aplicados. Para a massa de 1000 sementes (Figura 14F), não houve diferença entre as condições hídricas, exceto para o tratamento MOCK, onde plantas sob déficit hídrico apresentaram menor massa em comparação a sua condição irrigada, e conseqüentemente as diferentes fontes e doses de B aplicado.

Figura 14 – Massa seca de vagens por planta (MSV, A), massa seca da parte aérea (MSPA, B), número de vagens por planta (NV, C), número de grãos por planta (D), índice de colheita (IC, E) e peso de 1000 sementes (H), de plantas de soja irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), nos períodos de máximo estresse e reidratação.



As letras maiúsculas comparam os tratamentos de aplicação de B foliar e as letras minúsculas comparam as condições hídricas dentro de cada tratamento. (Scott-knott, $p < 0,05$).

Fonte: Do autor (2021).

8 DISCUSSÃO

O déficit hídrico de 50% da CC, no período de máximo estresse, diminuiu consideravelmente o potencial hídrico foliar, tanto na antemanhã (Ψ_{pd}) quanto ao meio dia

(Ψ_{md}), em relação às plantas irrigadas na CC (Figura 2). Plantas sob déficit hídrico apresentaram valores de Ψ_{md} entre -1,7 a 2 MPa, considerados valores baixos, que podem afetar diretamente o aparato fotossintético da planta. Makbul et al. (2011) reportaram que houve redução no conteúdo de clorofila total em 28% e na condutância estomática de 43%, quando o potencial hídrico da folha de soja reduziu de -0,88 para -1,18 MPa. O Ψ_{pd} , o Ψ_{md} e o conteúdo relativo de água recuperaram-se após 5 dias de reidratação, isso proporcionou um aumento na fotossíntese líquida (P_n) em plantas que passaram pelo déficit hídrico durante 20 dias, foi possível observar uma maior taxa fotossintética em plantas com suplementação com B-MEA 1 e H_3BO_3 em comparação ao tratamento MOCK, e dentro da condição hídrica irrigada.

O déficit hídrico durante 20 dias de cultivo, limitou a altura da planta, diâmetro do caule, o número de folhas e a área foliar (Figura 15). A redução da taxa fotossintética em plantas de soja pelo déficit hídrico e redução da área foliar, são os fatores mais importantes na redução do tamanho (altura e diâmetro) e na produção de biomassa (massa seca da parte aérea e raiz) (SHAO et al., 2008). A aplicação de B foliar minimizou esses efeitos. Para o número de folhas e área foliar foi possível observar menores valores em plantas sem a aplicação de B.

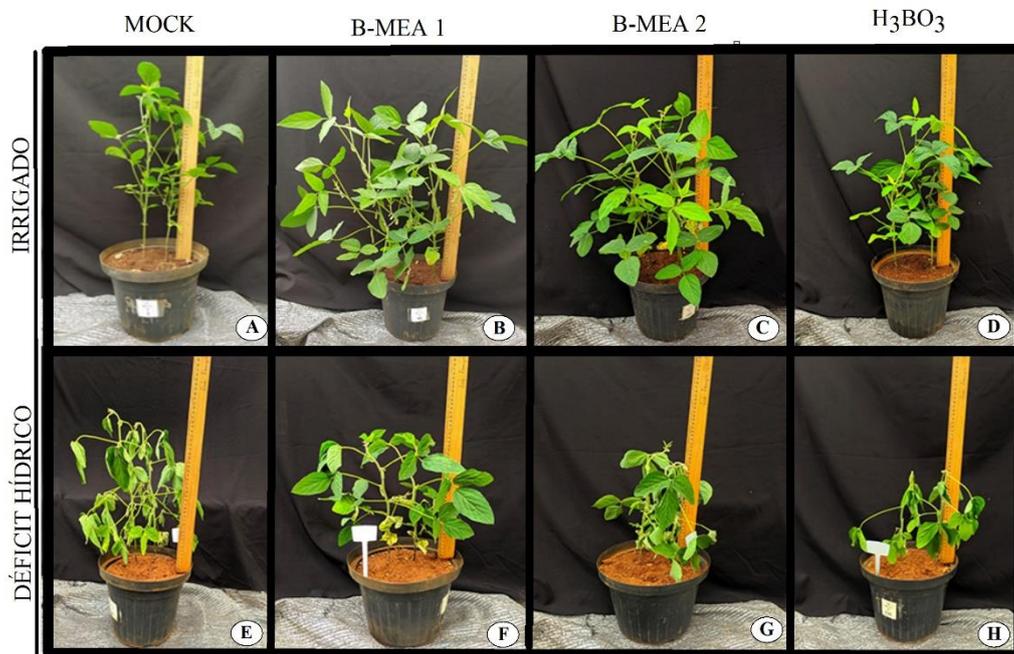


Figura 15 – Plantas de soja após 60 dias de semeadura no período de máximo estresse (50% CC) cultivadas sob diferentes condições hídricas, submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H_3BO_3). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.

Não foi possível identificar nenhuma diferença significativa ($p > 0,05$) entre fontes e doses de B nas variáveis de fluorescência da clorofila *a*, exceto para a condição hídrica. Com o fechamento estomático devido à baixa disponibilidade de água no solo, ocorre a diminuição da perda de calor latente pela folha pelo processo de transpiração, devido a isso, há um aumento da temperatura interna da folha (URBAN; AARROUF, BIDEL, 2017). Com a ocorrência de danos nas membranas do tilacóide, além da redução na taxa de transporte de elétrons (LAWLOR & CORNIC, 2002) causadas pelo estresse hídrico, houve uma redução no fluxo de prótons que passam através da ATP-sintase ($gh+$), e na taxa de transporte de elétrons (*ETR*) (Tabela 2). Foi possível observar um aumento do *quenching* não-fotoquímico (NPQ), dissipando o excesso de energia na forma de calor, contudo, o aumento do processo fotorrespiratório também auxilia no consumo de elétrons afim de proteger o PSII (FAROOQ et al., 2009).

Dessa forma após a reidratação (Figura 16) há indicativo de que houve recuperação das plantas que passaram pelo período de déficit hídrico. Esses resultados se assemelham aos encontrados por Mottonen et al. (2005), onde estudaram a recuperação de plântulas de *Picea abies* suplementadas com duas concentrações de B após repetidos períodos de seca. Kirschbaum et al. (1988) mostraram que a recuperação após um período de déficit hídrico severo tem duas etapas distintas, em que a primeira delas ocorre durante os primeiros dias após a reidratação, e consiste basicamente na reidratação dos tecidos vegetais e conseqüentemente na restauração da condutância estomática, já na segunda etapa, após o decorrer dos dias, se trata da síntese *de novo* das proteínas fotossintéticas. Estudos como de Bogeat-Triboulot et al. (2007), tem mostrado que a recuperação após o período de estresse, cerca de 10 dias após a reidratação foi acompanhada com o aumento em algumas proteínas fotossintéticas como a Rubisco ativase e proteínas do complexo de evolução do oxigênio para a fotólise da água.

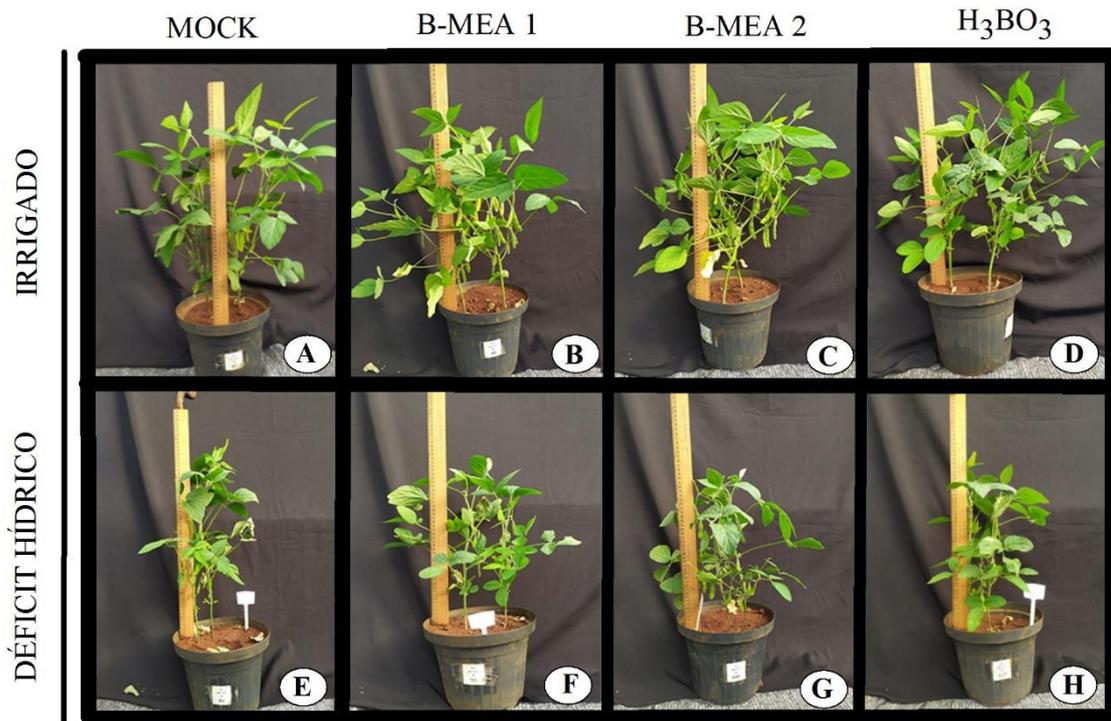


Figura 16 – Plantas de soja após 66 dias de semeadura, reidratadas durante 5 dias após o período de máximo estresse, submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.

O déficit hídrico em uma intensidade e duração suficiente, pode acarretar na quebra da homeostase redox, e conseqüentemente no aumento da produção de espécies reativas de oxigênio (ERO's), que são causadoras de inúmeros danos dentro da planta como degradação de lipídeos, proteínas e DNA. Nesse estudo, foi possível observar um aumento no conteúdo de MDA e H₂O₂ em folha e raiz de soja sob estresse hídrico. Entretanto, uma melhor proteção ao dano oxidativo causado foi quando as plantas foram suplementadas com o B, independentemente da fonte e dose, devido aos menores níveis de H₂O₂ encontrados nas raízes e de MDA nas folhas. O malondialdeído (MDA) é um subproduto da peroxidação de lipídeos, conseqüentemente é um excelente marcador do estresse oxidativo em plantas. Essas afirmações são coerentes com estudos anteriores que retratam o aumento do conteúdo de MDA e H₂O₂ em plantas de soja sob condição de déficit hídrico (TURKAN et al., 2005; SHEN et al., 2010).

Os resultados demonstram que a suplementação com B em plantas de soja diminuiu os níveis de peroxidação de lipídica, sendo dados que corroboram com os resultados de Aydin et al. (2019), onde estudaram as estratégias de adaptação de plantas de tomate contra o excesso

de B e sob déficit hídrico, onde houve um decréscimo nos níveis de MDA em plântulas de tomate com aplicação de 1000 μM de H_3BO_3 B + 5% PEG. A peroxidação lipídica induzida pelo déficit hídrico foi aliviada pelo aumento da concentração de B também em um estudo com melão por Hamurcu et al. (2015), no qual os resultados indicaram que a suplementação de B em plantas sob déficit hídrico são capazes de ativar genes de resposta ao estresse e enzimas do sistema antioxidante a qual podem desencadear os mecanismos de proteção das plantas contra o estresse oxidativo causado pela seca.

Sob condição de estresse, as plantas são capazes de acumular moléculas osmoprotetoras compatíveis, no vacúolo ou no citosol, as quais diminuem o potencial osmótico da célula, conseqüentemente acarreta numa redução do potencial hídrico, aumentando a capacidade de absorção de água e manutenção do turgor celular (BASU et al., 2016). Foi possível observar um aumento na quantidade de aminoácidos e prolina em folhas e raízes de soja sob déficit hídrico, resultados que corroboram com os encontrados por Rosa et al. (2020), no qual avaliaram os efeitos do estresse hídrico em duas linhagens de soja, e relataram uma alta concentração de prolina e aminoácidos nos tecidos, entretanto, o acúmulo dessas moléculas não foram capazes de manter o status hídrico.

Uma possível explicação seria o alto custo energético para síntese dessas moléculas osmorregulatória (KAUR; ASTHIR, 2015). Após a reidratação, houve uma diminuição dos níveis de prolina em folha e raiz. Assim como a biossíntese de prolina é importante para oxidação do NADPH e regeneração de NADP^+ no PSI para dar continuidade as reações fotoquímicas da fotossíntese, evitando possíveis danos, seu catabolismo em plantas reidratadas é capaz de produzir NADPH, que poderá ser doador de elétrons na cadeia transportadora de elétrons (CTC) presente na mitocôndria (KISHOR et al., 2005).

Como plantas são organismos sésseis, se faz necessário uma série de rápidas e eficientes estratégias de defesa contra estresses, uma dessas estratégias consiste no incremento da atividade de enzimas do sistema antioxidante enzimático, afim de manter o equilíbrio do status redox através da eliminação de espécies reativas ao oxigênio como o oxigênio singlete ($^1\text{O}_2$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), superóxido ($\text{O}_2^{\cdot-}$), e radicais hidroxila (HO^{\cdot}) (SHARMA et al., 2012). Ao final do período de máximo estresse, foi possível observar um aumento na atividade da enzima superóxido dismutase (SOD) das folhas em plantas sob déficit hídrico. Entretanto, plantas que foram suplementadas com H_3BO_3 demonstraram menor atividade da SOD em condição de estresse. Foi encontrado em plantas de tomate por Aydin et al. (2019), em que a combinação da aplicação de B e PEG resultou na limitação da atividade

da SOD, sugerindo que o B possa atuar no alívio dos efeitos deletérios causados pelo déficit hídrico. A SOD é a primeira enzima que atua na limpeza de ERO's, responsável pela dismutação do ânion superóxido produzindo oxigênio (O_2) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2).

A ascorbato peroxidase (APX) é a enzima central do ciclo do ascorbato-glutationa (AsA-GSH), apresentando papel essencial no controle dos níveis intracelulares de ERO's, onde usa duas moléculas de AsA para reduzir H_2O_2 a água com a consequente produção de duas moléculas de monodehidroascorbato (MDHA) (SHARMA et al., 2012). É possível observar nas raízes de plantas que foram suplementadas com B-MEA 1 e de H_3BO_3 , mesmo passando pelo estresse hídrico tiveram uma menor atividade da APX, quando comparadas com o tratamento MOCK. Esse mesmo padrão de resposta encontrado nas raízes de plantas que passaram pelo estresse hídrico, foi observado para o acúmulo de açúcares solúveis totais (Figura 11) e prolina (Figura 13), que por sua vez, são excelentes reguladores osmóticos. Além disso, uma das funções da prolina em tecidos vegetais é sua atuação na eliminação de espécies reativas de oxigênio, como o 1O_2 e o H_2O_2 e atenuando os efeitos deletérios do HO^{\bullet} e do 1O_2 na membrana dos tilacóides do PSII (ALIA et al., 1997; MATYSIK et al., 2002).

O aumento de AST também foi observado nas raízes de plantas que foram suplementadas com B-MEA 1 e de H_3BO_3 e passaram pelo estresse hídrico (Figura 10). Tanto os AST, constituídos pela glicose e frutose (açúcares redutores), bem como a sacarose (açúcar não redutor), estes atuam como importantes osmorreguladoras, na estabilização da membrana celular e manutenção do turgor celular (MOHAMMADKHANI, 2008). Inúmeros estudos com variedades diferentes de plantas demonstram que o estresse hídrico induz a conversão de hexoses e outros carboidratos, como a sacarose e amido em polióis e prolina (WANG; QUEBEDEAUX; STUTTE, 1996). Mohammadkhani (2008), estudando duas variedades de milho sob diferentes níveis de potencial hídrico (-0,15; -0,49; -1,03 e -1,76 MPa), observaram um aumento linear no conteúdo de AST nas raízes em ambas as variedades. Os dois principais mecanismos de proteção que os açúcares estão envolvidos durante o estresse hídrico são, em primeiro lugar, o grupamento hidroxila (OH) dos açúcares podem substituir a água para manter as interações hidrofílicas nas membranas e proteínas durante a desidratação). Portanto, açúcares interagem com proteínas e membranas através de ligação de hidrogênio, com isso prevenindo a desnaturação de proteínas (LEOPOLD; SUN; BERNAL, 1994). O segundo ponto, os açúcares contribuem no fator de vitrificação celular, alterando a fluidez do citoplasma de células desidratadas (BUITINK et al., 1998; PETERS et al., 2007). Os AST também atuam como antioxidantes, uma vez que podem fornecer compostos para as vias

metabólicas produtoras de NADPH, como a via das pentoses fosfato, criando poder redutor para a produção de glutathione (GSH), contribuindo para a eliminação de H_2O_2 (BOLOURI-MOGHADDAM et al., 2010).

Houve um aumento na atividade da catalase (CAT) no período de máximo estresse, em soja sob déficit hídrico, nas raízes foi possível notar uma diminuição da atividade em plantas suplementadas com $150 \text{ mg L}^{-1} H_3BO_3$, resultados parecidos foram encontrados por Hamurcu et al. (2015), em que foi possível observar que doses crescentes de B causou decréscimo na atividade da CAT em plantas de melão cultivadas sob déficit hídrico induzido por PEG-6000. Nas folhas, foi possível observar que o tratamento com B-MEA 2, proporcionou um aumento da atividade da CAT na condição de déficit hídrico. Foi encontrado em folhas de duas cultivares de tomate, onde a alta concentração de B aumentou a atividade da CAT, Cervilla et al. (2007) demonstraram que alta concentração de B (2 mM de H_3BO_3) aplicados em tomate provoca danos oxidativos, incluindo uma resposta generalizada do sistema antioxidante enzimático. Entretanto, o sistema antioxidante não enzimático como a glutathione e o ascorbato podem estar presentes atuando contra o estresse oxidativo pelo B.

A baixa atividade das enzimas do sistema antioxidante enzimático em plantas suplementadas com B em relação ao tratamento MOCK, ambas sobre estresse, está relacionado com o baixo conteúdo de H_2O_2 (Figura 7) encontrado nas raízes e pelo baixo conteúdo de MDA, tanto em folhas quanto em raízes de plantas que passaram pelo déficit hídrico. Isso pode ser um indicativo que as outras estratégias foram eficientes na limpeza das espécies reativas de oxigênio das células, como o sistema antioxidante não enzimático constituído pelo ascorbato (AsA), glutathione (GSH), tocoferóis, carotenoides e compostos fenólicos (SHARMA et al., 2012), assim como o acúmulo de compostos de baixo peso molecular, como a prolina e os AST.

A massa seca de raiz em plantas com aplicação apenas de água (MOCK), não se diferenciaram em relação a condição hídrica, indicando uma inibição do crescimento radicular mesmo em plantas mantidas sob condição irrigada (Figura 17). A inibição do crescimento radicular no tratamento MOCK na condição irrigada pode ser caracterizada pela diminuição da divisão celular causado pelos efeitos da baixa disponibilidade de B no solo (PANDEY; ARCHANA, 2013). Choi et al. (2007), observaram diminuição no crescimento radicular em *Hordeum vulgare* sob deficiência de B. Ardic et al. (2009), relataram a inibição do crescimento radicular em uma cultivar de grão de bico (*Cicer arietinum* L.) sob seca. A aplicação foliar de B-MEA 2 em plantas irrigadas apresentaram um acréscimo na MSR em

66% em comparação as plantas que não tiveram aplicação de B. Quando se comparam com plantas sob déficit hídrico, nota-se um aumento de 42% em comparação as plantas que foram suplementadas com B. Em Eucalipto, foi encontrado por Hodecker et al. (2014) que, a aplicação de B em folhas intensificou o crescimento durante o déficit hídrico, contribuindo para maior exploração do sistema radicular da planta em busca de água no solo, aumentando a tolerância das plantas em períodos de seca, diminuindo a perda de água durante o período de estresse. Em *Brassica rapa* o crescimento radicular foi reduzido em 74% em plantas estressadas com baixa concentração de Boro, enquanto em plantas supridas com o nutriente, a redução foi menor, cerca de 56% (HAJIBOLAND; FARHANGHI, 2011).

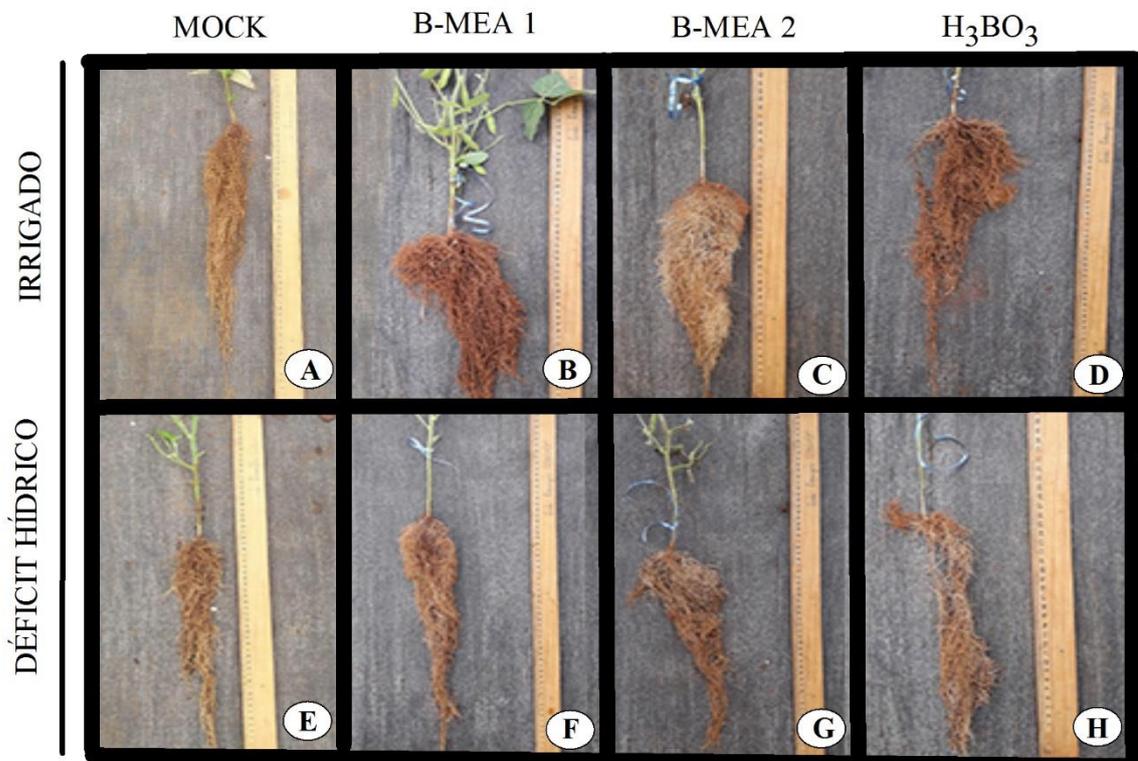


Figura 17 – Sistema radicular de soja após 60 dias de semeadura no período de máximo estresse (50% CC) cultivadas sob diferentes condições hídricas, submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.

A planta de soja responde de maneira diferente conforme o momento que ocorre o estresse hídrico. O déficit hídrico se iniciando no estágio V4 (30 DAS) durante 20 dias, entre os períodos de floração e enchimento de grãos, reduziu no número de vagens por planta, número de grãos, massa seca da parte aérea e no índice de colheita (Figura 18). Desclaux et

al. (2000) avaliando os efeitos do estresse hídrico em vários estádios de desenvolvimento em soja, constataram que o estresse imposto durante os estádios (V4) e (R1-R3) afeta diretamente o comprimento dos internódios. Esses mesmos autores concluíram que a redução da massa seca está associada ao déficit hídrico em V4, e que o número de vagens por unidade de massa seca da parte aérea foi afetado pela falta de água nos estádios reprodutivos (R3-R5), assim como, foi observado por Sincik et al. (2008). Apesar da tendência de forma geral da redução do peso das sementes em plantas de soja que passaram pelo déficit hídrico, o peso da semente pode não reduzir uniformemente em função da severidade do período de estresse (KU et al., 2013), o peso de 1000 sementes não variou em relação a condição hídrica, entretanto, plantas sem a pulverização de B e que passaram pelo período de déficit hídrico tiveram redução de 55% em seu peso quando comparadas com a condição irrigada.

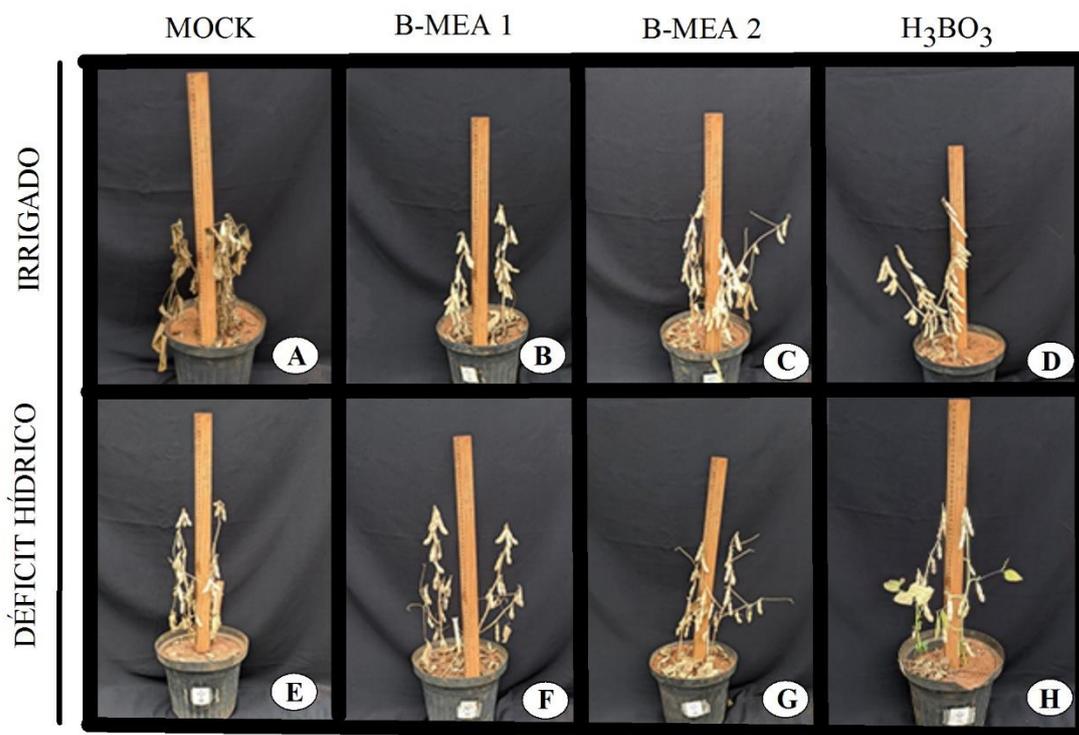


Figura 18 – Plantas de soja após 110 dias de semeadura passando pelo período de máximo estresse (50% CC) e reidratação cultivadas sob diferentes condições hídricas submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃). (Irrigado: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-F). Régua: 60 cm.

Houve uma redução no número de vagens por planta/planta e no número de grãos/planta independentemente da condição hídrica em plantas que não tiveram a aplicação

de B. Já tem sido observado que o crescimento reprodutivo, especificamente o florescimento, desenvolvimento de frutos e o rendimento final de grãos é mais sensível a deficiência de B do que o crescimento vegetativo (DELL; HUANG, 1997). Essa diferença pode estar relacionada principalmente com a função estrutural do boro nos órgãos reprodutivos como grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico (BROWN et al., 2002; DELL; HUANG, 1997).

O índice de colheita mostra a capacidade da planta em converter a massa seca em produção de grãos. Neste trabalho, foi observado que plantas sem aplicação de B que passaram pelo período de déficit hídrico, tiveram um índice de colheita de 12,9% enquanto para plantas que receberam a suplementação de B, o índice foi de 35%, o alto índice de colheita reflete a melhor tolerância à seca, devido ao fato que este índice elucidada o transporte de fotoassimilados para os grãos em desenvolvimentos.

O boro tem vários papéis dentro do metabolismo da soja, especialmente durante a floração e o desenvolvimento da semente, como no desenvolvimento da flor, viabilidade do grão de pólen e, finalmente, na formação de vagens e crescimento de sementes. Devido a essencialidade na formação da flor e produção de sementes, uma diminuição no fornecimento de boro durante a fase de reprodução pode resultar na diminuição da produção (SHABNAM; AHMED; MIA, 2021).

9 CONCLUSÕES

- A suplementação de B alterou o estado nutricional da planta, aumentando a concentração de B total nas folhas.
- O déficit hídrico na cultura da soja foi um limitante para a fotossíntese, afetando o crescimento, desenvolvimento e produtividade final.
- A suplementação com B auxiliou nos mecanismos de defesa contra os efeitos deletérios causados pelo déficit hídrico, dado pelo aumento no conteúdo de prolina e açúcares solúveis totais em plantas suplementadas com B-MEA 1 e H_3BO_3 .
- Plantas suplementadas com B-MEA 2 tiveram uma maior atividade da CAT e APX, resultando em menores níveis de H_2O_2 , e conseqüentemente, menor peroxidação lipídica.
- Plantas que receberam aplicação de B tiveram um melhor desenvolvimento do sistema radicular, auxiliando na manutenção do turgor da célula e no balanço hídrico da planta.

- A aplicação foliar de B influenciou positivamente os parâmetros de produção, como o índice de colheita.
- A aplicação foliar de B, independente da concentração e fonte aplicada, em condição de déficit hídrico para este experimento, mostrou ter papel fundamental durante o ciclo da cultura da soja, principalmente na indução de mecanismos de defesa contra espécies reativas de oxigênio, acúmulo de osmoprotetores, formação de estruturas reprodutivas e no desenvolvimento do sistema radicular.

REFERÊNCIAS

- ADAMI, M.; HASTENREITER, F. A.; FLUMIGNAN, D. L.; FARIA, R. T. D. Estimativa de área de folíolos de soja usando imagens digitais e dimensões foliares. **Bragantia**, 67, n. 4, p. 1053-1058, 2008.
- ALIA; PARDHA SARADHI, P.; MOHANTY, P. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, 38, n. 2, p. 253-257, 1997/04/01/ 1997.
- ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. Fotoinibição da fotossíntese. **Rev Bras Biosci**, 7, p. 463-472, 01/01 2009.
- ARDİC, M.; SEKMEN, A. H.; TURKAN, I.; TOKUR, S. et al. The effects of boron toxicity on root antioxidant systems of two chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars. **Plant and Soil**, 314, n. 1-2, p. 99-108, 2009.
- AYDIN, M.; TOMBULOGLU, G.; SAKCALI, M. S.; HAKEEM, K. R. et al. Boron Alleviates Drought Stress by Enhancing Gene Expression and Antioxidant Enzyme Activity. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, 19, n. 3, p. 545-555, 2019/09/01 2019.
- BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant adaptation to drought stress. **F1000Research**, 5, p. 1554, 2016.
- BATES LS, WALDREN RP, TEARE ID Rapid determination of free proline for water stress studies. **Plant and Soil**, v. 39, p. 205-207, 1973.
- BHERING, L.L. Rbio: A Tool For Biometric And Statistical Analysis Using The R Platform. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.17: 187-190p, 2017.
- BIEMELT S., KEETMAN U., ALBRECHT G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology** 116, 651 658, 1998.
- BOGEAT-TRIBOULOT, M.-B.; BROSCHE, M.; RENAUT, J.; JOUVE, L. et al. Gradual Soil Water Depletion Results in Reversible Changes of Gene Expression, Protein Profiles, Ecophysiology, and Growth Performance in *Populus euphratica*, a Poplar Growing in Arid Regions. **Plant Physiology**, 143, n. 2, p. 876-892, 2007.
- BOLOURI-MOGHADDAM, M. R.; LE ROY, K.; XIANG, L.; ROLLAND, F. et al. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. **FEBS Journal**, 277, n. 9, p. 2022-2037, 2010.
- 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**, v. 72, p. 248-254, 1976.
- BROWN, P. H.; BELLALOU, N.; WIMMER, M. A.; BASSIL, E. S. et al. Boron in Plant Biology. **Plant Biology**, 4, n. 2, p. 205-223, 2002.

- BROWN, P. H.; BELLALLOUI, N.; WIMMER, M. A.; BASSIL, E. S. et al. Boron in Plant Biology. **Plant Biology**, 4, n. 2, p. 205-223, 2002.
- BUEGE, J.A.; AUST, S.D. Microsomal lipid peroxidation. *Methods in Enzymology*, **Pasadena**, v.52, p.302-310, 1978.
- BUITINK, J.; CLAESSENS, M. M.; HEMMINGA, M. A.; HOEKSTRA, F. A. Influence of water content and temperature on molecular mobility and intracellular glasses in seeds and pollen. **Plant physiology**, 118, n. 2, p. 531-541, 1998.
- CAKMAK, I.; RÖMHELD, V. **Plant and Soil**, 193, n. 2, p. 71-83, 1997.
- CAMACHO-CRISTÓBAL, J. J.; REXACH, J.; GONZÁLEZ-FONTES, A. Boron in Plants: Deficiency and Toxicity. **Journal of Integrative Plant Biology**, 50, n. 10, p. 1247-1255, 2008.
- CERVILLA, L. M.; BLASCO, B.; RIOS, J. J.; ROMERO, L. et al. Oxidative Stress and Antioxidants in Tomato (*Solanum lycopersicum*) Plants Subjected to Boron Toxicity. **Annals of Botany**, 100, n. 4, p. 747-756, 2007.
- CHOI, E. Y.; KOLESIK, P.; MCNEILL, A.; COLLINS, H. et al. The mechanism of boron tolerance for maintenance of root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). **Plant Cell Environ**, 30, n. 8, p. 984-993, Aug 2007.
- CHONÉ, X. Stem Water Potential is a Sensitive Indicator of Grapevine Water Status. **Annals of Botany**, 87, n. 4, p. 477-483, 2001.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO –CONAB. Acompanhamento da safra brasileira de grãos, SAFRA 2019/2021. **Observatório Agrícola**. v.7, n.11, p. 1-62. Março, 2021.
- DAS, K.; ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in Environmental Science**, 2, n. 53, 2014-December-02. Review, 2014.
- DELL, B.; HUANG, L. Physiological response of plants to low boron. *Plant and Soil*, 193, n. 1, p. 103-120, 1997/06/01 1997.
- DELTA-T DEVICES. ThetaProbe soil moisture sensor – ML2x: user manual. Cambridge: Delta-T Devices, 1999.
- DESCLAUX, D.; HUYNH, T.-T.; ROUMET, P. Identification of Soybean Plant Characteristics That Indicate the Timing of Drought Stress. **Crop Science**, 40, n. 3, p. 716-722, 2000.
- DISCHE, Z. General color reactions. In: WHISTLER, R. L.; WOLFRAM, M. L. (Eds.). *Carbohydrate chemistry*. **New York: Academic**, 477-512, 1962.
- DUGGER, W.M. Boron in metabolism. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*. New York: **SPRINGER-VERLAG**, 626p, 1983.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA. Tecnologias de produção de soja: região central do Brasil 2020. Londrina: **Embrapa Soja**, 347p, 2020.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA. Tecnologias de produção de soja: região central do Brasil 2020. Londrina: **Embrapa Soja**, 265p, 2013.

- FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, 29, n. 1, p. 185-212, 2009/03/01 2009.
- FLEXAS, J. Drought-inhibition of Photosynthesis in C3 Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. **Annals of Botany**, 89, n. 2, p. 183-189, 2002.
- FOYER, C. H.; VALADIER, M.-H.; MIGGE, A.; BECKER, T. W. Drought-Induced Effects on Nitrate Reductase Activity and mRNA and on the Coordination of Nitrogen and Carbon Metabolism in Maize Leaves. **Plant Physiology**, 117, n. 1, p. 283-292, 1998.
- GIANNOPOLITS, O.; RIES, S.K. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, p. 309-314, 1977.
- HAJIBOLAND, R.; FARHANGHI, F. Effect of low boron supply in turnip plants under drought stress. **Biologia plantarum**, 55, n. 4, p. 775-778, 2011.
- HAMURCU, M.; DEMIRAL, T.; HAKKI, E.; TURKMEN, Ö. et al. Oxidative stress responses in watermelon (*Citrullus lanatus*) as influenced by boron toxicity and drought. **Zemdirbyste-Agriculture**, 102, 06/15 2015.
- HAVIR, E.A.; McHALE, N.A. Biochemical and development characterization of multiples forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, p. 450-455, 1987.
- HODECKER, B.; BARROS, N.; SILVA, I.; DIOLA, V. et al. Boron delays dehydration and stimulates root growth in *Eucalyptus urophylla* (Blake, S.T.) under osmotic stress. **Plant and Soil**, 384, p. 185-199, 11/01 2014.
- HOSSAIN, Z.; NOURI, M.-Z.; KOMATSU, S. Plant Cell Organelle Proteomics in Response to Abiotic Stress. **Journal of Proteome Research**, 11, n. 1, p. 37-48, 2012/01/01 2012.
- IMPA S.M., NADARADJAN S., JAGADISH S.V.K. Drought Stress Induced Reactive Oxygen Species and Anti-oxidants in Plants. In: Ahmad P., Prasad M. (eds) *Abiotic Stress Responses in Plants*. **Springer**, New York, NY, 2012.
- KAUR, G.; ASTHIR, B. Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. **Biologia plantarum**, 59, n. 4, p. 609-619, 2015.
- KIRSCHBAUM, M. U. F. Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora*—a process in two stages. **Plant, Cell & Environment**, 11, n. 8, p. 685-694, 1988.
- KISHOR, P. B. K.; SANGAM, S.; AMRUTHA, R. N.; LAXMI, P. S. et al. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. **Current Science**, 88, n. 3, p. 424-438, 2005.
- KU, Y.-S.; AU-YEUNG, W.-K.; YUNG, Y.-L.; LI, M.-W. et al. Drought Stress and Tolerance in Soybean. In: : **InTech**, 2013.
- KUHLGERTS., G.AUSTIC, R.ZEGARAC, I.OSEIBONSU, D.HOH, M.I.CHILVERS et al. MultispeQ Beta: A tool for large-scale plant phenotyping connected to the open PhotosynQ network. **R. Soc. Open Sci.** 3:160592. doi:10.1098/rsos.160592, 2016.
- LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 275-294, 2002.

- LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, 103, n. 4, p. 561-579, 2009.
- LEOPOLD, A.; SUN, W.; BERNAL, I. The glassy state in seeds: Analysis and function. *Seed Science Research*, 4, p. 267-274, 09/01 1994.
- LISAR, S. Y.; BAKHSHAYESHAN-AGDAM, H. Drought Stress in Plants: Causes, Consequences, and Tolerance. In, p. 1-16, 2016.
- LIU, M.; QI, H.; ZHANG, Z.; SONG, Z. et al. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars. **African journal of agricultural research**, 7, p. 4751-4760, 10/04. 2012.
- MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: An overview. **Archives of Biochemistry and Biophysics**, 444, n. 2, p. 139-158, 2005.
- MAKBUL, S.; SARUHAN GÜLER, N.; DURMUS, N.; GÜVEN, S. Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. **Turkish Journal of Botany**, 35, 01/01 2011.
- MALAVOLTA, E. Elementos da nutrição mineral de plantas. Piracicaba: **Ceres**, 280 p, 1980.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. 2. ed. Piracicaba: **Associação Brasileira de Potassa e do Fósforo**, 319 p, 1997.
- MARENCO R.A.; LOPES, N.F. Fisiologia vegetal. In: MARENCO R.A.; LOPES, N.F. **Nutrição Mineral**. Viçosa: UFV, 2005. cap.5, p.249-330.
- MARSCHNER, H.; MARSCHNER, P. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. **Elsevier Science**, 9780123849052, 2011.
- MATYSIK, J.; ALIA; BHALU, B.; MOHANTY, P. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. **Current Science**, 82, n. 5, p. 525-532, 2002.
- MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence---a practical guide. **Journal of Experimental Botany**, 51, 04/01 2000.
- MITTLER, R. Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance. **Trends in plant science**, 7, p. 405-410, 10/01 2002.
- MOHAMMADKHANI, N. Drought-induced Accumulation of Soluble Sugars and Proline in Two Maize Varieties. 3, 01/01 2008.
- MÖTTÖNEN, M.; LEHTO, T.; RITA, H.; APHALO, P. J. Recovery of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings from repeated drought as affected by boron nutrition. **Trees**, 19, n. 2, p. 213-223, 2005.
- NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v. 22, p. 867-880, 1981.
- O'NEILL, M.A.; YORK, W.S. The composition and structure of plant primary cell walls. In: *The Plant cell wall*. **Annual Plant Review**. eds. JKC. Rose CRC Press, v.8, p.1-54, 2003.

- OLIVEIRA, M. A. J. d.; BOVI, M. L. A.; MACHADO, E. C.; RODRIGUES, J. D. Atividade da redutase de nitrato em mudas de pupunheira (*Bactris gasipaes*). **Ciência Rural**, 35, p. 515-522, 2005.
- PANDEY, N.; ARCHANA. Antioxidant responses and water status in Brassica seedlings subjected to boron stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, 35, n. 3, p. 697-706, 2013.
- PETERS, S.; MUNDREE, S. G.; THOMSON, J. A.; FARRANT, J. M. et al. Protection mechanisms in the resurrection plant *Xerophyta viscosa* (Baker): both sucrose and raffinose family oligosaccharides (RFOs) accumulate in leaves in response to water deficit. **Journal Experimental Botany**, 58, n. 8, p. 1947-1956, 2007.
- RODRIGUES, ANGÉLICA LINO. Efeito da reidratação nos aspectos ecofisiológicos da *Copaifera langsdorffii* Desf. 2013. 85 f. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências de Botucatu, 2013. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/108600>>.
- ROHACEK, K. Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships. **Photosynthetica**, 40, n. 1, p. 13-29, 2002.
- ROSA, V. d. R.; SILVA, A. A. d.; BRITO, D. S.; PEREIRA JÚNIOR, J. D. et al. Drought stress during the reproductive stage of two soybean lines. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 55, 2020.
- ROSOLEM, C. A.; BÍSCARO, T. Adsorção e lixiviação de boro em Latossolo Vermelho-Amarelo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 42, n. 10, p. 1473-1478, 2007.
- SAHIN, U.; EKINCI, M.; ORS, S.; TURAN, M. et al. Effects of individual and combined effects of salinity and drought on physiological, nutritional and biochemical properties of cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). **Scientia Horticulturae**, 240, p. 196-204, 10/20, 2018.
- SESTAK, Z., J. CATSKY, AND P. JARVIS. 1971. Plant photosynthetic production: Manual of methods. W. Junk, **The Hague**, Netherlands., 1971
- SHABNAM, S.; AHMED, S.; MIA, S. Phosphorus and Boron Effects on Nodulation and Yield of Soybean Under Non-Saline Agro-Ecosystem of Patuakhali. **Bangladesh Agronomy Journal**, 23, n. 2, p. 127-133, 2021.
- SHAO, H.-B.; CHU, L.-Y.; JALEEL, C. A.; ZHAO, C.-X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, 331, n. 3, p. 215-225, 2008/03/01/ 2008.
- SHARMA, P.; JHA, A.; DUBEY, R.; PESSARAKLI, M. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. **Journal of Botany**, 2012, 01/01 2012.
- SHEN, X.; ZHOU, Y.; DUAN, L.; LI, Z. et al. Silicon effects on photosynthesis and antioxidant parameters of soybean seedlings under drought and ultraviolet-B radiation. **Journal of Plant Physiology**, 167, n. 15, p. 1248-1252, 2010/10/15/ 2010.
- SINCIK, M.; CANDOGAN, B. N.; DEMIRTAS, C.; BÜYÜKCANGAZ, H. et al. Deficit Irrigation of Soya Bean [*Glycine max* (L.) Merr.] in a Sub-humid Climate. **Journal of Agronomy and Crop Science**, 194, n. 3, p. 200-205, 2008.

- TÜRKAN, İ.; BOR, M.; ÖZDEMİR, F.; KOCA, H. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. **Plant Science**, 168, n. 1, p. 223-231, 2005/01/01/ 2005.
- URBAN, L.; AARROUF, J.; BIDEI, L. P. R. Assessing the Effects of Water Deficit on Photosynthesis Using Parameters Derived from Measurements of Leaf Gas Exchange and of Chlorophyll a Fluorescence. **Frontiers in Plant Science**, 8, n. 2068, 2017-December-14. Review, 2017.
- VELIKOVA, V.; YORDANOV, I.; EDREVA, A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants. **Plant Science - PLANT SCI**, 151, p. 59-66, 02/07 2000.
- VOLKWEISS, S.J. Fontes e métodos de aplicação. In FERREIRA, M.E.; CRUZ, M.C.P. da (Ed.). Micronutrientes na agricultura. **Piracicaba Potafos**, 1991. p.391-412, 734.
- WANG, Z.; QUEBEDEAUX, B.; STUTTE, G. Partitioning of [¹⁴C]Glucose Into Sorbitol and Other Carbohydrates in Apple Under Water Stress. **Functional Plant Biology**, 23, p. 245-251, 01/01 1996.
- YEMM, E.W., COCKING, E.C. AND RICKETTS, R.E. The Determination of Amino Acids with Ninhydrin. **Analyst**, 80, 209-214, 1955.
- ZANANDREA, I.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; HENRIQUE, P. de C.; SILVEIRA, N. M. **Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding**. Australian Journal of Botany, v. 57, p. 661-669, 2010.

10 ANEXO

Tabela 3 – Análise nutricional em folhas de plantas de soja e irrigadas e sob déficit hídrico submetidas a aplicação foliar de água (MOCK), 150 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 1), 300 mg B L⁻¹ Yara Vita® Bortrac™ (B-MEA 2) e 150 mg B L⁻¹ de ácido bórico (H₃BO₃), após a reidratação.

	MOCK		B-MEA 1		B-MEA 2		H ₃ BO ₃	
	IRRIGADO	DÉFICIT	IRRIGADO	DÉFICIT	IRRIGADO	DÉFICIT	IRRIGADO	DÉFICIT
%N	3,135	3,613	3,205	3,315	2,508	3,353	2,698	3,648
%P	0,425	0,360	0,413	0,385	0,303	0,44	0,318	0,468
%K	1,86	1,98	1,89	1,97	1,51	2,245	1,585	2,395
%Ca	0,94	0,848	1,132	1,083	0,98	1,023	1,09	1,128
%Mg	0,285	0,275	0,33	0,388	0,278	0,343	0,3	0,39
% S	0,175	0,195	0,205	0,195	0,193	0,225	0,175	0,165
ppm B	13,74	14,693	28,17	25,623	39,418	49,813	38,195	34,91
ppm Cu	2,75	2,25	2	2,75	1,5	2,5	2,5	3
ppm Mn	56	40,25	54	53,75	43	41,5	55,75	53,5
ppm Zn	43,75	23	15,27	17,625	15,375	12,175	22,175	14,33
ppm Fe	111,37	108,375	113,25	122,25	96,75	107,63	91,875	122,63