

UFRRJ
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

TESE

**AVALIAÇÃO DO COMPORTAMENTO DE GENÓTIPOS DE
FEIJOEIRO COMUM SOB DÉFICIT HÍDRICO SEVERO E
MODERADO**

David Cabral Macedo

2019



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA**

**AVALIAÇÃO DO COMPORTAMENTO DE GENÓTIPOS DE
FEIJOEIRO COMUM SOB DÉFICIT SEVERO E MODERADO**

DAVID CABRAL MACEDO

Sob a Orientação do Professor

Carlos Pimentel

e Co-orientação do Professor

Leonardo Oliveira Medici

Tese submetida como requisito parcial
para obtenção do grau de **Doutor em
Fitotecnia**, no Programa de Pós-
Graduação em Fitotecnia, Área de
Concentração em Fisiologia da
Produção.

Seropédica, RJ
Fevereiro de 2020

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M113a Macedo, David Cabral, 1988-
Avaliação do comportamento de genótipos de feijoeiro
comum sob déficit hídrico severo e moderado / David
Cabral Macedo. - Seropédica, 2020.
83 f.

Orientador: Carlos Pimentel.
Coorientador: Leonardo Médici.
Tese(Doutorado). -- Universidade Federal Rural do
Rio de Janeiro, Fitotecnia, 2020.

1. Déficit hídrico. I. Pimentel, Carlos, 1955-,
orient. II. Médici, Leonardo, 1967-, coorient. III
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
Fitotecnia. IV. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA**

DAVID CABRAL MACEDO

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Fitotecnia**, no Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, área de Concentração em Fisiologia da Produção.

TESE APROVADA EM: / /

Carlos Pimentel. (Dr.) UFRRJ/IA/FITOTECNIA
(Orientador)

Camila Ferreira de Pinho. (Dr.) UFRRJ/IA/FITOTECNIA

Jorge Jacob Neto. (Dr.) UFRRJ/IA/FITOTECNIA

Ederson da Conceição Jesus (Dr.) EMBRAPA-CNPAB

Rosângela Straliozzo (Dr.) EMBRAPA-SOLOS

DEDICATÓRIA

Aos operários e camponeses brasileiros.

Ofereço!

AGRADECIMENTOS

Primeiro aos meus pais pelo apoio durante todos estes anos, mesmo diante de grandes dificuldades.

À minha falecida avó Maria José, sempre presente na minha educação.

Não poderia deixar de agradecer à Caroline Corrêa de Souza Coelho, uma pessoa fundamental, que foi minha companheira durante a maior parte da minha vida acadêmica e me deu todo o apoio na condução do doutorado – mesmo diante de grandes adversidades.

Ao orientador Carlos Pimentel pelas dicas e dedicação, contribuindo a cada dia pelo aprimoramento do estudo.

Ao Coorientador Leonardo Oliveira Medici pela atenção e a pronta ajuda nos momentos em que precisei.

À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), especialmente ao Departamento de Fitotecnia.

Ao camarada Gepatrik Rodrigues Lima pelas intermináveis discussões acerca de tudo, e ajuda na condução dos experimentos desde o mestrado.

Aos camaradas Alberto Porto Filho e Rafael Hydalgo Passeri Lima (Pingo) pela amizade.

Ao companheiro Rodrigo Luiz Neves Barros que sempre esteve presente quando precisei.

Ao técnico do laboratório Marcos Paulo pela condução das análises laboratoriais e sua indubitável dedicação e compromisso com o método.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Fitotecnia.

À Tatiana e à falecida Lili, secretárias do PPGF, que nunca hesitaram em me ajudar, e a todos os funcionários do Instituto de Agronomia.

Aos funcionários do campo que, através de intenso trabalho concreto, contribuíram gerando valor ao produto final, sendo, portanto, indispensáveis para a realização desse estudo.

À todos que contribuíram de forma direta ou indireta para que eu pudesse concluir essa tese.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 (**PORTARIA Nº 206, DE 4 DE SETEMBRO DE 2018 DA CAPES**)

O presente trabalho também contou com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ)

RESUMO GERAL

MACEDO, David Cabral. **Avaliação do comportamento de genótipos de feijoeiro comum sob déficit severo e moderado.** 2020. 94f. Tese (Doutorado em Agronomia, Fitotecnia). Instituto de Agronomia, Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2020.

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é um dos legumes de grãos comestíveis do mundo de maior importância. Todavia, cerca de 80% da produção de feijão é acometida pela escassez de água, reduzindo drasticamente a produtividade da cultura. O objetivo deste estudo foi avaliar a tolerância à seca em genótipos de feijoeiro comum através de dois ensaios: um em casa de vegetação e outro em campo. No ano de 2017, foi realizado o ensaio em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ). O experimento foi conduzido em vasos de 10 L, utilizando-se um Latossolo vermelho-amarelo, com três genótipos de feijoeiro comum (A285, A222 e Diplomata), em um delineamento inteiramente casualizado. O déficit hídrico, por sua vez, foi imposto por oito dias até que o potencial de água de base na folha (Ψ_a) de um dos genótipos atingisse -1,5 MPa, considerado um limite para a recuperação do feijoeiro. A análise da fluorescência da clorofila *a* e o conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) foram utilizados para discriminar a resposta dos genótipos à seca. Em conclusão, sob estresse hídrico severo (-1,5 MPa), o Diplomata manteve o Ψ_a , o rendimento quântico máximo (F_v/F_m) e efetivo (Φ_{PSII}) do fotossistema II significativamente mais elevados em comparação aos demais genótipos, juntamente com uma dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) mais baixa, e um CPSF mais alto, o que contribuiu para seu alto rendimento sob seca. Ademais, a análise do dia $\Delta F_v/F_m$ e da noite $\Delta F_v/F_m$ foi indicativo de diferenças na intensidade e recuperação da fotoinibição nos genótipos. Em 2018, através de ensaio instalado no campo experimental do departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Brasil, na época da seca (agosto), foram avaliadas as respostas de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) ao déficit hídrico moderado (-0,8 MPa). Neste caso, o uso das mesmas variáveis de fluorescência utilizadas no primeiro ensaio, com a adição da taxa de transporte de elétrons (ETR) foram complementadas com a avaliação das variáveis de crescimento da cultura, como índice de área foliar (IAF), taxa de crescimento da cultura (TCC) e a taxa de assimilação líquida (TAL), além do CPSF e dos componentes de produção. O ensaio, por sua vez, foi conduzido em um Argissolo Vermelho Amarelo sob condições de saturação luminosa (média durante todo o ensaio de $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em um fatorial 3×2 , com dois fatores, cada um com 2 e 3 níveis. Ao final do ensaio, foi observado que os genótipos Diplomata e A320 mantiveram o Ψ_a , F_v/F_m , Φ_{PSII} e ETR durante os períodos em que a seca foi mais intensa, significativamente mais elevados que o Carioca, enquanto este último apresentou maiores valores do NPQ sob condições de seca moderada (-0,8 MPa). Por fim, o Diplomata demonstrou vantagens sob as duas condições de cultivo (com e sem irrigação), o que pode ser verificado através do CPSF e das variáveis da análise de crescimento, como TCC e IAF, assim como o pico tardio da TAL (40 DAE) sob irrigação em comparação aos demais genótipos pode ter auxiliado no enchimento dos grãos. Assim, uma alta PG foi observada tanto sob déficit hídrico quanto sob irrigação para o Diplomata, o que pode ser avaliado com os dados apresentados pelo IAF, TCC, TAL e do CPSF.

Palavras-chave: déficit hídrico, *Phaseolus vulgaris* L., fluorescência da clorofila *a*

GENERAL ABSTRACT

MACEDO, David Cabral. **Evaluation of common bean genotypes behavior under severe and moderate deficit.** 2020. 94f. Thesis (Ph.D. in Crop Science). Institute of Agronomy, Crop Science Department, Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2020.

Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is one of the world's most important edible grain vegetables. However, about 80% of bean production is affected by water scarcity, drastically reducing crop productivity, which makes the use of materials that achieve a higher yield under water deficit, increasingly indispensable. The aim of this study was evaluate drought tolerance in common bean genotypes through two essays: one in a greenhouse and other in the field. In 2017, the vegetation house essay belonging to the Crop Science Department of the Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ) was carried out. The experiment was conducted in 10 L vessels, using a Kanhapudalf, with three genotypes of common common bean (A285, A222 and Diplomata), in a completely randomized design. The water deficit, in turn, was imposed for eight days until the potential of leaf water (Ψ_w) of one of the genotypes reached -1.5 MPa, considered a limit for recovery of common bean. Chlorophyll *a* fluorescence analysis and soluble leaf protein content (CPSF) were used to discriminate the genotypes' response to drought. In conclusion, under severe water stress (-1.5 MPa), the Diplomata genotype maintained the Ψ_w , the maximum (F_v/F_m) and the effective (Φ_{PSII}) quantum yield of photosystem II significantly higher compared to the other genotypes, along with a lower alternative non-photochemical dissipation (NPQ), and a higher CPSF, which contributed to its high yield under drought. Moreover, the analysis of the day $\Delta F_v/F_m$ and night $\Delta F_v/F_m$ was indicative of differences in the intensity and recovery of photoinhibition in genotypes. In 2018, through a trial installed at the Experimental Station of Crop Science Department at the Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, Brazil, at drought station (August), the responses of three genotypes of common bean (A320, Diplomata and Carioca) to moderate water deficit (-0.8 MPa) were evaluated. In this case, the use of the same fluorescence variables used in the first assay, with the addition of the electron transport rate (ETR) were complemented with the evaluation of crop growth variables, such as leaf area index (IAF), crop growth rate (TCC) and net assimilation rate (TAL), in addition to CPSF and production components. The test, in turn, was conducted in a Kanhapudalf under luminous saturation conditions (mean of $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in a 3x2 factorial, with two levels (dry and irrigated) and three factors (A320, Diplomata and Carioca). At the end of the essay, it was observed that Diplomata and A320 genotypes maintained the Ψ_w , F_v/F_m , Φ_{PSII} and ETR during the periods in which the drought was more intense, significantly higher than Carioca, while the latter presented higher values of the NPQ under moderate drought conditions (-0.8 MPa). Finally, even though there is a grain yield (PG) under a significantly higher deficit for A320 and Diplomata in relation to Carioca, a high PG was observed both under water deficit and under irrigation for Diplomata, being therefore more stable even dry, which can be endorsed with the data presented by the IAF, TCC, TAL and CPSF.

key words: water deficit, *Phaseolus vulgaris* L., chlorophyll *a* fluorescence

LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO I

Figura 1. Valores diurnos do potencial de água de base na folha (Ψ_a) dos três genótipos (A 285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem três repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....26

Figura 2. Valores do rendimento quântico máximo (F_v/F_m) às 5 horas (a) e às 19 horas (b) dos três genótipos (A 285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....28

Figura 3. Valores do rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}) às 10 horas dos três genótipos (A 285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....29

Figura 4. Valores da dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) às 10 horas dos três genótipos (A 285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....31

Figura 5. Valores de F_v/F_m (noite) – F_v/F_m (manhã) dos três genótipos (A 285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....31

Figura 6. Valores de F_v/F_m (manhã) – F_v/F_m (noite do dia anterior) dos três genótipos (A 285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....32

LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO II

Figura 1. Valores máximos e mínimos de temperatura e precipitação desde o início da supressão da irrigação (26 DAE) até o final do experimento (74 DAE).....36

Figura 2. Valores do potencial de água de base na folha (Ψ_a) dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sob déficit (S) e suprimento contínuo de água (I). As médias incluem três repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação) e

para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....38

Figura 3. Valores do rendimento quântico máximo (F_v/F_m) às 5 horas (antes do amanhecer) dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; o asterisco (*) indica que houve diferença significativa na data avaliada (SNK, $P < 0,05$).....40

Figura 4. Valores do rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}) às 10 horas dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; o asterisco (*) indica que houve diferença significativa na data avaliada (SNK, $P < 0,05$).....41

Figura 5. Valores da taxa de transporte de elétrons (ETR) às 10 horas dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....42

Figura 6. Valores da dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) às 10 horas dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).....44

LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO III

Figura 1. Valores máximos e mínimos de temperatura e precipitação desde o início da supressão da irrigação (26 DAE) até o final do experimento (74 DAE).....56

Figura 2. Taxa de crescimento da cultura (TCC, em $g\ m^{-2}\ dia^{-1}$) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).....59

Figura 3. Índice de área foliar (IAF, em $m^2\ m^{-2}$) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).....60

Figura 4. Taxa de assimilação líquida (TAL, em $\text{g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).....61

LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO I

Tabela 1. Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) dos genótipos: A285, Diplomata e A222, submetidos à oito dias de déficit hídrico e três dias de reidratação. AE: amostragem antes do estresse; R: amostragem no terceiro dia de reidratação.....25

Tabela 2. Número de vagens planta-1, grãos planta-1 e massa de grãos planta-1 dos genótipos: A 285, Diplomata e A222, submetidos a oito dias de seca e três dias de reidratação.....26

LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO II

Tabela 1. Relação entre o número de vagens (NV) e número de grãos por vagem (NGV) por planta, massa seca de 100 grãos (MS100, em %) e produtividade de grãos (PG, em %) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca), com (I) e sem irrigação (S), representados em termos percentuais.....45

LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO III

Tabela 1. Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) de três genótipos (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (S) e com irrigação (I). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação). AC: amostragem no estágio vegetativo antes da adubação de cobertura (23 DAE); PF: amostragem da pré-floração (34 DAE); F: amostragem da floração (47 DAE); EV: amostragem do enchimento de vagem (55 DAE).....62

Tabela 2. Número de vagens (NV) e número de grãos por vagem (NGV) por planta, massa seca de 100 grãos (MS100, em g) e produtividade de grãos (PG, em kg há^{-1}) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (S) e com irrigação (I). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).....63

ÍNDICE DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS

DPV	Déficit de pressão de vapor
DFFF	Densidade do fluxo de fótons fotossintéticos
FBN	Fixação biológica de nitrogênio
DAS	Dias após a semeadura
DAE	Dias após a emergência
A	Assimilação líquida de CO ₂
C _i	Concentração interna de CO ₂
Ψ _a	Potencial de água de base na folha
g _s	Condutância estomática
EROS	Espécies reativas de oxigênio
FS II	Fotossistema dois
FS I	Fotossistema um
λ	Comprimento de onda
F ₀	Fluorescência inicial (fluorescência basal)
F _m	Fluorescência máxima
F _v /F _m '	Rendimento quântico máximo do FS II
Φ _{PSII}	Rendimento quântico efetivo do FS II
ETR	Taxa de transporte de elétrons
NPQ	Dissipação não-fotoquímica alternativa (quenching não-fotoquímico alternativo)
q _p	Dissipação fotoquímica (quenching fotoquímico)
q _n	Dissipação não-fotoquímica (quenching não-fotoquímico)
Q _A	Quinona A
RuBP	Ribulose 1,5-bifosfato
NADPH	Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato
ATP	Trifosfato de adenosina
MSPA	Massa seca de parte aérea
MSC	Massa seca de caule
IAF	Índice de Área foliar

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	1
2 OBJETIVOS	2
3 HIPÓTESES	2
4 REVISÃO DE LITERATURA.....	2
4.1 A água no Desenvolvimento dos Vegetais	2
4.2 Seca	3
4.3 Resposta dos vegetais à seca.....	3
4.4 Resposta do feijoeiro comum ao déficit hídrico	4
4.5 Análise da fluorescência da clorofila <i>a</i>	5
4.6 Análise da emissão de fluorescência da clorofila <i>a</i> em plantas submetidas ao déficit hídrico.....	6
4.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	8
5 CAPÍTULO I	15
RESUMO	16
ABSTRACT	17
5.1 INTRODUÇÃO	18
5.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
5.2.1 Caracterização da área experimental e do clima	18
5.2.2 Material vegetal e condições de crescimento.....	19
5.2.3 Avaliação do status hídrico.....	19
5.2.4 Análise da fluorescência da clorofila <i>a</i>	19
5.2.5 Conteúdo de proteínas solúveis na folha	19
5.2.6 Componentes de produção.....	20
5.2.7 Modelo experimental e análise estatística	20
5.3 RESULTADOS.....	20
5.3.1 Status hídrico da planta sob seca e durante a recuperação	20
5.4 Variáveis da fluorescência da clorofila <i>a</i> sob seca e durante a reidratação.....	21
5.4.1 Rendimento quântico máximo do fotossistema II sob seca e durante a reidratação ...	21
5.4.2 Rendimento quântico efetivo do fotossistema II e dissipação não-fotoquímica sob seca e durante a reidratação.....	22
5.5 Intensidade da fotoinibição sob seca e na reidratação.....	24
5.6 Recuperação da fotoinibição sob seca e durante a reidratação.....	25

5.7 Conteúdo de proteína foliar solúvel	26
5.8 Componentes de Produção de Plantas Submetidas à Seca e Continuamente irrigadas	27
5.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30
6 CAPÍTULO II	33
RESUMO	34
ABSTRACT	35
6.1 INTRODUÇÃO	36
6.2 MATERIAL E MÉTODOS	36
6.2.1 Descrição da área experimental e do clima	36
6.2.2 Material vegetal e condições de crescimento	37
6.2.3 Avaliação do status hídrico	38
6.2.4 Análise da fluorescência da clorofila <i>a</i>	38
6.2.5 Modelo experimental e análise estatística	38
6.3 RESULTADOS	39
6.3.1 Status hídrico dos genótipos avaliados com e sem irrigação	39
6.4 Variáveis da fluorescência da clorofila <i>a</i> sob condições de déficit hídrico e suprimento contínuo de água	40
6.4.1 Rendimento quântico máximo do fotossistema II sob condições de déficit hídrico e suprimento contínuo de água	40
6.4.2 Componentes de produção	46
6.5 DISCUSSÃO	46
6.6 CONCLUSÃO	49
6.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
7 CAPÍTULO III	53
RESUMO	54
ABSTRACT	55
7.1 INTRODUÇÃO	56
7.2 MATERIAL E MÉTODOS	56
7.2.1 Descrição da área experimental e do clima	56
7.2.2 Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF)	58
7.2.3 Análise de crescimento	58
7.2.5 Componentes de produção	58
7.2.6 Modelo experimental e análise estatística	58
7.3 RESULTADOS	59

7.3.1 Acúmulo de massa seca da parte aérea (MSPA) e área foliar	59
7.3.2 Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF).....	63
7.3.4 Componentes de Produção.....	63
7.4 DISCUSSÃO	64
7.4.1 Acúmulo de massa seca da parte aérea (MSPA) e área foliar	64
7.4.2 Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF).....	65
7.4.3 Componentes de produção.....	66
7.5 CONCLUSÃO	66
7.6 CONCLUSÕES GERAIS	67
7.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRAFICAS	67

1 INTRODUÇÃO GERAL

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é considerado uma das leguminosas de grão de maior importância para o consumo humano (ASSEFA *et al.*, 2015). Tendo em vista que a maior fonte de proteínas para populações pobres é de origem vegetal, essa cultura constitui uma excelente alternativa para povos de baixa renda (BEEBE *et al.*, 2013), sendo assim, componente vital no combate à fome e na redução da desnutrição, especialmente em países como o Brasil (REICHERT *et al.*, 2015). Além de ser uma excelente fonte de proteínas, ele é também fonte de carboidratos e minerais, principalmente o ferro (BEEBE *et al.*, 2013). Ainda por cima, ele é rico em lisina, um aminoácido essencial, porém pobre nos aminoácidos sulfurados metionina e cisteína (BORÉM e CARNEIRO, 2006). Além de ter grande importância nutricional, destaca-se a capacidade de fixar nitrogênio biologicamente, contribuindo na melhoria da fertilidade do solo (ASFAW, 2011). Diante disso, é importante ressaltar que oito dos dez maiores produtores de feijão são considerados países em desenvolvimento, sendo estes responsáveis por 86% da produção mundial (GEPTS *et al.*, 2008). Nesse contexto, vale salientar que as principais áreas de produção de feijão são a América Latina (com Brasil e México como os maiores produtores) e África Oriental, onde o consumo per capita é o mais elevado do mundo, com destaque para países como: Burundi, Ruanda e Uganda (GEPTS *et al.*, 2008). Com efeito, o Brasil tem grande importância no cenário mundial, pois é o maior consumidor de feijão, e juntamente com a Índia um dos maiores produtores (EMBRAPA, 2013). Além da importância na dieta do brasileiro, o feijoeiro comum tem grande importância econômico-social, em razão da mão de obra empregada durante o ciclo da cultura, podendo ser cultivado em pequenas e grandes áreas. Segundo o levantamento feito pela CONAB (2019), no Brasil foi plantado cerca de 2,921 milhões de hectares de feijão comum, na safra 2019/20, abrangendo todos os tipos (preto e cores), com produtividade média de 1.035 kg ha⁻¹ incluindo a 1^a, 2^a e 3^a safras.

No mundo, existe cerca de dez conjuntos de genes de feijoeiro comum, dentre eles, seis pertencem ao centro de domesticação na América Central e quatro aos Centros de domesticação da América do Sul, sendo que a maioria dos genótipos brasileiros é originária da América Central (SINGH *et al.*, 2014). Dentre as diferentes espécies de feijoeiro, o feijoeiro comum é a mais cultivada nessas áreas, representando 90% de todo o feijão produzido nas Américas (GRAHAM; RANALLI, 1997). No entanto, o feijoeiro comum é sensível à seca e mais de 60% da produção mundial de feijão sofre com o déficit hídrico, sendo esse estresse abiótico, responsável pela redução da qualidade e do rendimento de grãos da cultura (RAO, 2014), podendo chegar a 80% de perda em algumas regiões (CUELLAR-ORTIZ, 2008).

Neste contexto, de acordo com as previsões climáticas de diminuição da disponibilidade de água e aumento da temperatura do ar, sendo esses fatores cruciais para o desenvolvimento das culturas (MCCLEAN *et al.*, 2011), a busca por genótipos tolerantes à seca se torna indispensável. De acordo com Boyer *et al.* (2013), ultimamente tem se investido muito em engenharia genética, buscando plantas tolerantes à seca, que é uma característica multigênica, porém o resultado tem gerado poucos produtos comerciais. Além disso, Lawlor (2013) chama atenção para o fato dos trabalhos sobre plantas geneticamente modificadas, negligenciarem a fisiologia e fornecerem definições não específicas, como a presença ou não de determinados genes. Segundo Boyer (2010), com a imposição da seca, há uma redução da produção de fotoassimilados, uma vez que os estômatos se fecham, reduzindo a assimilação de CO₂, causando fotoinibição e a consequente degradação de membranas (PIMENTEL, 2006). Sendo assim, a manutenção do crescimento e produtividade das culturas sob estresses ambientais, é vista como um desafio da agricultura moderna, sobretudo levando-se em conta o crescimento populacional e consequentemente aumento da demanda por alimentos, principalmente em

países em desenvolvimento (FAO, 2012). Diante deste fato, a seca se configura como uma das grandes preocupações atuais e dos próximos anos, pois provocará grandes perturbações sociais e até fome (PASSIOURA, 2007). Sendo assim, é necessário que se priorize pesquisas a nível mundial, sobre seca e produtividade das culturas, no intuito de proteger o abastecimento de alimentos contra os entraves climáticos previstos para o futuro (BOYER *et al.*, 2013).

2 OBJETIVOS

O presente estudo buscou comparar as respostas fisiológicas e a produtividade de cinco genótipos de feijoeiro comum sob seca: A285, A222, A320, Diplomata e Carioca, através do uso de medidas fisiológicas para a discriminação de genótipos, tais como: a emissão da fluorescência da clorofila *a*, o teor de proteínas solúveis na folha, a taxa de crescimento da cultura e os componentes de produção.

3 HIPÓTESES

Os genótipos apresentam características desejáveis para tolerância à seca, como: o rápido fechamento estomático e a manutenção de alto potencial de água de base na folha. Assim, após avaliação em casa de vegetação e posteriormente à campo, os genótipos poderão ser indicados para um programa de melhoramento vegetal que vise o desenvolvimento de um novo genótipo com as melhores características dos materiais selecionados.

4 REVISÃO DE LITERATURA

4.1 A água no Desenvolvimento dos Vegetais

A água é uma substância essencial para a existência da vida. Sua disponibilidade não só limita o crescimento vegetal, como também a ocupação humana e vegetal no ambiente terrestre, influenciando, sobretudo, a distribuição dos vegetais na superfície terrestre. Nesse sentido, a disponibilidade de água impõe uma pressão de seleção e distribuição maior do que qualquer outro fator ambiental (PIMENTEL, 2004; TUNER, 1986). Podemos dizer que de todos os recursos necessários às plantas, a água é o mais abundante e, frequentemente, o mais limitante (BLUM, 2011).

Em síntese, a baixa disponibilidade de água é um fator limitante para o crescimento da maioria das espécies vegetais do planeta, principalmente em áreas marginais para a agricultura, onde a escassez pluviométrica e o baixo desenvolvimento das técnicas – o que equivale em baixo desenvolvimento tecnológico para aquisição desse recurso fundamental. Deste modo, a temática em torno da disponibilidade hídrica, representa um grande desafio para a sociedade como um todo. Nos tecidos vegetais o conteúdo celular de água é superior a 90%, podendo chegar a mais de 95% em folhas de alface, meristemas e frutos (PIMENTEL, 2004). Contudo, uma diminuição no conteúdo de água na célula a valores inferiores a 75% (valor crítico) pode provocar mudanças estruturais e, em última instância, a morte celular (PIMENTEL, 2004).

Para plantas terrestres, a água é um requisito básico desde a germinação, como para o desenvolvimento e a reprodução. Sua absorção do solo facilita a nutrição mineral inorgânica e permite o fluxo de minerais e nutrientes orgânicos através dos tecidos vasculares da planta. Em contrapartida, a água é perdida pelo processo conhecido por “transpiração”, o qual ocorre através dos ostíolos das folhas e que, ao mesmo tempo, constitui-se como um subproduto das trocas gasosas. Esse processo – determinante para a fotossíntese – revela-se, particularmente, como um fenômeno que contribui para a manutenção da temperatura foliar, servindo principalmente como um “resfriador”, dadas suas propriedades físico-químicas (PIMENTEL, 2004). Diante deste cenário, levando em conta as perspectivas que apontam para uma maior escassez pluviométrica no futuro, a busca por genótipos que apresentem uma maior eficiência intrínseca no uso da água (A/g_s), tornou-se um fator *sine qua non* para programas de melhoramento vegetal.

4.2 Seca

O termo “seca” tem diferentes significados, podendo variar de acordo com o ponto de vista. Para os geógrafos e economistas, a seca pode ser definida como um evento natural do clima que afeta todas as regiões do planeta, sendo considerada um perigo natural, de início lento, que produz um complexo de impactos que refletem em muitos setores da economia (WILHITE; SVOBODA; HAYES, 2007). Do ponto de vista meteorológico e agrônomo, no entanto, a seca ocorre quando o balanço hídrico climático (precipitação menos a evapotranspiração potencial) é negativo, sendo as respostas das espécies vegetais bastante distintas sob esse estresse (PIMENTEL, 2004). Em suma, o termo seca pode ser evocativo de severas dificuldades financeiras entre os agricultores de países pobres, promovendo a desnutrição e até fome. Se prolongada, pode levar a grandes problemas sociais, como a migração em massa. A desertificação pode ocorrer não apenas pelo abandono da região afetada, mas, também, porque o cultivo excessivo das terras pode resultar na degradação do solo, impossibilitando habitação, mesmo quando um período de seca prolongada termina (PASSIOURA, 2007). Quanto aos vegetais, a tolerância à seca pode significar desde a habilidade em sobreviver sob severos déficits hídricos, até a capacidade de utilizar a água de forma mais eficiente sob condições de baixa disponibilidade (PASSIOURA, 2012).

4.3 Resposta dos vegetais à seca

Ao serem cultivadas, as plantas são expostas à diversos estresses ambientais que afetam seu crescimento e desenvolvimento, resultando em uma menor produtividade. Dentre eles, a seca é considerada – o principal estresse abiótico – responsável pela diminuição da produtividade das culturas (ANJUM *et al.*, 2011). Diversos estudos têm relatado o potencial limitador da seca (CHAVES *et al.*, 2009; 2003; TRUJILLO *et al.*, 2013; SANTOS *et al.*, 2009; ROSALES *et al.*, 2013). Segundo Chaves *et al.*, (2009), os impactos da falta d’água sobre a fotossíntese são diretos, como a limitação difusiva do CO₂ devido ao fechamento estomático e alterações no metabolismo fotossintético, ou secundários, como o estresse oxidativo resultante da sobreposição de múltiplos estresses.

O déficit hídrico, por sua vez, induz a uma gama de respostas fisiológicas além da redução da fotossíntese e da condutância estomática. Dentre essas respostas, estão a modificação da refletância espectral e da fluorescência devido a alterações bioquímicas e no sistema de

captação de luz causadas pelo estresse oxidativo (MUNNS *et al.*, 2010). Algumas espécies, porém, conseguem passar por períodos de estresse utilizando mecanismos bioquímicos que a possibilitam aclimatarem-se às condições de secas ou salinidade. Em outros casos, um maior controle estomático, o enraizamento profundo e maior conteúdo em água na folha conferem ao vegetal uma maior tolerância (PIMENTEL, 2004), como é o caso do feijoeiro comum.

Neste sentido, o desenvolvimento de genótipos tolerantes é visto como uma boa alternativa tendo em vista o impacto da seca nas plantas (BLUM, 2011). Porquanto, para que se obtenha boa produtividade sob condições de falta d'água, é necessário que se promova uma interação entre a pesquisa e o campo, buscando uma uniformização da linguagem e dos termos científicos utilizados, onde muitas vezes a dinâmica dos ensaios laboratoriais é diferente dos eventos do campo (PASSIOURA, 2007). Além disso, é necessário que haja um maior entendimento dos processos fisiológicos básicos e uma maior conexão entre manipulação genética e aplicação prática (SINCLAIR, 2011).

4.4 Resposta do feijoeiro comum ao déficit hídrico

O feijoeiro comum é considerado uma leguminosa de grão bastante sensível à falta d'água, sendo esse estresse abiótico o principal causador da redução da produtividade da cultura (POLANIA *et al.*, 2016). Dentre as diferentes causas desta redução de produtividade, há uma redução acentuada da assimilação de CO₂ (A) devido ao fechamento estomático ou por efeitos diretos sobre as reações bioquímicas da fotossíntese (FLEXAS *et al.*, 2006; 2002). Ao ser comparado com outras leguminosas de grão como a soja, o feijoeiro comum apresenta uma sensibilidade muito grande à seca, apresentando redução da taxa fotossintética mesmo sob déficit hídrico moderado (-0,5 a -0,8 MPa) (SANTOS *et al.*, 2009). De acordo com a literatura, a seca é responsável por modificações bioquímicas, morfológicas e fisiológicas (CHAVES *et al.*, 2013; GARG *et al.*, 2012; ROSALES *et al.*, 2013; RUIZ-NIETO *et al.*, 2015; TRUJILLO *et al.*, 2013; ZLATEV, 2013). Quando a seca ocorre na fase de polinização, é comum ocorrer aborto das estruturas reprodutivas, sendo este fenômeno irreversível, o que leva à uma redução do rendimento da cultura, mesmo que chuvas adequadas retornem durante o restante do período de enchimento de grãos (BOYER *et al.*, 2013; BOYER; MCLAUGHLIN, 2007, PASSIOURA, 2012).

Segundo Petry *et al* (2015), no caso do feijão comum, o consumo humano gira em torno de 20 a 66 kg per capita/ano em algumas regiões do Brasil e da África, respectivamente. Entretanto, podem ocorrer severas quedas na produção caso a seca se desenvolva em locais de plantio, chegando a reduções de mais de 60% nos continentes sul americano e africano (MCCLEAN *et al.* 2011). De acordo com Chastain *et al* (2014), a assimilação fotossintética é fortemente influenciada pela condutância estomática (g_s) que, por sua vez, é reduzida pela supressão da disponibilidade de água no solo. Nesse sentido, o uso conservativo da água disponível através de um maior controle estomático ou sistema radicular mais profundo permitem uma maior disponibilidade de água para uso durante o florescimento e, essencialmente, no enchimento de grãos. As estratégias utilizadas pelos vegetais para mitigação dos efeitos da seca vão desde a manutenção de alto potencial de água de base na folha durante a seca através de um maior controle estomático (PIMENTEL; LAFFRAY; LOUGUET, 1999a), até modificações na morfologia da planta, como: tamanho e profundidade da raiz; bem como na condutividade hidráulica radicular, na capacidade de armazenamento de carboidrato e de mobilização de reservas (BEEBE *et al.* 2013).

Segundo Cuellar-Ortiz (2008), ao avaliar dois genótipos de feijoeiro comum, foi observado que sob seca terminal, a fração de amido foi maior nas vagens no início do

enchimento de grãos no genótipo resistente à seca quando comparado genótipo sensível, concluindo que uma maior capacidade de translocação de carbono para as vagens é uma característica desejável para adaptação a seca. Em espécies tolerantes a seca, podem ocorrer modificações bioquímicas e morfológicas marcantes em resposta ao déficit hídrico, sendo a tolerância do feijoeiro comum ao déficit hídrico dependente do maior desenvolvimento do sistema radicular e maior controle estomático (PIMENTEL, 2006).

Quanto ao controle estomático, genótipos como o A222 e A320 apresentam um rápido fechamento estomático sob desidratação, o que permite a manutenção de um potencial de água de base na folha mais alto, ou seja, um maior conteúdo em água na folha (PIMENTEL *et al.*, 1990, PIMENTEL e PÉREZ, 2000; SANTOS *et al.*, 2009b). Outra característica desejável foi observada no genótipo BAT 477, cuja adaptação está ligada ao maior desenvolvimento do sistema radicular (BEEBE *et al.*, 2013). De acordo com Rao *et al.*, (2006), ao avaliarem 15 genótipos de feijoeiro comum cultivados em tubos de solo sob condições de déficit hídrico, observou-se que, dentre outras linhagens, o BAT 477 apresentou enraizamento profundo, indicando uma maior capacidade de desenvolvimento da raiz principal, além do desenvolvimento de raízes laterais mais vigorosas. A tolerância a altas temperaturas também contribui com uma maior adaptação à seca, visto que, na maioria dos casos, os dois eventos (seca e altas temperaturas) estão ligados (LEVITT *et al.*, 1980). Ademais, sabe-se que as vias de transdução de sinais para a tolerância sob os dois eventos são próximas (PIMENTEL, 2004). Nessas condições, o genótipo Diplomata se destaca por ser tolerante não só a altas temperaturas, como a seca (MACEDO *et al.*, 2019), além de alta condutância mesofílica (g_m), o que contribui para uma alta difusão de CO₂ para os sítios de carboxilação (PIMENTEL *et al.*, 2013).

Além dessas características, uma maior densidade de tricomas, maior alocação de carbono para as raízes e menor número de estômatos podem propiciar uma maior adaptação à seca (MO *et al.*, 2016). Dentre outras respostas à seca, estão a modificação da refletância espectral e da fluorescência devido a alterações bioquímicas e no sistema de captação de luz causadas pelo estresse oxidativo (MUNNS *et al.*, 2010); ou até mesmo, a antecipação dos movimentos rotatórios das folhas em relação aos raios solares, ficando paralelas aos raios solares nos momentos de maior Densidade do Fluxo de Fótons Fotossintéticos (DFFF), contribuindo para uma maior tolerância a seca (LIZANA *et al.*, 2006). Segundo Campos e Pham-Thi (2016), é importante considerar a tolerância protoplasmática dos genótipos, uma vez que a seca pode promover mudanças quantitativas e qualitativas dos lipídios membranares, alterando toda estrutura celular.

4.5 Análise da fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* é a emissão de radiação na região do visível (vermelho e vermelho distante) proveniente do retorno do estado excitado das moléculas de clorofila *a* para seu estado basal após receber energia luminosa para o fotossistema I (FS I) (ROHÁČEK *et al.*, 2008). A energia da luz absorvida pelas moléculas de clorofila pode ter três destinos: ser usada na fotossíntese, ser dissipada como calor ou dissipadas como fluorescência – sendo esses processos competitivos entre si. A fluorescência, por sua vez, é proporcional à energia usada na fotossíntese (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Assim, as variações da fluorescência da clorofila *a* funcionam como uma valiosa ferramenta capaz de propiciar uma exploração da quantidade de energia absorvida para a excitação do FS II que, por conseguinte, pode ser usada como energia fotoquímica para a assimilação de CO₂ (ROHÁČEK, 2002).

Em fluorímetros modulados, a luz modulada inicial – conhecida como fluorescência basal (F₀), aplicada após o tecido vegetal ter sido mantido por pelo menos 15 minutos no escuro, é de

baixa intensidade ($<1\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), não induzindo a curva da fluorescência; ou seja, é incapaz de gerar qualquer fluorescência variável. Essa luz, não obstante, é capaz de induzir o nível F_0 , mantendo-o constante. Em seguida, uma segunda luz denominada de actínica – com cerca de $30\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, permite avaliar o potencial fotoquímico fotossintético. Para efetuar as análises das dissipações, uma terceira luz com elevada intensidade luminosa ($>2000\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) é utilizada para reduzir “fechar” os centros de reação. Segundo Buonasera (2011), esta técnica permite a separação dos eventos fotoquímicos e não-fotoquímicos através da análise da extinção de fluorescência com a utilização de pulsos de luz saturantes sobrepostos à radiação actínica contínua.

Com o método do pulso de saturação, permite-se uma análise usando pulsações moduladas de fluorescência e saturação. Neste tipo de medição, a luz de medição é ligada e desligada (pulso modulado) em alta frequência e o detector mede apenas a emissão de fluorescência (BRESTIC e ZIVCAK, 2013; SCHREIBER *et al.*, 1986). Na sequência, a aplicação de um pulso de saturação (PS) (alta intensidade de luz por um curto período (por exemplo $7.500\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 0,7 s) eleva a fluorescência a um valor máximo (F_m).

Posteriormente ao PS, a luz actínica (LA) é ligada. Nesse ínterim, a intensidade da fluorescência (F) aumenta a partir do nível basal e atinge o máximo (platô) sob a intensidade de luz actínica dada (FP). Após poucos segundos, os processos não-fotoquímicos são iniciados em adjuntos à redução dos processos fotoquímicos. Depois de vários minutos, o nível de fluorescência diminui ao nível estacionário (FS). O PS, em todo caso, pode ser ligado repetidamente em curtos intervalos de tempo, permitindo a medição dos valores de F_m' (fluorescência máxima com a amostra adaptada à luz). Com isso, observa-se que o nível de F_m' é menor que F_m – como resultado da redução dos aceptores ao lado do FSII, dando início à extinção não-fotoquímica. Conquanto, de acordo com Baker e Rosenqvist (2004), a literatura sobre análises de fluorescência transientes e os processos de dissipação da fluorescência é muito confusa devido a diversidade de nomenclaturas, sendo frequentemente duplicada.

4.6 Análise da emissão de fluorescência da clorofila *a* em plantas submetidas ao déficit hídrico

Diversas pesquisas têm demonstrado que a análise de fluorescência da clorofila *a* é uma ótima ferramenta para entender melhor o metabolismo fotossintético, inclusive em situações em que plantas estão submetidas a algum tipo de estresse, como altas temperaturas, déficit hídrico e outros fatores bióticos e abióticos (LONGENBERGER *et al.*, 2009). Em função disso, a técnica de análise da fluorescência da clorofila *a* tem sido largamente utilizada nos estudos de ecofisiologia de plantas, devido, principalmente, ao fato de ser não invasiva, simples e de rápida medição – ao contrário das medidas de trocas gasosas de CO_2 e H_2O , as quais requerem pelo menos 20 minutos de aclimação na câmara de medição (BRESTIC e ZIVCAK, 2013). O potencial dos dados referentes à análise da fluorescência está na sua relação com a fotossíntese, uma vez que a luz absorvida pelas plantas que não impulsiona a produção de carboidratos é dissipada como calor ou reemitida como luz na forma de fluorescência. Ademais, os fisiologistas e os melhoristas de plantas têm procurado relacionar as medições de fluorescência e as respostas específicas de cada genótipo ao estresse (BAKER e ROSENQVIST, 2004; LONGENBERGER *et al.*, 2009).

Trabalhos utilizando a técnica de análise da fluorescência da clorofila *a* resultam em uma gama de variáveis geradas pelos aparelhos, possibilitando um maior entendimento da atividade fotossintética da planta, visto que a emissão da fluorescência é diretamente proporcional à energia química gerada para a assimilação de CO_2 pela planta (ROHÁČEK *et al.*, 2008). Dentre essas variáveis, destacam-se algumas, como: o rendimento quântico máximo do fotossistema II

(F_v/F_m), obtido adaptando a planta ao escuro por pelo menos 20 minutos para que se mantenha todos os centros de reação abertos (oxidados), sendo, portanto, o mais frequentemente utilizado como indicador de fotoinibição ou injúrias causadas ao FSII (ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008), servindo também para quantificar a máxima capacidade dos centros de reação do FSII, com valores entre 0,75 e 0,85 encontrados para a maioria das espécies vegetais saudáveis (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Porém, vale ressaltar que essa variável é menos sensível às variações das condições ambientais instantâneas, diferentemente da taxa de transporte de elétrons (ETR), que funciona como medição da atividade fotoquímica atual dos fotossistemas e não do rendimento quântico máximo, como é o caso da F_v/F_m (SANTOS *et al.*, 2009b). Já o rendimento quântico máximo efetivo do fotossistema II (ϕ_{PSII}) é uma variável usada para medir a proporção de luz absorvida pela clorofila associada ao FSII usada realmente na fotossíntese, tendo a diminuição destes valores relação com o fechamento dos centros de reação e com os processos de extinção de energia na forma de calor (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Segundo Zlatev (2009), ao observar o comportamento de plantas de trigo sob seca, foi observado que o dano fotoinibitório ao FSII pode ser um efeito secundário da seca. Seus dados estão em concordância com a declaração de Baker e Horton (1987); Genty *et al.*, (1989) ao afirmarem que a maior parte da extinção nas folhas estressadas é devido à dissipação não-fotoquímica (q_n) revertendo processos, pois, como revelado, a quinona A (Q_A) foi mantida em um estado altamente reduzido durante todo o resfriamento. Este mesmo trabalho revela que a cv. Katia mostrou uma maior tolerância à seca no que diz respeito atividade fotossintética, uma vez que a variável F_v/F_m foi mantida. Ademais, tanto o ϕ_{PSII} quanto a dissipação fotoquímica (q_p) foram significativamente menos afetados que no outro genótipo.

Outra variável de grande importância é a dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ), pois esta reflete o rendimento quântico para dissipação de energia por processo ativo e organizado para evitar a fotoinibição (KRAMER *et al.*, 2004). Além disso, está associada à acidificação do lúmen dos tilacoides como resultado da indução luminosa após a paralisação do transporte de elétrons como consequência da redução dos aceptores finais da cadeia transportadora de elétrons (KANAZAWA e KRAMER, 2002). O NPQ, nesse sentido, estima a dissipação não-fotoquímica alternativa de F_m a F_m' e monitora a constante aparente taxa de perda de calor do FSII, sendo calculada por $(F_m/F_m') - 1$ (BAKER, 2008). Este mecanismo, juntamente com o ciclo das xantofilas, a fotofosforilação pseudocíclica e a fotorrespiração, é considerado um processo fotoprotetor, pois elimina o excesso de energia de excitação dentro de complexos contendo clorofila e reduz a probabilidade de formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) – as quais são extremamente prejudiciais à célula vegetal. Essas espécies reativas de oxigênio, por sua vez, são induzidas por uma redução excessiva do acceptor primário do FSII, Q_A da plastoquinona, ou pela recombinação de carga entre o lado acceptor e doador do FSII (ARO; VIRGIN; ANDERSSON, 1993). Contudo, segundo Murata *et al.*, (2012), as EROs não promovem diretamente danos aos centros de reação do FSII, mas inibem a reparação do próprio FSII através da paralisação da síntese de proteínas, acarretando na fotoinibição do FSII. Segundo Demmig-Adams e Adams (2006) o NPQ compete tanto com a fluorescência quanto com dissipação fotoquímica, atuando como um mecanismo de segurança para dissipar níveis substanciais de energia de excitação da clorofila a depender das condições e da espécie predominante. No entanto, a redução do NPQ se dá de forma mais lenta, visto que os processos protetores de dissipação não-fotoquímicos permanecem ativos, como o ciclo das xantofilas, por exemplo (HORTON *et al.*, 1996).

A q_p , por outro lado, está relacionada com a conversão de energia fotoquímica (ROHÁČEK, 2002), servindo como uma indicação da proporção de centros de reação do FSII que estão abertos (oxidados) (MAXWELL e JOHNSON, 2000). Em contraposição, a q_n reflete os diversos processos de natureza não-fotoquímica para limitar a fotoinibição, tais como:

geração de calor, aumento do gradiente de prótons, regulação da síntese de ATP ou mudanças conformacionais causadas pelo excesso de radiação luminosa (ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008). A dessecação também pode reduzir a intensidade da F_0 , encurtando a curva de fluorescência, como foi visto por Yamakawa *et al.*, (2018; 2012). Ademais, ainda segundo Yamakawa (2012), foi observado que a extensão da NPQ se saturou sob uma menor intensidade de iluminação em uma das espécies de musgo estudada, sugerindo um maior tamanho da antena FSII.

Dentre todas as variáveis expostas anteriormente, o rendimento F_v/F_m é a variável mais frequentemente utilizada como indicadora de fotoinibição ou qualquer outro tipo de lesão causada aos complexos FSII (ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008). Ela quantifica o rendimento quântico máximo (capacidade) do FSII pelos centros de reação abertos. Para plantas estressadas e/ou plantas danificadas, o F_v/F_m é notadamente reduzido, como no caso da seca (Macedo *et al.*, 2019). Além disso, seu valor também pode ser reduzido devido a emissão de fluorescência do fotossistema I (FSI) interferindo na variável F_0 (FRANCK *et al.* 2002). Cabe, entretanto, destacar que a seca moderada associada ao fechamento estomático, por si só não resulta em um declínio substancial do F_v/F_m (BAKER; ROSENQVIST, 2004). De acordo com Murchie e Lawson, (2013), pode ocorrer uma recuperação da fotoinibição diurna, representada pela reposição dos valores iniciais de F_v/F_m .

Ao considerarmos que a NPQ é uma variável frequentemente utilizada como um indicador do excesso de energia radiante dissipada como calor nos complexos antenas do FS II, para atenuar o efeito fotoinibitório, tendo a atividade do ciclo das xantofilas uma correlação com o valor dessa variável (MURCHIE e LAWSON, 2013; TIETZ *et al.*, 2017), podemos afirmar que a NPQ funciona como um fotoprotetor – removendo o excesso de energia e evitando os danos causados pela produção de EROs – a partir da incorporação dos elétrons liberados na fotólise da água na molécula de oxigênio à medida em que os fotossistemas tornam-se reduzidos não incorporando, portanto, os elétrons da fotólise da água (MURCHIE e LAWSON, 2013). Segundo Santos *et al.*, (2009b), ao observarem genótipos de feijoeiro comum sob déficit hídrico, houve um aumento significativo dos valores de NPQ quando comparados à plantas bem hidratadas. Esse fato sugere que o aumento nos valores da NPQ pode servir como um mecanismo de adaptação ao estresse oxidativo causado pelo excesso de luminosidade e intensificado pelo estresse por déficit hídrico (LONGENBERGER *et al.*, 2009); o que possibilita, nesse sentido, sua utilização no monitoramento de aclimatação à diferentes condições (RUBAN, 2016). Ademais, o NPQ também reflete uma diminuição no tamanho do complexo antena (TIETZ *et al.*, 2017; ROHÁČEK; SOUKUPOVA; BARTAK, 2008), conforme a espécie vegetal (RUBAN, 2016).

4.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANJUM, S.A.; XIE, X.; WANG, L.; SALEEM, M.F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, v. 6, n. 9, p. 2026-2032, 2011.

ARO, E. M., VIRGIN, I.; ANDERSSON, B. Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys. Acta* 1143, 113–134, 1993.

ASFAW, A. Breeding for Drought Tolerance by Integrative Design: The Case of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Ethiopia, PhD Dissertation of Wageningen University, the Netherlands, 2011.

ASSEFA, T; MAHAMA, A.A; BROWN, A.V; CANNON, E.K.S; RUBYOGO, J.C; RAO, I.M; BLAIR, M.W; CANNON, S.B. A review of breeding objectives, genomic resources, and marker-assisted methods in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Mol Breeding, 39: 20, 2019.

ASSEFA, T.; • WU, J.; • BEEBE, S.E.; RAO, I.M.; MARCOMIN, D.; CLAUDE, R.J. Improving adaptation to drought stress in small red common bean: phenotypic differences and predicted genotypic effects on grain yield, yield components and harvest index. Euphytica, v. 203 p. 477–489, 2015.

AYDI, S.S.; AYDI, S.; GONZALEZ, E.; ABDELLY, C. Osmotic stress affects water relations, growth, and nitrogen fixation in *Phaseolus vulgaris* plants. Acta Physiol Plant, v. 30, p. 441–449, 2008.

BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. Annual Review of Plant Biology. Vol. 59:89-113, 2008.

BAKER, N. R.; P. HORTON. Chlorophyll fluorescence quenching during photoinhibition. In: KYLE, D. J., C. B. OSMOND, and C. J. ARNTZEN (eds.): Photoinhibition, pp. 145-168. Elsevier Sci. Publ., The Netherlands, 1987.

BAKER, N.R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany, V. 55, N. 403, p. 1607–1621, 2004.

BARROS, R.N.; OLIVEIRA, L.B.; BARROS, W.M.; MÉDICI, L.O.; PIMENTEL, C. Interaction of biological nitrogen fixation with sowing nitrogen fertilization on common bean in the two seasons of cultivation in Brazil. Journal of Plant Nutrition v. 41, N. 6, p. 774–781, 2018.

BEEBE, S.E. Common bean breeding in the tropics. Plant Breed Rev., v. 36, p. 357–426, 2012.

BLUM, A. Drought resistance and its improvement. Berlin: Springer-Verlag, 2011.

BORÉM, A.; CARNEIRO, J.E.S. A cultura. In: VIEIRA, C.; PAULA JUNIOR, T. J.; BORÉM, A. (Eds.). Feijão 2ª edição atualizada e ampliada. Viçosa: UFV. p.13-18, 2006.

BOYER, J.S. Drought decision-making. Journal of Experimental Botany, v. 61, n. 13, p. 3493-3497, 2010.

BOYER, J.S.; BYRNE, P.; CASSMAN, K.G.; COOPER, M.; DELMER, D.; GREENE, T.; GRUIS, F.; HABBEN, F.; HAUSMANN, N.; KENNY, N.; LAFITTE, R.; PASZKIEWICZ, S.; PORTER, D.; SCHLEGEL, A.; SCHUSSLER, J.; SETTER, T.; SHANAHAN, J.; SHARP,

R.E.; VYN, T.J.; WARNER, D.; GAFFNEY, J. The U.S. drought of 2012 in perspective: A call to action. *Global Food Security*, v. 2, p. 139–143, 2013.

BRESTIC M.; ZIVCAK M. PSII Fluorescence Techniques for Measurement of Drought and High Temperature Stress Signal in Crop Plants: Protocols and Applications. *Molecular Stress Physiology of Plants*. p.87-131, 2013.

BUONASERA, K.; LAMBREVA, M.; REA, G.; TOULOUPAKIS, E.; GIARDI, M.T. Technological applications of chlorophyll *a* fluorescence for the assessment of environmental pollutants. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 401:1139, 2011.

CAMPOS, P.S.; PHAM-THI, A. Correlation between total lipids, linolenic acid and membrane injury under PEG-induced dehydration in leaves of *Vigna* genotypes differing in drought resistance. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, v. 28, n.7, p. 485-492, 2016.

CHASTAIN, D.R.; SNIDER, J.L.; COLLINS, G.D.; PERRY, C.D.; WHITAKER, J.; BYRD, S.A. Water deficit in field-grown *Gossypium hirsutum* primarily limits net photosynthesis by decreasing stomatal conductance, increasing photorespiration, and increasing the ratio of dark respiration to gross photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, V. 171, (17), p. 1576-1585, 2014.

CONAB 2020. Disponível em: http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/15_07_09_08_59_32_boletim_graos_julho_2019.pdf.

CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, n. 103, p. 551–560, 2009.

CHAVES, M.M.; MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S. Understanding plant response to drought-from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol* v. 30, p. 239-64, 2003.

CUELLAR-ORTIZ, S.M.; ARRIETA-MONTIEL, M.P.; ACOSTA-GALLEGO, J.; COVARRUBIAS, A.A. Relationship between carbohydrate partitioning and drought resistance in common bean. *Plant, Cell and Environment*. V. 31, p. 1399–1409, 2008.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol*. 172(1):11-21, 2006.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). SILVA, O.F., WANDER, A.L. O feijão-comum no Brasil: Passado, presente e futuro. - Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão. 63 p., 2013.

FAO (2012) World water day 2012: water and food security. FAO water. Disponível em: <http://www.fao.org/nr/water/news/wwd12.html>> Acesso em: 14 Junho 2016.

FLEXAS, J., BOTA, J., GALMÉS, J., MEDRANO, H., RIBAS-CARBÓ, M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant*. v. 127, p. 343–352, 2006.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ Plants: Stomatal and Non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, v. 89, p. 183-189, 2002.

GARG, B.; LATA, C.; PRASAD, M. A study of the role of gene *tamyb2* and an associated snp in dehydration tolerance in common wheat. *Mol Biol Rep.*, v. 39, p. 10865-10871, 2012.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.-M.; BAKER, N.R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, p. 87-92, 1989.

GRAHAM, P.H.; RANALLI, P. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L). *Field Crops Res.* v.53, p.131–146, 1997.

HORTON, P.; RUBAN, A.V.; WALTERS, R. G. Regulation of light harvesting in green plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.* N. 47, p. 655-684, 1996.

KANASAWA, A.; KRAMER, D. M. In vivo modulation of nonphotochemical exciton quenching (NPQ) by regulation of the chloroplast ATP synthase. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 12789-12794, 2002.

KRAMER, D. M.; JOHNSON, G.; KIIRATS, O.; EDWARDS, G. E. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research* 79: 209–218, 2004.

LAWLOR, D.W. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *Journal of Experimental Botany* v. 64, p. 83–108, 2013.

LEVITT, J., WIBE, H.H., BOYER, J.S., MCWILLIAM, J.R., RICHIE, J.T., BLUM, A., BIDINGER, J.: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress: summary and synthesis. - In: N.C.T. and P.J. Kramer (eds): *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress.*, Wiley Interscience, New York, 437- 456, 1980.

LIZANA, C.; WENTWORTH, M.; MARTINEZ, J.P.; VILLEGAS, D.; MENESES, R.; MURCHIE, E.H.; PASTENES, C.; LERCARI, B.; VERNIERI, P.; HORTON, P.; PINTO, M. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress, I. Effects of drought on yield and photosynthesis, *J Exp. Bot.* v. 57 n. 3, p. 685-697, 2006.

LONGENBERGER, P.S.; SMITH, C.W.; DUKE, S.E.; MCMICHAEL, B.L. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton. *Euphytica* 166, p. 25–33, 2009.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll Fluorescence: a practical guide. *J Exp Bot* n.55, p.659–668, 2000.

MCCLEAN, P.E.; BURRIDGE, J.; BEEBE, S.; RAO, I.M.; PORCH, T.G. Crop improvement in the era of climate change: an integrated, multi - disciplinary approach for common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Functional Plant Biology*, v. 38, v. 927–933, 2011.

MO, Y.; YANG, R.; LIANHONG, L.; GU, X.; YANG, X.; WANG, Y.; ZHANG, X.; LI, H. Growth, photosynthesis and adaptive responses of wild and domesticated watermelon genotypes to drought stress and subsequent re-watering. *Plant Growth Regul.*, v. 79, p. 229–241, 2016.

MUNNS, R.; JAMES, R.A.; SIRALUT, X.R.R.; FURBANK, R.T.; JONES, H.G. New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. *Journal of Experimental Botany*, v. 61, n. 13, p. 3499 - 3507, 2010.

MURATA, N.; ALLAKHVERDIEV, S. I.; NISHIYAMA, Y. The mechanism of photoinhibition in vivo: re-evaluation of the roles of catalase, α -tocopherol, non-photochemical quenching, and electron transport. *Biochim. Biophys. Acta* 1817, 1127–1133, 2012.

MURCHIE, E.H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J Exp Bot.* N. 13, p. 3983-98, 2013.

PASSIOURA, J.B. Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? *Functional Plant Biology*, v. 39, p. 851–859, 2012.

PASSIOURA, J.B. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives. *Journal of Experimental Botany*, v. 58, n. 2, p. 113–117, 2007.

PETRY, N.; BOY, E.; WIRTH, J.P.; HURRELL, R.F. Review: The Potential of the Common Bean (*Phaseolus vulgaris*) as a Vehicle for Iron Biofortification. *Nutrients*, 7, 1144-1173, 2015.

PIMENTEL, C. Efficiency of nutrient use by crops for low input agro-environments. In: Focus on plant agriculture 1. Nitrogen nutrition in plant productivity (Eds. Singh, R.P., Shankar, N. and Jaiwal, P.W.) Studium Press, p. 277-328, 2006.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Seropédica, RJ Edur, 2004. 191p.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris* L. *Physiology Plantarum, Scandinavica*, v. 106, p. 184-198, 1999a.

PIMENTEL, C.; HÉBERT, G.; VIEIRA, S. J. Effects of drought on O₂ evolution and stomatal conductance of beans at the pollination stage. *Environmental and Experimental Botany, Florença*, v. 42, p. 155-162, 1999b.

PIMENTEL, C.; JACOB NETO, J.; GOI, S.R.; PESSANHA, G.G. Efeito do estresse hídrico em genótipos de *Phaseolus vulgaris* L., em simbiose com o *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli*. *Turrialba*, v.40, p.521-526, 1990.

PIMENTEL, C.; PEREZ, J. DE LA CRUZ. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. *Pesq. Agropec. bras.*, Brasília, v. 35, n. 1, p. 31-39, 2000.

PIMENTEL, C.; RIBEIRO, R.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. In vivo temperature limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. *Environmental and Experimental Botany*, 91, p. 84–89, 2013.

POLANIA, J.A.; POSCHENRIEDER, C.; BEEBE, S.; RAO, I.M. Effective Use of Water and Increased Dry Matter Partitioned to Grain Contribute to Yield of Common Bean Improved for Drought Resistance. *Front. Plant Sci*, v. 7, n. 660, 2016.

RAMOS, M. L. G; PARSONS R.; SPRENT J. I.; JAMES, E. K. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, v. 38, n. 3, p. 339-347, 2003.

RAO, I. M.; POLANIA, J.; GARCIA, R.; BEEBE, S. Development of a greenhouse soil tube method to quantify phenotypic differences among advanced lines in root development and distribution under drought stress, in *Annual Report 2006. Project IP- 1: Bean Improvement for the Tropics* (Cali, Colombia: CIAT), p. 19–25, 2006.

REICHERT, J.M.; RODRIGUES, M.F.; AWE, G.O.; RIQUELME, U.F.B.; KAISER, D.R.; REINERT, D.J. Common bean in highly variable weather conditions, on sandy soils, and food security in a subtropical environment. *Food and Energy Security*, n. 4, v. 3, p. 219–237, 2015.

ROHÁČEK, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, v. 40, n. 01, p. 13-29, 2002.

ROHÁČEK, K.; SOUKUPOVA, J.; BARTAK, M. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. In: Schoefs B (Ed) *Plant cell compartments – selected topics*. Research Signpost, Trivandrum, 2008.

ROSALES, M.A.; CUELLAR-ORTIZ, S.M.; ARRIETA-MONTIEL, M. LA PAZ; ACOSTA-GALLEGOS, J.; COVARRUBIAS, A.A. Physiological traits related to terminal drought resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J Sci Food Agric*, v. 93, p. 324–331, 2013.

RUBAN, A.V. Nonphotochemical Chlorophyll Fluorescence Quenching: Mechanism and Effectiveness in Protecting Plants from Photodamage. *Plant Physiol*. V. 170, N. 4, p. 1903–1916, 2016.

RUIZ-NIETO, J. E., AGUIRRE-MANCILLA, C. L., ACOSTA-GALLEGOS, J. A., RAYA-PÉREZ, J. C., PIEDRA-IBARRA, E., VÁZQUEZ-MEDRANO, J., & MONTERO-TAVERA, V. Photosynthesis and chloroplast genes are involved in water-use efficiency in common bean. *Plant Physiology and Biochemistry*, 86(1), 166-173, 2015.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *Biologia Plantarum*, v. 53, n. 2, p. 229-236, 2009b.

SCHREIBER, U. Detection of rapid induction kinetics with a new type of high frequency modulated chlorophyll fluorometer. *Photosynth Res* 9: 261–272, 1986.

SINCLAIR, T.R. Challenges in breeding for yield increase for drought. Trends in Plant Science, v. 16, n. 6, 2011.

SINGH, M.; BISHT, I.S.; DUTTA, M. Broadening the genetic base of grain legumes. Springer New Delhi Heidelberg New York Dordrecht London, 2014.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.M.; MURPHY, A. Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal. Artmed, 6ª ed. Porto Alegre-RS, 888 p. 2017.

TIETZ, S.; HALL, C.C.; CRUZ, J.A.; KRAMER, D.M. NPQ(T): a chlorophyll fluorescence parameter for rapid estimation and imaging of non-photochemical quenching of excitons in photosystem-II-associated antenna complexes. Plant Cell Environ. 40 (8), p. 1243-1255, 2017.

TRUJILLO, I.; RIVAS, M.; CASTRILLO, M. Leaf recovery responses during rehydration after water deficit in two beans (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. Journal of Plant Interactions, v. 8, n. 4, 360 - 369, 2013.

WILHITE, D.A.; SVOBODA, M.D.; HAYES, M.J. Understanding the complex impacts of drought: A key to enhancing drought mitigation and preparedness. Water Resour Manage, v.21, p.763-774, 2007.

YAMAKAWA, H.; VVAN STOKKUM, I.H.M.; HEBER, U.; ITOH, S. Mechanisms of drought-induced dissipation of excitation energy in sun- and shade-adapted drought-tolerant mosses studied by fluorescence yield change and global and target analysis of fluorescence decay kinetics. Photosynthesis Research, v. 135, p. 285–298, 2018.

YAMAKAWA H, FUKUSHIMA Y, ITOH S, HEBER U. Three different mechanisms of energy dissipation of a desiccation-tolerant moss serve one common purpose: to protect reaction centres against photo-oxidation. J Exp Bot 63, p. 3765–3776, 2012.

ZLATEV, Z.S. Drought-induced changes and recovery of photosynthesis in two bean genotypes (*Phaseolus vulgaris* L.). Emir. J. Food Agric. V.25 (12), p. 1014-1023, 2013.

ZLATEV, Z.S. Drought-Induced Changes in Chlorophyll Fluorescence of Young Wheat Plants. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 23: sup1, p. 438-441, 2009.

5 CAPÍTULO I

RESPOSTAS DE TRÊS GENÓTIPOS DE FEJJOEIRO COMUM SOB SECA CULTIVADOS EM CASA DE VEGETAÇÃO

RESUMO

A produtividade agrícola é comumente afetada pela redução da disponibilidade de água para as culturas, sobretudo as mais sensíveis. Nesse sentido, a utilização de materiais que obtenham um maior rendimento sob condições de escassez de água, tornou-se fruto de estudo para os que buscam mitigar os efeitos da seca. No ano de 2017, foi realizado um ensaio em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ). O experimento foi conduzido em vasos de 10 L, sob uma densidade de fluxo de fótons fotossintetizantes (DFFF) média de $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, utilizando-se um Latossolo vermelho-amarelo, com três genótipos de feijoeiro comum (A285, A222 e Diplomata), em um delineamento inteiramente casualizado. O déficit hídrico, por sua vez, foi imposto por oito dias até que o potencial de água de base na folha (Ψ_a) de um dos genótipos atingisse $-1,5 \text{ MPa}$, considerado um limite para a recuperação do feijoeiro. Nessas condições, foram avaliados o Ψ_a , a fluorescência da clorofila *a* e o conteúdo de proteínas solúveis foliares desses três genótipos de feijoeiro comum. Sob estresse hídrico severo, o genótipo termotolerante Diplomata manteve valores significativamente mais altos de Ψ_a , rendimento quântico máximo (F_v/F_m) e rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}) do fotossistema II (FSII) e de dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) que o A285 e o A222. Entre estas variáveis, os dados do F_v/F_m apresentaram diferenças capazes de promover uma discriminação entre as respostas dos genótipos, mesmo quando medidas à noite. Em seguida, a diferença entre o F_v/F_m medido após o pôr do sol menos o F_v/F_m medido ao amanhecer no mesmo dia (dia $\Delta F_v/F_m$) e a diferença entre F_v/F_m ao amanhecer menos F_v/F_m após o pôr do sol do dia anterior (noite $\Delta F_v/F_m$) foram avaliados. Tanto o dia $\Delta F_v/F_m$ quanto o noite $\Delta F_v/F_m$ foram significativamente maiores para o genótipo Diplomata sob estresse hídrico comparado aos demais genótipos. No final do ciclo, as plantas estressadas do genótipo Diplomata apresentaram rendimento significativamente maior em comparação aos demais genótipos. Desta forma, o genótipo termotolerante Diplomata também demonstrou tolerância à seca, sendo o uso da análise de fluorescência do dia $\Delta F_v/F_m$ e do noite $\Delta F_v/F_m$ capazes de discriminar a tolerância entre os genótipos e indicar a necessidade de reidratação.

Palavras-chave: tolerância, resposta, rendimento, *Phaseolus vulgaris* L.

ABSTRACT

The agricultural productivity is commonly affected by reduced availability of water to crops, especially the more sensitives. In this sense, the use of materials that obtain a greater yield under conditions of scarcity of water, has become a study fruit for those who seek to mitigate drought effects. In 2017, an essay was carried out in a greenhouse of Crop Science Department of Federal Rural University of Rio de Janeiro (UFRRJ). The essay was carried out in 10 L pots, under an average photosynthetic photon flux density (PPFD) of $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, using a Kanhapudalf soil, with three common bean genotypes (A285, A222 and Diplomata), in a completely randomized design. The water deficit, in turn, was imposed for eight days until the leaf water potential (Ψ_w) of one of the genotypes reached -1.5 MPa , considered a limit for the recovery of common bean. Under these conditions, the Ψ_w , chlorophyll *a* fluorescence and leaf soluble protein content of these three common bean genotypes were evaluated. Under severe water stress, Diplomata thermotolerant genotype maintained significantly higher values of Ψ_w , maximum quantum yield (F_v/F_m) and effective quantum yield (Φ_{PSII}) of photosystem II (PSII) and alternative non-photochemical quenching (NPQ) comparing to A285 and A222 genotypes. Among these parameters, the F_v/F_m showed more differences that discriminated between responses of the genotypes, even when measured at night. Then the difference between F_v/F_m after sunset minus F_v/F_m at dawn on the same day (day $\Delta F_v/F_m$) and the difference between F_v/F_m at dawn minus F_v/F_m after sunset of the day before (night $\Delta F_v/F_m$) were evaluated. Both the day $\Delta F_v/F_m$ and night $\Delta F_v/F_m$ were significantly higher for the Diplomata genotype under drought compared to the other genotypes. At the end of the cycle, the stressed plants of the genotype Diplomata presented yield significantly higher than the other genotypes. Thus, the thermotolerant genotype Diplomata also showed drought tolerance and the use of $\Delta F_v/F_m$ day fluorescence analysis and night $\Delta F_v/F_m$ was able to discriminate between the tolerances of these genotypes and indicate the need for rehydration.

Key words: tolerance, response, yield, *Phaseolus vulgaris* L.

5.1 INTRODUÇÃO

A existência dos vegetais passa, necessariamente, pelo dilema entre a absorção de carbono atmosférico e a perda de água pela cavidade estomática, uma vez que a aquisição de água é – essencial – para o crescimento e desenvolvimento das plantas (TORABIAN *et al.*, 2018). Consequentemente, levando em consideração que o déficit hídrico pode resultar em uma redução significativa no rendimento de sementes em até 60% da produção mundial de feijão (SOURESHJANI *et al.*, 2019), concluímos que esse estresse abiótico pode ser considerado o principal fator de diminuição da produção de biomassa e produtividade vegetal; sendo, portanto, condição limitante para o desenvolvimento de diversas culturas em áreas de baixa precipitação e/ou onde os sistemas de irrigação são inexistentes. Ademais, a produção de biomassa de parte aérea de culturas com limitação hídrica depende da quantidade de água transpirada. Por conseguinte, para que haja uma otimização do rendimento de grãos sob condições de baixo suprimento hídrico, cerca de 30% dessa água deve estar disponível para uso após o florescimento (AHMEDM *et al.*, 2018). Considerada de maior importância, esta leguminosa cultivada por pequenos produtores da América Latina e parte oriental e sul do continente africano (POLANIA *et al.*, 2016), o feijoeiro representa uma importante fonte de proteínas, fibras e minerais para a dieta humana. O feijoeiro, no entanto, cumpre um papel fundamental na melhoria do solo e do meio ambiente através da fixação simbiótica de nitrogênio. A ocorrência de diferenças significativas de rendimento é, em parte, devido à diferença nos hábitos de crescimento, e nos tamanhos de sementes para grãos de diferentes classes de mercado e pools genéticos (BEEBE, 2012).

Vale, sobretudo, ressaltar que nas últimas décadas tem ocorrido um aumento significativo da temperatura do planeta, impactando diretamente as áreas cultivadas e a produtividade das culturas (LESK *et al.*, 2016; FAO-WATER 2016). A gravidade da situação se estabelece no fato de que este cenário se desenvolve em consonância com o aumento da população mundial e, concomitantemente, da demanda por alimentos. (FAO-WATER 2016). Nesse sentido, este estudo teve como objetivo avaliar a tolerância à seca de três genótipos de feijoeiro comum: o Diplomata, um genótipo termotolerante com alta condutância mesofílica (g_m) (PIMENTEL *et al.* 2013); o Carioca, comumente utilizado no Brasil (SANTOS *et al.* 2006); e o A320, com controle estomático sob seca (PIMENTEL; LAFFRAY; LOUGGET, 1999a) usando medidas do Ψ_a e da fluorescência da clorofila *a*.

5.2 MATERIAL E MÉTODOS

5.2.1 Caracterização da área experimental e do clima

O experimento foi conduzido em vasos de 10 L, em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), no ano de 2017. O clima é classificado como Aw segundo a classificação de Köppen, com verões quentes e chuvosos e invernos secos (22°45'S, 43°41'W, a uma altitude de 40 m). O solo utilizado foi um Latossolo vermelho-amarelo com a seguinte composição a uma profundidade de 0,2 m: pH 5,0, 1,8 cmolc dm⁻³ de Ca, 0,8 cmolc dm⁻³ de Mg, 0,2 cmolc dm⁻³ de Al, 3,6 cmol dm⁻³ de H + Al; 2,3 mg dm⁻³ de P disponível, 72 mg dm⁻³ de K disponível. Durante o déficit hídrico, a temperatura do ar, DPV e o DFFF foram de 27,5 ° C, 1,5 KPa e 850 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente.

5.2.2 Material vegetal e condições de crescimento

O estudo foi realizado com os genótipos A285 e A222 – os dois com bom controle estomático (PIMENTEL; PEREZ; DE LA CRUZ, 2000), e o Diplomata, um genótipo que apresenta alta condutância mesofílica (g_m) e tolerância à altas temperaturas, com alto rendimento sob essas condições (PIMENTEL *et al.* 2013). Todas as sementes foram inoculadas com *Rhizobium tropici*, estirpes BR-322 e BR-520, obtidas da Embrapa, de acordo com as recomendações de Hungria *et al.* (2003). Ademais, cada vaso foi fertilizado com o equivalente a 90 kg ha⁻¹ de P (como superfosfato simples) e 20 kg ha⁻¹ de K (como cloreto de potássio), com adubação complementar equivalente a 40 kg ha⁻¹ de N (como ureia), aplicada 25 dias após a emergência (DAE), segundo Vieira *et al.* (2006).

Os vasos foram irrigados diariamente até o início do tratamento da seca, sendo esta imposta aos 38 DAE, quando as plantas se encontravam no estágio de polinização (pré-florescimento), considerado um estágio sensível à seca (PIMENTEL; LAFFRAY; LUGGET. 1999a; PIMENTEL 1999b). Após oito dias de déficit hídrico, as plantas foram reidratadas até o final do ciclo.

5.2.3 Avaliação do status hídrico

A tensão da água no xilema, considerada equivalente ao Ψ_a , foi medida antes do amanhecer com uma câmara de pressão de Scholander no folíolo central de uma das folhas mais novas e completamente expandidas de três plantas diferentes. Essas medidas foram realizadas a cada dois dias, durante os oito dias de déficit hídrico e durante três dias de reidratação.

5.2.4 Análise da fluorescência da clorofila *a*

As medições da fluorescência da clorofila *a* foram feitas sempre no mesmo folíolo central da folha mais jovem e completamente expandida usando um fluorímetro modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Alemanha), todos os dias de déficit hídrico e durante os três dias de reidratação. Os rendimentos de fluorescência máxima (F_m) e mínima (F_0) foram medidos em folhas adaptadas ao escuro após o pôr do sol, como proposto por Pimentel *et al.* (2005), e antes do amanhecer, usando a fórmula ($F_v = F_m - F_0$) para o cálculo do rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m). Nestas folhas adaptadas ao escuro, o F_0 foi medido sob um feixe de medição modulado de baixa intensidade (<0,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e o F_m foi atingido após um pulso de saturação (18.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 0,3 s, como descrito por Schreiber *et al.* (1994). Nas folhas adaptadas à luz, o rendimento quântico efetivo de FSII (Φ_{PSII}) foi medido como proposto por Maxwell; Johnson (2000), às 10 h, quando a *A* é máxima (Pimentel *et al.*, 1999b); e calculado como $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t)/F_m'$. Além dessas variáveis, o NPQ foi calculado pela fórmula $(F_m - F_m')/F_m'$, e o ETR através da fórmula ($\Phi_{\text{PSII}} \times 0,84 \times 0,5$) (BAKER, 2008).

Para avaliar a intensidade da fotoinibição durante o estresse hídrico e a reidratação, foi utilizada a diferença entre os valores de F_v/F_m medidos após o pôr do sol menos os valores de F_v/F_m medidos imediatamente antes do amanhecer no mesmo dia (dia $\Delta F_v/F_m$), demonstrando assim, a intensidade da fotoinibição durante esse dia. Por conseguinte, a diferença entre o F_v/F_m medida pouco antes do amanhecer menos o F_v/F_m medido após o pôr do sol do dia anterior (noite $\Delta F_v/F_m$) foi usada para avaliar a capacidade de recuperação noturna da fotoinibição do dia anterior.

5.2.5 Conteúdo de proteínas solúveis na folha

Durante o estresse hídrico e a reidratação, o mesmo folíolo central da folha mais jovem totalmente expandida que foi usado para as medidas de fluorescência da clorofila *a* (processo não destrutivo), foi coletado para quantificar o conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF), como proposto por Bradford (1976), usando um espectrofotômetro Spectronic 20+ (Milton Roy, EUA). O CPSF foi avaliado no dia anterior ao estresse hídrico (AE) e após três dias de reidratação (R). As amostras foram coletadas entre 10 h e 11 h, quando a atividade fotossintética é mais alta (PIMENTEL *et al.*, 1999b, SANTOS *et al.* 2009a). Após a coleta, as folhas foram embrulhadas em papel alumínio e armazenadas imediatamente em nitrogênio líquido, sendo posteriormente levadas para o laboratório para análise.

5.2.6 Componentes de produção

Na maturidade fisiológica, aos 94 DAE, foram coletadas três plantas diferentes de cada genótipo (plantas estressadas e plantas irrigadas desde o início do ciclo), considerando que três plantas de cada genótipo foram irrigadas continuamente até o final do ciclo, para avaliação dos componentes de produção: número de vagens planta⁻¹, grãos planta⁻¹ e massa de grãos planta⁻¹.

5.2.7 Modelo experimental e análise estatística

Os potes foram dispostos em um delineamento inteiramente casualizado, com duas plantas por pote, 3 genótipos × 7 amostragens (durante e após o estresse) × 2 tratamentos (déficit hídrico e irrigado) × 3 repetições, totalizando 126. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e quando foram detectadas diferenças significativas, as médias foram comparadas e segregadas pelo teste de Student Newman Keuls a 5% de probabilidade.

5.3 RESULTADOS

Neste estudo, o déficit hídrico foi imposto por oito dias até que o Ψ_a de um dos genótipos atingisse -1,5 MPa, considerado um limite para a recuperação do feijoeiro (BOYER, 1975), sendo então reidratados e avaliados nos primeiros três dias de reidratação e no final do seu ciclo.

5.3.1 Status hídrico da planta sob seca e durante a recuperação

Os valores do Ψ_a dos três genótipos diminuíram durante o déficit hídrico, diferindo estatisticamente apenas no oitavo dia de estresse hídrico e no segundo dia de reidratação (Figura 1), quando o Diplomata apresentou valores do Ψ_a significativamente mais elevados em comparação aos demais genótipos. No oitavo e último dia de estresse, os valores do Ψ_a dos genótipos A285 e A222, quase atingiram -1,5 MPa, valor limiar para a recuperação do feijoeiro e, assim, as plantas foram reidratadas. Após três dias de reidratação, os valores do Ψ_a retornaram aos valores semelhantes aos encontrados em plantas bem irrigadas para todos os genótipos no dia zero, sem diferenças significativas.

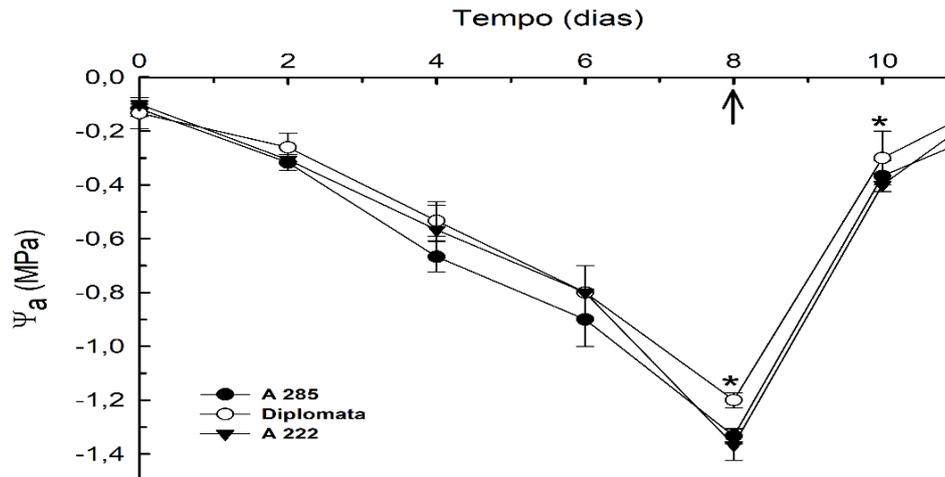


Figura 1. Valores diurnos do potencial de água de base na folha (Ψ_a) dos três genótipos (A285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem três repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).

5.4 Variáveis da fluorescência da clorofila *a* sob seca e durante a reidratação

As medições de fluorescência da clorofila *a* foram feitas sempre na mesma folha mais jovem e totalmente expandida, naturalmente adaptada ao escuro antes do amanhecer e após o pôr do sol, para a obtenção do F_v/F_m ; e adaptada à luz às 10 h, quando *A* é máxima (PIMENTEL *et al.*, 1999), para a obtenção do Φ_{PSII} .

5.4.1 Rendimento quântico máximo do fotossistema II sob seca e durante a reidratação

Foram observados valores médios para F_v/F_m de 0,82 a 0,85 em folhas adaptadas ao escuro nas medidas realizadas antes do amanhecer no dia zero (Figura 2A), o último dia de irrigação antes do déficit hídrico. As diferenças para a variável F_v/F_m medida antes do amanhecer começou no terceiro dia de déficit hídrico, quando os valores do F_v/F_m do Diplomata e do A285 foram significativamente mais elevados em comparação aos do A222 (Figura 2A). Diferenças significativas também foram observadas no quarto e sexto dia, quando os valores de F_v/F_m do Diplomata foram significativamente mais elevados que o do A285 e do A222. No sétimo dia o Diplomata e o A285 apresentaram valores do F_v/F_m significativamente mais elevados quando comparados ao A222. Já no oitavo e último dia de estresse, o Diplomata apresentou valores do F_v/F_m significativamente mais elevados em comparação aos outros dois genótipos, sendo, neste ínterim, os valores do A285 significativamente mais elevados em comparação aos apresentados pelo A222 (Figura 2A). Durante a reidratação, no primeiro, segundo e terceiro dias, foram encontrados valores do F_v/F_m significativamente mais elevados para o Diplomata em relação aos demais genótipos, sendo que terceiro dia os valores do A285 foram significativamente mais elevados em comparação ao A222 (Figura 2A).

Nas medições realizadas após o pôr do sol (Figura 2B), foram observados valores médios para F_v/F_m de 0,80 a 0,83 para folhas adaptadas ao escuro no dia zero, mostrando que não houve efeito fotoinibitório significativo. Durante o estresse hídrico, com uma DFFF em torno de $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, os valores de F_v/F_m apresentaram diferença significativa entre os genótipos estudados apenas no sétimo e oitavo dia de seca. No sétimo dia, o Diplomata e o A285 apresentaram valores do F_v/F_m significativamente mais elevados em comparação ao A222. Já no oitavo e último dia de déficit hídrico, o genótipo Diplomata apresentou valores do F_v/F_m

significativamente maiores que os apresentados pelo A285 e o A222, sendo os valores destes estatisticamente iguais (Figura 2B). Durante a reidratação, o Diplomata e o A285 apresentaram valores do F_v/F_m avaliados após o pôr do sol significativamente elevados quando comparados ao A222 no segundo e no terceiro dia, onde o Diplomata apresentou valores do F_v/F_m medidos após o pôr do sol significativamente mais elevados quando comparado ao A222, enquanto os valores do A285 foram significativamente maiores que o do A222 apenas no segundo dia de reidratação.

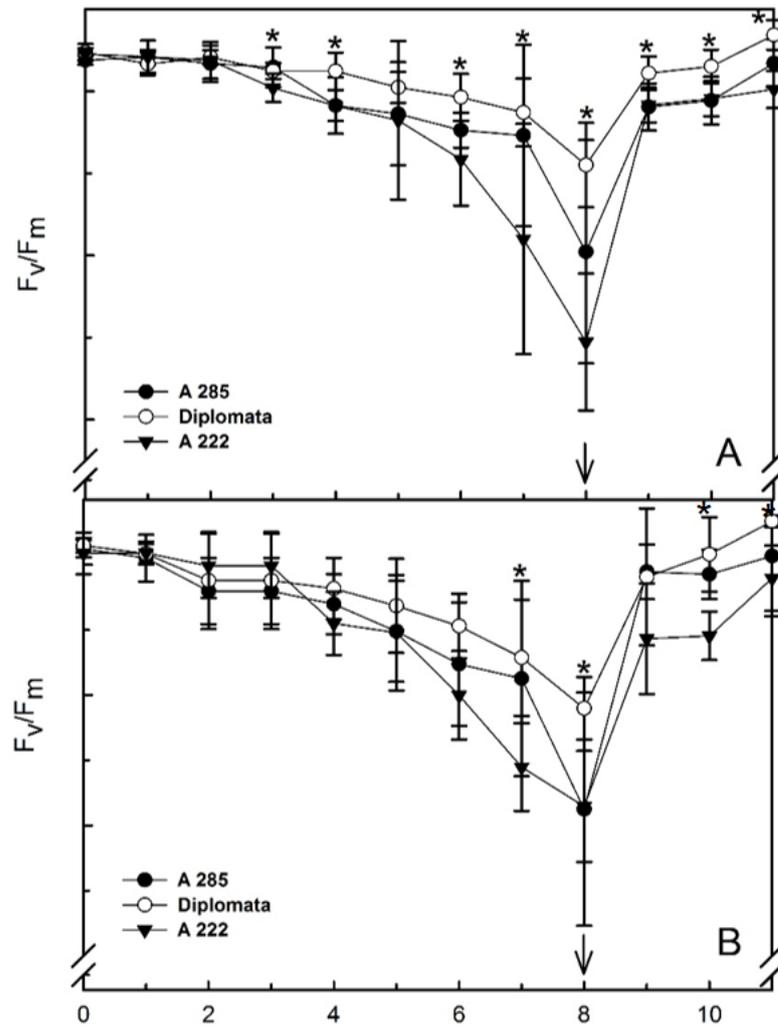


Figura 2. Valores do rendimento quântico máximo do Fotossistema II (F_v/F_m) às 5 horas (a) e às 19 horas (b) dos três genótipos (A285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).

5.4.2 Rendimento quântico efetivo do fotossistema II e dissipação não-fotoquímica sob seca e durante a reidratação.

Em folhas adaptadas à luz, quando observadas plantas bem hidratadas no dia zero, foi constatado que os valores de Φ_{PSII} ficaram em torno de 0,7 para os três genótipos (Figura 3). Em razão dos valores do DFFF, o genótipo Diplomata apresentou valores do Φ_{PSII} significativamente mais elevados quando comparado aos demais genótipos a partir do segundo dia, assim como no quinto, sexto, sétimo e oitavo dia de seca. (Figura 3). Após o início da

reidratação, o Diplomata também apresentou valores do Φ_{PSII} significativamente mais elevados em comparação aos outros dois genótipos no primeiro dia, ao passo que, neste mesmo dia, o A320 não tenha diferido estatisticamente dos valores observados para o A285 (Figura 3). No segundo dia, porém, o Diplomata apresentou valores significativamente mais elevados em comparação aos dois genótipos.

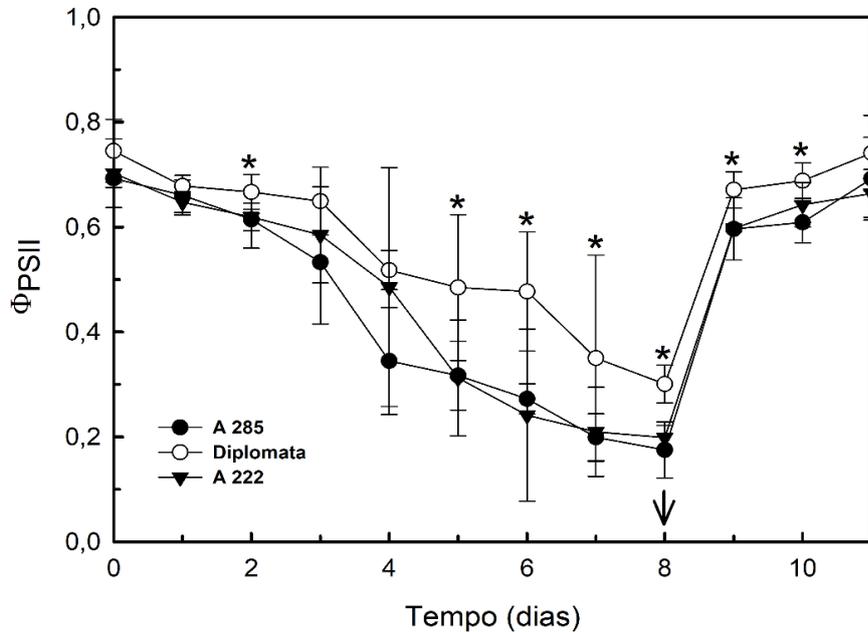


Figura 3. Valores do rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ_{PSII}) às 10 horas dos três genótipos (A285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).

Em contraste, os valores da variável NPQ aumentaram com a imposição do déficit hídrico (Figura 4), provavelmente devido à maior DFFF – que causou a diminuição precoce do Φ_{PSII} e, conseqüentemente, um aumento da NPQ (Figura 4). Ademais, em relação aos valores do Φ_{PSII} (Figura 3), foram observadas maiores diferenças significativas para a NPQ entre os genótipos, mesmo sob estresse leve, a partir do primeiro e segundo dia de imposição do déficit hídrico (Figura 4), quando o A285 apresentou valores da NPQ significativamente maiores que o Diplomata e o A222. No quarto dia de seca, entretanto, o A285 e o Diplomata apresentaram valores da NPQ significativamente mais altos que o A222. Contudo, no oitavo dia de seca o Diplomata apresentou valores da NPQ significativamente mais elevados que o A285 (Figura 4), não diferindo estatisticamente do A222. Ademais, vale salientar que durante o déficit hídrico, o genótipo A285 apresentou um rápido aumento da NPQ no início do estresse e manteve esse valor até o último dia de seca (Figura 4).

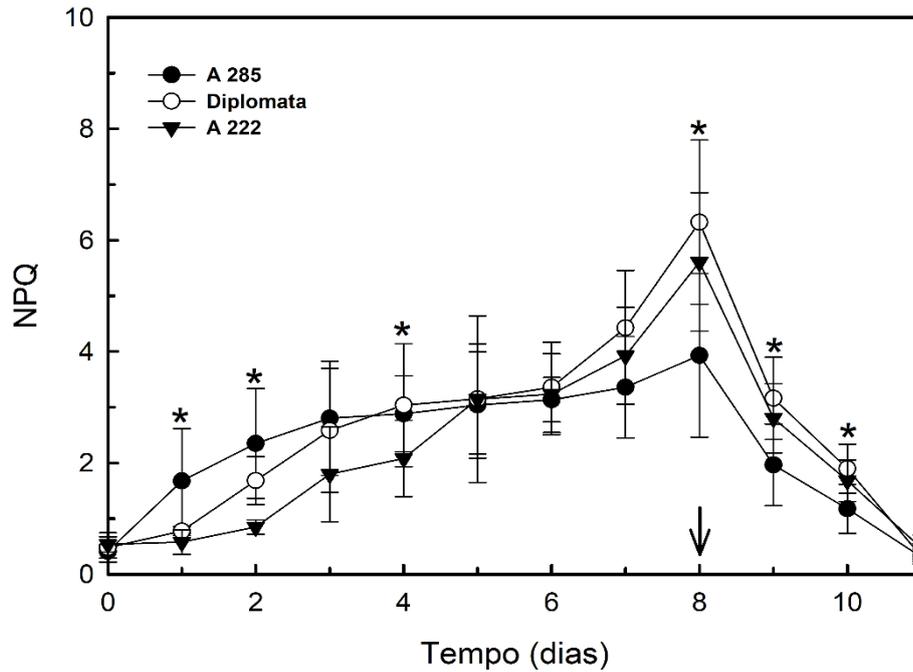


Figura 4. Valores da dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) às 10 horas dos três genótipos (A285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).

5.5 Intensidade da fotoinibição sob seca e na reidratação

Para avaliar a intensidade dos efeitos da fotoinibição nos genótipos usando a variável de fluorescência de clorofila *a* mais estável, a variável F_v/F_m foi medida no escuro (Figura 2), sendo (dia $\Delta F_v/F_m$) a diferença entre seu valor obtido após o pôr do sol menos o valor obtido ao amanhecer no mesmo dia, ou seja, a redução da variável F_v/F_m no decorrer do dia (Figura 5). Foi observado que com aumento da DFFF, os valores do dia $\Delta F_v/F_m$ ficaram abaixo de 0 do primeiro ao último dia de estresse (Figura 5). Por conseguinte, não foram observadas diferenças significativas durante o déficit hídrico, apenas no primeiro e segundo dia de reidratação, quando o genótipo A285 apresentou valores da variável dia $\Delta F_v/F_m$ significativamente mais altos quando comparado ao Diplomata e ao A222. No último dia de reidratação, no entanto, os valores do dia $\Delta F_v/F_m$ foram os mesmos para todos os três genótipos (Figura 5). Desta forma, a análise da variável dia $\Delta F_v/F_m$ pode servir para indicar a intensidade da fotoinibição durante o estresse hídrico, quando os valores do dia $\Delta F_v/F_m$ observados são mais ou menos negativo.

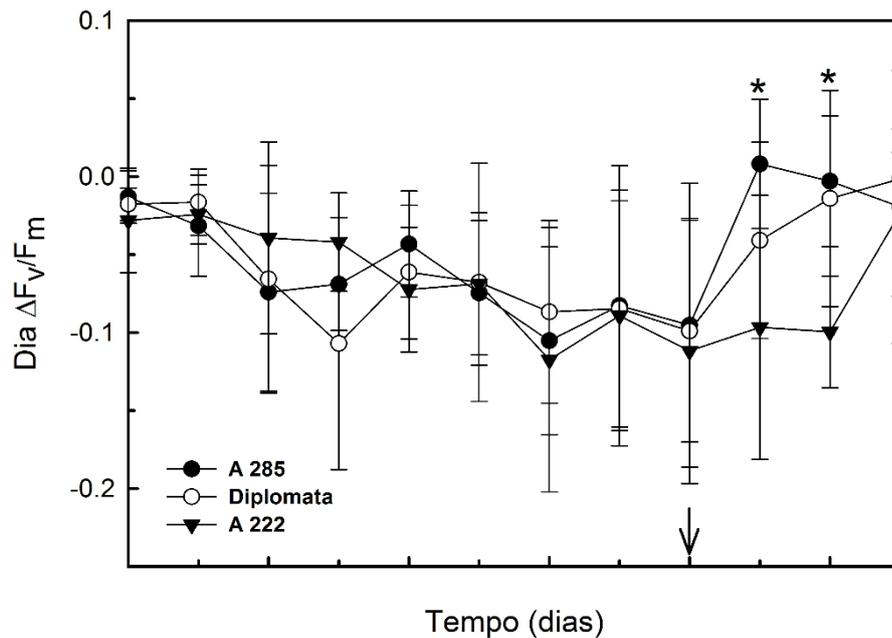


Figura 5. Valores de F_v/F_m (noite) – F_v/F_m (manhã) dos três genótipos (A285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).

5.6 Recuperação da fotoinibição sob seca e durante a reidratação

Os valores de F_v/F_m obtidos antes do amanhecer menos os valores obtidos após o pôr do sol do dia anterior (noite $\Delta F_v/F_m$) foram utilizados para analisar a capacidade de recuperação dos efeitos da fotoinibição decorrentes do dia anterior durante todo o período noturno (Figura 6). Foi observado que o genótipo Diplomata apresentou valores da variável noite $\Delta F_v/F_m$ significativamente mais elevados em comparação aos outros dois genótipos no oitavo dia de estresse hídrico (Figura 6). Além disso, os três genótipos apresentaram valores negativos no oitavo dia de estresse, quando os valores do Ψ_a se aproximaram de -1,5 MPa (Figura 1), indicando, portanto, um valor negativo limiar da variável noite $\Delta F_v/F_m$ para a recuperação de plantas submetidos à desidratação.

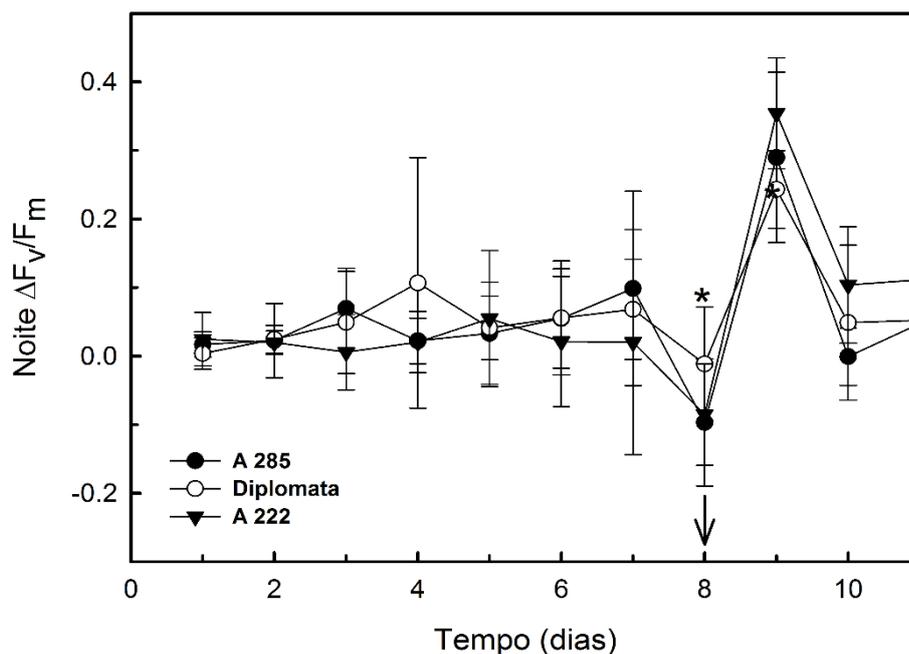


Figura 6. Valores de F_v/F_m (manhã) – F_v/F_m (noite do dia anterior) dos três genótipos (A285, Diplomata e A222) com 8 dias de estresse e 3 dias de reidratação. As médias incluem cinco repetições por tratamento e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os tratamentos (SNK, $P < 0,05$).

5.7 Conteúdo de proteína foliar solúvel

O CPSF foi avaliado antes do estresse hídrico (AE) e após três dias de reidratação (R), com diferenças significativas entre os genótipos (Tabela 1). Foi observado que AE, o genótipo A285 teve um CPSF significativamente maior que os demais genótipos, com o A222 apresentando um CPSF significativamente menor que os outros. Todavia, na coleta R, os três genótipos apresentaram CPSF muito semelhantes, com valores muito próximos ou até superiores aos da coleta AE (Tabela 1). Comparando o CPSF dos genótipos AE, o A285 e o Diplomata demonstraram maior CPSF em comparação ao A222, embora o Diplomata também tenha apresentado maior atividade do PSII com altos valores de F_v/F_m (Figura 2) e Φ_{PSII} (Figura 3) sob a seca do que os outros.

Tabela 1. Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) dos genótipos: A285, Diplomata e A222, submetidos à oito dias de déficit hídrico e três dias de reidratação. AE: amostragem antes do estresse; R: amostragem no terceiro dia de reidratação.

Genótipos	Proteínas (mg g^{-1} massa fresca (MF))	
	AE	R
A 285	4,18a	4,81a
Diplomata	3,90b	5,04a
A222	3,28c	4,47a

As médias incluem três repetições por tratamento e para cada data de amostragem; os valores médios dentro de uma coluna seguidos pelas mesmas letras não são significativamente diferentes. As médias incluem três repetições por tratamento (SNK, $P < 0,05$).

5.8 Componentes de Produção de Plantas Submetidas à Seca e Continuamente irrigadas

Devido aos valores da DFFF, que corroboraram a redução precoce das variáveis F_v/F_m (Figura 2) e Φ_{PSII} (Figura 3), os componentes de produção dos três genótipos foram reduzidos (Tabela 2). Sob déficit hídrico, foi observado um maior número de vagens planta⁻¹ para o Diplomata em comparação ao A285 e ao A222, ao passo que um maior número de grãos planta⁻¹ foi observado para Diplomata e A285 em comparação ao A222 (Tabela 2). Lembremos, portanto, que os genótipos A285 e o A222 já foram relatados em uma estudo passado como tolerantes à seca (PIMENTEL; PEREZ; DE LA CRUZ, 2000). Com efeito, nesse estudo o Diplomata e o A285 apresentaram alto rendimento sob seca (Tabela 2), com o Diplomata mantendo um Ψ_a menos negativo em comparação aos demais (Figura 1), além de valores para o F_v/F_m (Figura 2) e Φ_{PSII} (Figura 3) mais elevados com alto CPSF (Tabela 1), o que garantiu seu alto rendimento (Tabela 2).

Tabela 2. Número de vagens planta⁻¹, grãos planta⁻¹ e massa de grãos planta⁻¹ dos genótipos: A 285, Diplomata e A222, submetidos a oito dias de seca e três dias de reidratação.

Variável	Tratamento	A 285	Diplomata	A222
Número de vagens planta ⁻¹	Controle	10Ab	14Aa	8.5Ab
	Estresse	5.0Bb	8.0Ba	4.0Bb
Número de grãos planta ⁻¹	Controle	41.50Aa	42.25Aa	31.25Ab
	Estresse	27.75Ba	28.75Ba	16.0Bb
Massa de grãos planta ⁻¹ (g)	Controle	8.51Aa	10.23Aa	6.03Ab
	Estresse	5.73Ba	6.03Ba	3.98Bab

As letras maiúsculas representam a análise estatística entre os tratamentos (controle e estresse) e as letras minúsculas representam diferenças significativas entre os genótipos para o mesmo tratamento. As médias incluem cinco repetições por tratamento (SNK, P <0,05).

5.4 DISCUSSÃO

Neste estudo, após oito dias de estresse hídrico, o Ψ_a atingiu valores perto de -1,5 MPa para o A285 e o A222 (Figura 1). Este Ψ_a é considerado um valor limiar para déficit hídrico no feijoeiro comum (KRAMER e BOYER 1995, PIMENTEL; LAFFRAY; LOUGUET, 1999). Desta forma, as plantas foram reidratadas e avaliadas por três dias após o início da recuperação. De acordo com os resultados, houve diferença significativa apenas no oitavo e últimos dias de estresse e no primeiro dia de reidratação, com Diplomata apresentando valores significativamente mais elevados quando comparado ao A285 e ao A222 (Figura 1). Portanto, o genótipo Diplomata provavelmente detém uma maior eficiência no uso da água devido a um rápido fechamento estomático, como mostraram Santos *et al.* (2009b), ou para uma resposta mais lenta, porém durável, pelo controle genético, que reduz a abertura dos estômatos em resposta à luz (GŁOWACKA *et al.*, 2018), o que foi visto quando comparado ao A285 e ao A222. O controle estomático, consequentemente, é considerado um dos principais mecanismos de tolerância à seca no feijoeiro comum, assim como o enraizamento profundo e uma menor área foliar (Pimentel *et al.* 1999); embora, em experimentos com vasos, a extensão da raiz é menor do que no campo (Kramer e Boyer 1995). Assim, em experimentos de vaso com feijoeiro

comum sob seca, o principal mecanismo de tolerância à seca consiste no controle estomático. Ademais, Santos *et al.* (2009b) observaram um rápido fechamento estomático nos genótipos A285 e A222. Após três dias de reidratação, os valores de Ψ_a de todas as plantas submetidas à seca foram semelhantes aos valores observados para plantas bem regadas (Figura 1) o que está de acordo com Santos *et al.* (2006); ainda que, por sua vez, a seca inibe assimilação de CO_2 em parte devido a um desequilíbrio entre a captura de luz e seu uso (TAKAHASHI e BADGER 2011). Nesse sentido, as variáveis de fluorescência da clorofila *a* podem ser medidas rapidamente e utilizadas para discriminar o desempenho fotossintético de muitas plantas sob condições de estresse abióticos e bióticos (SCHREIBER *et al.* 1994, BAKER 2008). Dentre estes, o F_v/F_m , obtido em folhas adaptadas ao escuro é uma variável muito útil para discriminar diferentes respostas a tensões de cada genótipo (PIMENTEL *et al.* 2005, MURCHIE e LAWSON 2013). Além disso, esta variável tem uma variação inferior quando comparada as variáveis obtidas em folhas adaptadas à luz, que dependem de uma DFFF incidente, como é o caso do Φ_{PSII} (MISHRA *et al.* 2012).

Ao avaliar o método, consideramos que para medir o F_v/F_m em muitas plantas adaptadas à escuridão, é mais fácil e rápido fazer essas medições à noite ao invés de usar cliques de folhas para adaptá-las ao escuro (PIMENTEL *et al.* 2005). Respeitando esta observação, os valores de F_v/F_m ao amanhecer e após o pôr do sol foram reduzidos a partir do terceiro dia (Figura 2), com um aumento de F_0 (dados não mostrado) sob alta DFFF (uma média de $850 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), revelando a alta redução prevista no F_v/F_m sob a seca. No entanto, os valores do F_v/F_m obtidos após o pôr do sol mostraram maior redução do que ao amanhecer quando as plantas se recuperaram de um efeito fotoinibitório do dia durante o turno da noite (Figura 2). Após o pôr do sol ou antes do amanhecer, o *Diplomata* apresentou valores significativamente mais altos de F_v/F_m em comparação a todos os outros genótipos (Figura 2).

De acordo com Schreiber *et al.* (1994), o Φ_{PSII} está relacionado com a proporção de energia absorvida pelas moléculas de clorofila associadas à atividade do FS II que é realmente usado na etapa fotoquímica. Uma redução em seu valor, por sua vez, é associada ao fechamento de centros de reação e à um aumento nos processos de dissipação de energia na forma de calor – caracterizado por um aumento na NPQ (BAKER 2008; MURCHIE e LAWSON 2013). Os valores de Φ_{PSII} diminuíram com a imposição do déficit hídrico e se recuperam atingindo valores da linha de base (dia zero) após três dias de reidratação (Figura 3), enquanto o NPQ variou inversamente (Figura 4). Sob o déficit hídrico, o Φ_{PSII} mostrou uma diminuição mais intensa que F_v/F_m (Figura 2), mas com maior variabilidade, provavelmente devido a mudanças na DFFF incidente. No entanto, sob alta DFFF, o Φ_{PSII} foi significativamente maior para *Diplomata* no segundo, quinto, sexto, sétimo e oitavo dias de déficit hídrico e o primeiro e segundo dia de reidratação (Figura 3).

Por outro lado, os valores da NPQ aumentaram com a imposição do déficit hídrico e diminuíram com a reidratação (Figura 4), o que está de acordo com os resultados obtidos por Santos *et al.* (2009b). No entanto, sob alta DFFF, a NPQ foi significativamente maior para o A285 em comparação aos demais genótipos no primeiro e no segundo dia de estresse. Ademais, no primeiro e segundo dia de reidratação, o *Diplomata* apresentou valores da NPQ significativamente mais altos em comparação aos outros genótipos avaliados (Figura 4). Assim, sob uma alta DFFF, houve diferenças significativas no Φ_{PSII} e na NPQ (Figuras 3 e 4), sendo que o *Diplomata* apresentou valores significativamente mais elevados para estas variáveis no último dia de seca, o que, em todo caso, significa um aumento da atividade dos mecanismos de dissipação de energia e reparo através do aumento da NPQ, mantendo uma atividade do FS II, observada através de um Φ_{PSII} significativamente mais elevado sob a alta DFFF (Figura 3). Desta forma, controlar a DFFF, sempre que possível acima de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (LONG *et al.* 2006), é essencial para avaliação dos efeitos fotoinibitórios associados à seca a fim de

discriminar respostas genotípicas distintas da atividade fotoquímica, já que no campo a seca está geralmente associada à alta DFFF devido a um céu claro (TAKAHASHI e BADGER 2011). Assim sendo, podemos concluir que o processo foto oxidativo conhecido como fotoinibição pode ser avaliado por uma redução em F_v/F_m (Figura 2), que é usado como um indicador de estresse (BAKER 2008, PIMENTEL *et al.* 2005).

Diante desta premissa, o dia $\Delta F_v/F_m$ pode ser usado para indicação da intensidade da fotoinibição durante este dia (Figura 5) de tal maneira que a redução do F_v/F_m das plantas analisadas pode resultar em um dia $\Delta F_v/F_m$ mais ou menos negativo. Usando esta metodologia, sob alta DFFF, os valores do dia $\Delta F_v/F_m$ se mantiveram abaixo de zero do primeiro ao último dia de estresse (Figura 5), indicando que não houve diferenças significativas durante o déficit hídrico. Todavia, o A285 apresentou valores significativamente mais elevados do dia $\Delta F_v/F_m$ em comparação ao Diplomata e ao A222 apenas no primeiro e no segundo dia de reidratação. Assim, mesmo que os valores F_v/F_m antes do amanhecer ou após o pôr do sol (Figura 2) mostrem diferenças mais significativas entre os genótipos através do dia $\Delta F_v/F_m$ (Figura 5), o grau de redução no dia $\Delta F_v/F_m$ pode indicar a intensidade da fotoinibição como mostrado nesse ensaio (Figura 5).

Para avaliar a capacidade de recuperação dos efeitos fotoinibidores durante a noite do dia anterior à medição diurna, utilizamos a variável noite $\Delta F_v/F_m$ para analisar essa capacidade associada aos efeitos do déficit hídrico. De acordo com os resultados obtidos, foram detectadas diferenças significativas para os valores da noite $\Delta F_v/F_m$ durante a seca apenas no oitavo (último) dia de estresse (Figura 6), quando Diplomata demonstrou valores do noite $\Delta F_v/F_m$ significativamente mais elevados quando comparado aos demais genótipos (Figura 6), ao passo que o A222 demonstrou uma recuperação mais rápida dos valores do noite $\Delta F_v/F_m$ durante a reidratação (Figura 6); o que pode ser considerada uma característica desejável para programas de melhoramento para tolerância à seca do feijoeiro comum (SANTOS *et al.* 2006). Além disso, todos os três genótipos demonstraram valores do noite $\Delta F_v/F_m$ negativos sob uma maior DFFF. Nesse sentido, concluímos que as plantas com valores negativos do noite $\Delta F_v/F_m$ já não eram mais capazes de se recuperar da fotoinibição associada à seca – mesmo após a recuperação da noite inteira –, sendo, portanto, necessário proceder com a reidratação. Esse comportamento foi confirmado pelo Ψ_a em torno de -1,5 MPa para o A285 e o A222 no oitavo dia de estresse (Figura 1). Assim, o Ψ_a e o noite $\Delta F_v/F_m$ podem ser utilizados para indicar a necessidade de reidratação. Ademais, durante o experimento, as plantas de todos os genótipos submetidos à seca apresentaram valores do noite $\Delta F_v/F_m$ próximos aos valores das plantas não estressadas após três dias de reidratação, indicando que não houve efeito irreversível no FS II. No entanto, conforme esclarecido para o dia $\Delta F_v/F_m$ (Figura 5), os valores de F_v/F_m antes do amanhecer ou após o pôr do sol (Figura 2) discriminam melhor as diferentes respostas genotípicas. Todavia, as análises do noite $\Delta F_v/F_m$ (Figura 6) e do Ψ_a (Figura 1) foram úteis para indicar a intensidade da seca e um valor limite para recuperação das plantas, sendo indicativo do momento da reidratação.

O CPSF, o qual pode ter uma correlação com o conteúdo de Rubisco, tendo em vista que 50% do N foliar está contido na molécula de Ribulose-1,5-Bisfosfato Carboxilase/Oxigenase (Rubisco), enzima responsável pela assimilação do CO_2 em plantas C_3 , como no caso do feijoeiro (LONG *et al.*, 2006), conseqüentemente, representa uma característica importante, tendo alta herdabilidade e correlação com o rendimento (BARROS *et al.* 2016). Neste estudo, o A285 apresentou um CPSF significativamente mais alto para plantas bem hidratadas (Tabela 1). Todavia, o Diplomata apresentou valores significativamente mais elevados para o F_v/F_m (Figura 2) e o Φ_{PSII} (Figura 3) em comparação aos demais genótipos durante a seca, indicando uma correlação positiva entre o CPSF e a atividade fotossintética. Vale destacar, no entanto, que de acordo com Kramer e Boyer (1995), a síntese de proteínas e o crescimento celular são

os processos mais sensíveis à seca. Entretanto, neste estudo, o CPSF nas plantas durante a coleta R foi muito semelhante ou até mais alto do que nas plantas durante a coleta AE para todos os genótipos (Tabela 1) mostrando uma rápida recuperação da fotossíntese, como mostra Santos *et al.* (2006) provavelmente devido ao aumento da síntese proteica e o crescimento celular com a reidratação.

Neste experimento com alta DFFF, que mostrou uma redução precoce do F_v/F_m (Figura 2) e do Φ_{PSII} (Figura 3), todos os componentes de produção dos três genótipos foram reduzidos (Tabela 2). A comparação dos componentes de produção entre os genótipos estressados pelo déficit hídrico resultou em um maior número de vagens por planta para Diplomata em comparação ao A285 e ao A222, além de um número significativamente maior de grãos por planta e peso de grãos por planta verificados nos genótipos Diplomata e A285 quando comparados ao A222 (tabela 2). Embora o A285 e o A222 tenham sido considerados genótipos tolerantes à seca em um estudo anterior (SANTOS *et al.* 2009b), neste estudo o Diplomata e o A285 apresentaram, sob seca, um maior CPSF (Tabela 1) e rendimento comparado ao A222 (Tabela 2). Além disso, o Diplomata ainda manteve um Ψ_a significativamente maior (Figura 1), juntamente com um maior F_v/F_m (Figura 2) e Φ_{PSII} (Figura 3) aliado à um alto CPSF (Tabela 1), o que garantiu seu alto rendimento (Tabela 2).

5.5 CONCLUSÃO

Sob estresse hídrico severo o Diplomata manteve o Ψ_a , F_v/F_m e Φ_{PSII} significativamente mais elevados, juntamente com NPQ mais baixo e um CPSF mais alto, o que contribuiu para seu alto rendimento sob seca. Assim, o genótipo termotolerante Diplomata (PIMENTEL *et al.* 2013) também pode ser considerado mais tolerante à seca que os demais genótipos estudados. Ademais, as análises do dia $\Delta F_v/F_m$ e do noite $\Delta F_v/F_m$ foram indicativas de diferenças na intensidade e recuperação da fotoinibição nos genótipos, podendo, portanto, ser utilizadas para avaliar o efeito do DFFF ambiente durante o estresse em diferentes experimentos. Semelhante aos valores limiares para Ψ_a , um valor negativo para a noite $\Delta F_v/F_m$ poderia ser usado para indicar a necessidade de reidratação, a fim de promover a recuperação da planta. Contudo, em experimentos para avaliação de respostas à seca sob DFFF acima de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, como visto no campo, o decaimento F_v/F_m começa mais cedo e, assim, pode mostrar diferenças mais significativas do que sob DFFF inferior.

5.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHMEDM M.A; PASSIOURA, J; CARMINAT, A. Hydraulic processes in roots and the rhizosphere pertinent to increasing yield of water-limited grain crops: a critical review. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 69, n. 13, p. 3255–3265, 2018.

BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*. Vol. 59:89-113, 2008.

BEEBE, S.E. Common bean breeding in the tropics. *Plant Breed Rev.*, v. 36, p. 357–426, 2012.

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.

FAO (2012) World water day 2012: water and food security. FAO water. Disponível em: <http://www.fao.org/nr/water/news/wwd12.html>> Acesso em: 14 Junho 2019.

GŁOWACKA, K., KROMDIJK, J., KUCERA, K., XIE, J., CAVANAGH, A.P., LEONELLI, L., LEAKEY, A.D.B., ORT, D.O., NIYOGI, K.K., LONG, S.P.: Photosystem II Subunit S overexpression increases the efficiency of water use in a field-grown crop. - *Natur. Commun.* 9: 868, 2018.

HUNGRIA, M.; CAMPOS, R.J.; MENDES, I.C. Benefits of inoculation of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) crop with efficient and competitive *Rhizobium tropici* strains. *Biol. Fertil. Soils*, v. 39, p. 88-93, 2003.

KRAMER, P., BOYER, J.: *Water Relations of Plants and Soils*. - Academic Press, San Diego, 1995.

LESK, C.; ROWHANI, P.; RAMANKUTTY, N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*, 529, p. 84-87, 2016.

LONG, S.P., ZHU, X.G., NAIDU, S.L., ORT, D.R.: Can improvement in photosynthesis increase crop yields? - *Plant Cell Environ.* 29: 315-330, 2006.

MISHRA, K.B., IANNACONE, R., PETROZZA, A., MISHRA, A., ARMENTANO, N., LA VECCHIA, G., TRTÍLEK, M., CELLINI, F., NEDBAL, L.: Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission. - *Plant Sci.* 182: 79-86, 2012.

MURCHIE, E.H., LAWSON, T.: Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. - *J. Exp. Bot.* 13: 3983-3998, 2013.

PIMENTEL, C., DAVEY, P.A., JUVIK, J.A., LONG, S.P.: Gene loci in maize influencing susceptibility to chilling dependent photoinhibition of photosynthesis. - *Photosynth. Res.* 85: 319-326, 2005.

PIMENTEL, C.; HÉBERT, G.; VIEIRA, S. J. Effects of drought on O₂ evolution and stomatal conductance of beans at the pollination stage. *Environmental and Experimental Botany*, Florença, v. 42, p. 155-162, 1999b.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris* L. *Physiology Plantarum, Scandinavica*, v. 106, p. 184-198, 1999a.

PIMENTEL, C.; PEREZ, J. DE LA CRUZ. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. *Pesq. Agropec. bras.*, Brasília, v. 35, n. 1, p. 31-39, 2000.

PIMENTEL, C.; RIBEIRO, R.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. In vivo temperature limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. *Environmental and Experimental Botany*, 91, p. 84–89, 2013.

POLANIA, J.A.; POSCHENRIEDER, C.; BEEBE, S.; RAO, I.M. Effective Use of Water and Increased Dry Matter Partitioned to Grain Contribute to Yield of Common Bean Improved for Drought Resistance. *Front. Plant Sci*, v. 7, n. 660, 2016.

SANTOS, M.G.; PIMENTEL, C. Daily balance of leaf sugars and amino acids as indicators of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) metabolic response and drought intensity. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, v. 15, n. 1, 2009.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; TEIXEIRA, M.G.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. Foliar phosphorus supply and CO₂ assimilation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under water deficit. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18 (3), p. 407-411, 2006.

SCHREIBER, U., BILGER, W., NEUBAUER, C.: Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. - In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (ed.): *Ecophysiology of Photosynthesis*. Pp. 49-70. Springer, Berlin 1994.

SOURESHJANIA, H.K.; NEZAMIA A.; KAFIA, M.; TADAYON, M. Responses of two common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes to deficit irrigation. *Agricultural Water Management*, 213, p. 270-279, 2019.

TAKAHASHI, S., BADGER, M.R.: Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. - *Trends Plant Sci*. 16: 53-60, 2011.

TORABIAN, S; SHAKIBA, M.R; NASAB, A.D.M; TOORCHI, M. Leaf gas exchange and grain yield of common bean exposed to spermidine under water stress. *Photosynthetica* 56 (4): 1387-1397, 2018.

VIEIRA, C., DE PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. Feijão. 2ª Edição revisada e ampliada. Viçosa: Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, 2006, 600p.

6 CAPÍTULO II

**RESPOSTAS DE TRÊS GENÓTIPOS DE FEIJOEIRO COMUM ,
CULTIVADOS EM CAMPO, SUBMETIDOS À DÉFICIT HÍDRICO
MODERADO.**

RESUMO

Dentre os estresses abióticos, o déficit hídrico se destaca como o de maior impacto na produtividade do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.). Características como um maior controle estomático, enraizamento profundo e, sobretudo, a manutenção de um maior conteúdo em água na folha, permitem uma maior adaptação do feijoeiro às condições de baixo suprimento de água. Nesse intuito, para discriminar a tolerância à seca de genótipos de feijoeiro comum, foi instalado um experimento no campo experimental do departamento de fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Brasil, no ano de 2018, semeado na época da seca (agosto) até a colheita (outubro), para a avaliação do potencial de água de base na folha (Ψ_a) e das variáveis de fluorescência da clorofila *a*: rendimento quântico máximo (F_v/F_m) e efetivo (Φ_{PSII}) do fotossistema II, a taxa de transporte de elétrons (ETR) e a dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca). O ensaio, por sua vez, foi conduzido em um solo classificado como Argissolo Vermelho Amarelo, sob condições de saturação luminosa (média de $900 \mu\text{mols m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em um fatorial 2x3. Foi observado que os genótipos Diplomata e A320 mantiveram o Ψ_a , F_v/F_m , Φ_{PSII} e ETR durante os períodos em que a seca foi mais intensa, aos 35, 38 e 47 DAE, ou seja, na pré-floração e floração, significativamente mais elevados que o Carioca, enquanto este último apresentou maiores valores do NPQ sob condições de seca moderada (-0,8 MPa). Através deste estudo, concluímos que dentre os três genótipos avaliados, o Diplomata e o A320 podem ser considerados mais tolerantes à seca que o Carioca quando submetidos à seca moderada.

Palavras-chave: tolerância, falta d'água, estresse.

ABSTRACT

Among the abiotic stresses, water deficit has one of the greatest impacts on the yield of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Physiological characteristics, such as high stomatal control, deep rooting and, above all, maintaining a higher water content in the leaf, allow a better adaptation of common bean to the conditions of low water supply. In order to discriminate the common bean genotypes drought tolerance, an experiment was installed in the experimental field of Crop Science department of the Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, Brazil, in 2018, sown in the dry season (August) until harvest (October), for the evaluation of the foliar water potential (Ψ_w) and chlorophyll *a* fluorescence parameters: maximum (F_v/F_m) and effective (Φ_{PSII}) quantum yield of photosystem II, electron transport rate (ETR) and the alternative non-photochemical quenching (NPQ) of three common bean genotypes (A320, Diplomata and Carioca). The experimental design, in turn, was conducted in a soil classified as Kanhapudalf, under conditions of luminous saturation (mean of $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in a 2×3 factorial design. It was observed that the genotypes Diplomata and A320 maintained the Ψ_w , F_v/F_m , Φ_{PSII} and ETR during the periods in which the drought was more intense, at 35, 38 and 47 DAE, that is, in pre-flowering and full flowering, significantly higher than Carioca, while the latter presented higher values of the NPQ under moderate drought conditions (-0.8 MPa). Through this study, we conclude, therefore, that the genotypes Diplomata and A320 can be considered more drought tolerant than Carioca when submitted to moderate drought.

Key words: tolerance, water deficit, stress.

6.1 INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é indiscutivelmente um legume de grãos comestível de grande importância mundial. Além de ser responsável pelo fornecimento de uma dose substancial de proteínas diariamente, em muitos países, particularmente da América Latina, África e partes da Ásia, o feijão se destaca na garantia da segurança alimentar, combatendo a fome (ASSEFA *et al.*, 2019). Todavia, o déficit hídrico é considerado uma das grandes restrições para a produtividade na maioria dos países tropicais e subtropicais (RAO, 2014), sendo cerca de 60% das áreas de cultivo de feijão da América Central e do leste e sul da África impactadas por secas periódicas (ASSEFA *et al.* 2013). Vale lembrar que a biomassa acima do solo de culturas com limitação hídrica depende da quantidade de água transpirada por essas culturas (AHMEDM; PASSIOURA; CARMINAT, 2018). Ademais, para maximizar o rendimento de grãos sob condições de baixo suprimento hídrico, cerca de 30% da água absorvida pela planta deve estar disponível para uso após o florescimento, pelo menos em culturas tipicamente expostas a secas terminais (AHMEDM; PASSIOURA; CARMINAT, 2018), sendo esta racionalização primordial na otimização do índice de colheita. Segundo Flexas *et al.*, (2006), dentre os principais fatores responsáveis pela queda da produtividade da cultura do feijoeiro comum, a redução acentuada da assimilação de CO₂ (A) devido ao fechamento estomático; além de efeitos diretos sobre as reações bioquímicas da fotossíntese (MACEDO *et al.*, 2019). A sensibilidade do feijoeiro comum é tamanha que, se comparado à outras leguminosas de grão como a soja, observamos uma redução da taxa fotossintética mesmo sob déficit hídrico moderado (-0,5 a -0,8 MPa) (SANTOS *et al.*, 2009). Caso a seca ocorra na fase de polinização, é comum ocorrer aborto das estruturas reprodutivas devido a uma restrição no aporte de fotoassimilados para o desenvolvimento do embrião, sendo este fenômeno irreversível, o que acarreta em uma redução do rendimento da cultura, mesmo que chuvas após um período de reidratação posterior ao evento, como no período de enchimento de grãos, por exemplo (BOYER *et al.*, 2013). No entanto, a mitigação dos efeitos da seca inclui modificações na fenologia da planta, como: tamanho e profundidade da raiz; bem como na condutividade hidráulica radicular, na capacidade de armazenamento de carboidrato e de mobilização de reservas, além da eficiência na absorção de água (BEEBE, 2012). Alterações no funcionamento do aparato fotoquímico e no conteúdo de proteínas solúveis foliares, por sua vez, compreendem as respostas metabólicas (MACEDO *et al.*, 2019). Assim, os fisiologistas e os melhoristas de plantas têm utilizado metodologias como as medições de fluorescência da clorofila *a* para a discriminação de respostas específicas de cada genótipo ao déficit hídrico (BAKER; ROSENQVIST, 2004; LONGENBERGER *et al.*, 2009).

Nesse sentido, com o objetivo de avaliar as respostas de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) à seca, foi realizado um experimento *in situ* utilizando a análise das variáveis da fluorescência da clorofila *a* e do potencial de água de base na folha (Ψ_a) como indicativos de tolerância à dessecação.

6.2 MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1 Descrição da área experimental e do clima

A resposta de três genótipos de feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L) à seca e à irrigação contínua foi avaliada em experimento de campo durante os meses de agosto à outubro de 2018, conduzido no Campo Experimental do Departamento de Horticultura da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), Seropédica, RJ, Brasil. O clima da região é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen – com verão quente e chuvoso e inverno seco, e está situada a 22°45'S, 43°41'W e 40 m de altitude.

6.2.2 Material vegetal e condições de crescimento

O estudo foi realizado com os genótipos: Carioca, material comumente utilizado no Brasil, o A320, com alto controle estomático (Pimentel e Perez 2000), e o Diplomata, um genótipo que apresenta tolerância à altas temperaturas e alta condutância mesofílica (PIMENTEL *et al.* 2013), com alto rendimento sob essas condições (MACEDO *et al.*, 2019). Todas as sementes foram inoculadas com *Rhizobium tropici*, estirpes BR-322 e BR-520, obtidas da Embrapa, de acordo com as recomendações de Hungria; Campos; Mendes (2003). O tipo de solo da área experimental é um Argissolo Vermelho Amarelo, cuja análise química na profundidade de 0-20 cm, revelou: pH em água 5,2; 2,4 cmol_c dm⁻³ de Ca; 1,0 cmol_c dm⁻³ de Mg; 0,1 cmol_c dm⁻³ de Al; 1,8 cmol_c dm⁻³ de H + Al; 3,2 mg dm⁻³ de P disponível, 61 mg dm⁻³ de K disponível e 67% de saturação de bases (V). O experimento foi conduzido de agosto à outubro de 2018, período de baixa pluviosidade, sendo os valores da precipitação, temperatura máxima e mínima durante o período das análises registrados (Figura 1); enquanto o valor médio da densidade do fluxo de fótons fotossintetizantes (DFFF) foi de 900 μmol m⁻² s⁻¹.

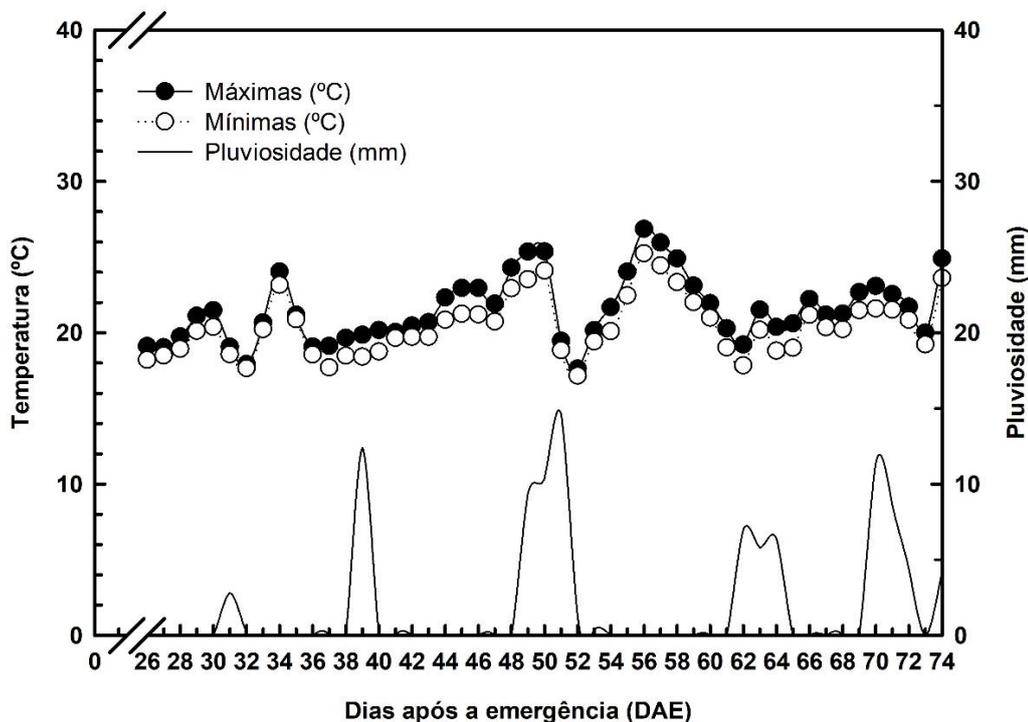


Figura 1. Valores máximos e mínimos de temperatura e precipitação desde o início da supressão da irrigação (26 DAE) até o final do experimento (74 DAE).

O preparo do solo foi constituído por uma aração e uma gradagem, seguido pela abertura dos sulcos mecanicamente. Cada parcela foi constituída por cinco linhas de 5 m de

comprimento por 2,5 m de largura, com espaçamento entre linhas de 0,5 m. Para a obtenção de um estande final de 12 plantas por metro linear, foi realizada semeadura manualmente. Por conseguinte, todas as parcelas foram fertilizadas com o equivalente a 90 kg ha⁻¹ de P (como superfosfato simples) e 20 kg ha⁻¹ de K (como cloreto de potássio), com adubação complementar equivalente a 40 kg ha⁻¹ de N (como ureia), aplicada 24 dias após a emergência (DAE), segundo Vieira *et al.* (2006).

Todas as parcelas foram irrigadas diariamente até o início do acompanhamento da seca, sendo esta imposta aos 26 dias após a emergência (DAE), quando as plantas se encontravam no estágio V3 (primeira folha trifoliolada). A partir desta data, foi dado seguimento à irrigação do conjunto de parcelas destinadas ao cultivo irrigado continuamente, ao passo que o conjunto de parcelas mantidas sob as condições climáticas reais não recebeu irrigação suplementar, ficando, portanto, apenas com a água da precipitação.

6.2.3 Avaliação do status hídrico

A tensão da água no xilema antes do amanhecer, considerada equivalente ao Ψ_a , foi medida com uma câmara de pressão de Scholander no folíolo central de uma das folhas mais novas e completamente expandidas de três plantas diferentes em cada parcela experimental, compreendendo três repetições por genótipo. Essas medidas foram realizadas a cada três dias, durante todo o período de supressão hídrica, iniciada aos 26 DAE até a maturidade fisiológica (74 DAE), estágio onde não ocorre mais aumento de matéria seca na semente, a qual atinge nesse ponto seu máximo potencial de germinação e vigor (Vieira *et al.*, 2006).

6.2.4 Análise da fluorescência da clorofila *a*

As medições da fluorescência da clorofila *a* foram feitas sempre no mesmo folíolo central da folha mais jovem e completamente expandida usando um fluorímetro modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Alemanha), de três em três dias juntamente com as medidas do potencial de água de base na folha até o final do ciclo. Os rendimentos de fluorescência máxima (F_m) e mínima (F_0) foram medidos em folhas adaptadas ao escuro após o pôr do sol, como proposto por Pimentel *et al.* (2005), e antes do amanhecer, usando a fórmula ($F_v = F_m - F_0$) para o cálculo do rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m). Nestas folhas adaptadas ao escuro, o F_0 foi medido sob um feixe de medição modulado de baixa intensidade ($<0,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e o F_m foi atingido após um pulso de saturação ($18.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de 0,3 s, como descrito por Schreiber *et al.* (1994). Nas folhas adaptadas à luz, o rendimento quântico efetivo de FSII (Φ_{PSII}) foi medido como proposto por Maxwell e Johnson (2000), às 10 h, quando a *A* é máxima (Pimentel *et al.*, 1999b); e calculado como $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t)/F_m'$. Além dessas variáveis, a dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) foi calculada pela fórmula $(F_m - F_m')/F_m'$ (MURCHIE e LAWSON, 2013), e a taxa de transporte de elétrons (ETR) através da fórmula ($\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times 0,84 \times 0,5$) (BAKER, 2008).

6.2.5 Modelo experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi em blocos ao acaso em um esquema fatorial 2x3, com dois fatores (genótipos e condição hídrica): o primeiro fator com três níveis (A320, Diplomata e Carioca) e o segundo fator com dois níveis (com e sem irrigação). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) utilizando-se o programa R, e quando detectadas diferenças significativas, as médias foram comparadas e segregadas pelo teste de Student Newman Keuls a 5% de probabilidade.

6.3 RESULTADOS

Neste estudo, o déficit hídrico foi induzido através da suspensão da irrigação aos 26 DAE. Desse modo, a disponibilidade de água acompanhou as condições meteorológicas do período experimental. Contudo, obteve-se déficit hídrico na ordem de -0,8 MPa (Figura 1), o que podemos considerar um déficit moderado (SANTOS *et al.*, 2009), já que o limite para a recuperação do feijoeiro é de -1,5 MPa (BOYER, 1978).

6.3.1 Status hídrico dos genótipos avaliados com e sem irrigação

Durante todo o experimento, houve diferença significativa entre os genótipos avaliados, onde os valores do Ψ_a dos tratamentos submetidos ao déficit hídrico reduziram quando comparados aos tratamentos continuamente irrigados (Figura 2), ao passo que entre os materiais avaliados com e sem irrigação houve diferença significativa durante todos os dias.

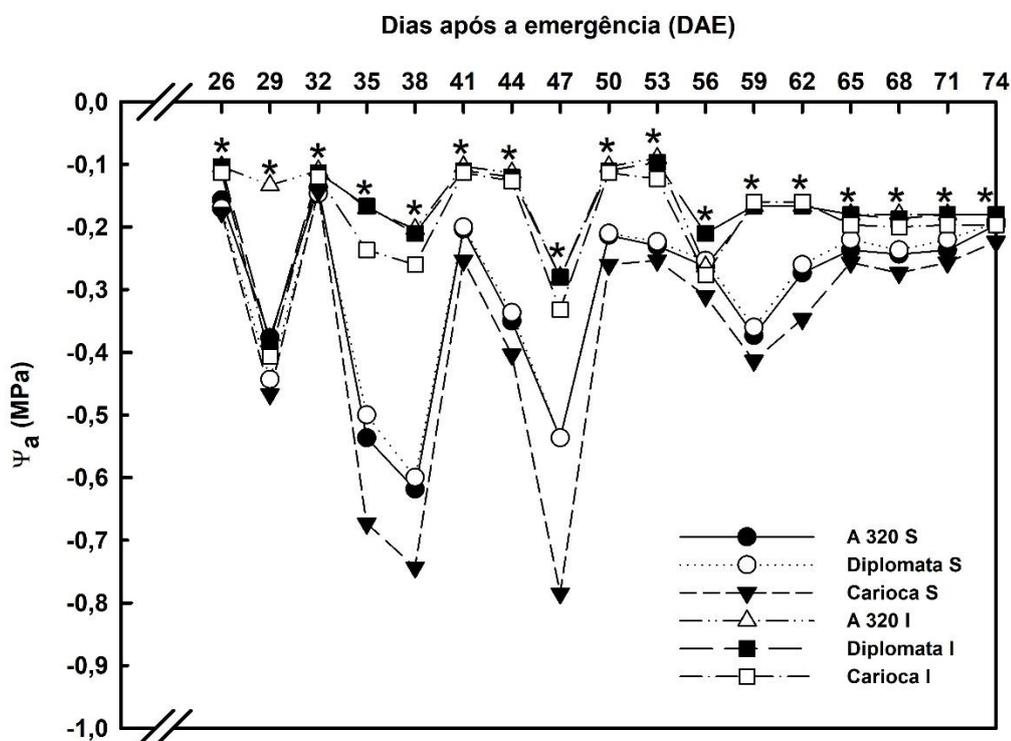


Figura 2. Valores do potencial de água de base na folha (Ψ_a) dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sob déficit (S) e suprimento contínuo de água (I). As médias incluem três repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação) e para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa entre os genótipos (SNK, $P < 0,05$).

Ao avaliar o comportamento dos genótipos sob os dois regimes hídricos (com e sem irrigação), constatou-se que, no regime irrigado, os genótipos mantiveram valores do Ψ_a significativamente mais elevados. No regime irrigado, aos 56 DAE, o genótipo A320 apresentou valores do Ψ_a significativamente mais negativos em comparação aos demais, enquanto esses não diferiram estatisticamente entre si. Dentre os genótipos avaliados, quando submetido ao estresse, o Carioca demonstrou maior redução do Ψ_a quando comparado ao Diplomata e ao A320 sob as mesmas condições aos 29, 35, 38, 44, 47 e 56 DAE, sendo que aos 38 e 47 DAE de avaliação o Ψ_a do genótipo Carioca atingiu valores próximos a -0,8 MPa, o que pode ser considerado uma seca moderada, enquanto os outros dois genótipos apresentaram

valores em torno de -0,6 MPa aos 38 DAE. Já aos 47 DAE, os valores ficaram em torno de -0,5 e -0,3 MPa para o Diplomata e o A320, respectivamente. Ademais, os genótipos Diplomata e Carioca sob irrigação contínua apresentaram valores do Ψ_a significativamente mais elevados em comparação ao cultivo sem irrigação, ao passo que, nessas condições o A320 não diferiu estatisticamente. Esses resultados, portanto, demonstram que há uma mudança no comportamento dos genótipos quando avaliados sob condições de déficit hídrico e irrigação contínua.

6.4 Variáveis da fluorescência da clorofila *a* sob condições de déficit hídrico e suprimento contínuo de água

As medições de fluorescência da clorofila *a* foram feitas sempre na folha mais jovem e totalmente expandida, naturalmente adaptada ao escuro antes do amanhecer para a obtenção do F_v/F_m ; e adaptada à luz às 10 h, quando a assimilação de CO_2 é máxima (Pimentel *et al.* 1999, Santos *et al.* 2009ab), para a obtenção do Φ_{PSII} .

6.4.1 Rendimento quântico máximo do fotossistema II sob condições de déficit hídrico e suprimento contínuo de água

Foram observados valores médios para F_v/F_m de 0,8 a 0,85 para folhas adaptadas ao escuro nas medidas realizadas antes do amanhecer no primeiro dia de avaliação (26 DAE), indicando a conservação de um bom estado fisiológico do aparato fotossintético no início das avaliações (Figura 3).

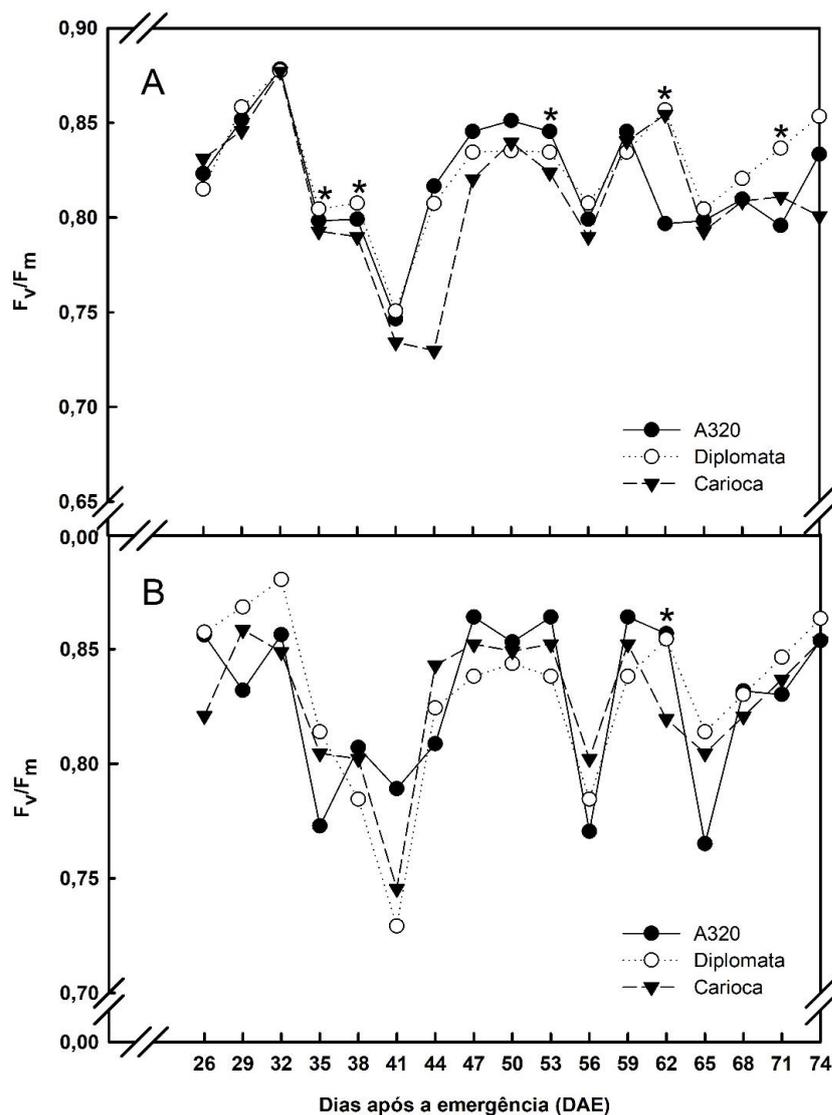


Figura 3. Valores do rendimento quântico máximo (F_v/F_m) às 5 horas (antes do amanhecer) dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados em regime sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; o asterisco (*) indica que houve diferença significativa na data avaliada para cada regime de irrigação (SNK, $P < 0,05$).

As diferenças para a variável F_v/F_m medida antes do amanhecer começaram aos 26 DAE e seguiram aos 47 e 53 DAE para a avaliação entre regimes (com e sem irrigação), quando o A320, Diplomata e Carioca submetidos ao regime sem irrigação apresentaram valores de F_v/F_m inferiores aos encontrados no regime irrigado (Figura 3). Diferenças significativas, também, foram observadas aos 35 e 53 DAE quando, sem irrigação, os valores do Carioca foram significativamente inferiores aos demais genótipos (Figura 3A). No 38 DAE, entretanto, o genótipo A320 apresentou valores significativamente inferiores para a variável quando comparado aos demais. Sob déficit hídrico, o A320 apresentou valores significativamente mais elevados em relação aos demais materiais em várias datas, ao passo que entre o Carioca e o Diplomata os valores não diferiram significativamente. Aos 62 DAE, ainda no regime sem irrigação, os valores do A320 foram significativamente inferiores aos do Diplomata e Carioca, sendo os valores destes estatisticamente iguais; diferente do que ocorrera no regime irrigado, onde o Carioca quando comparados aos demais genótipos apresentou valores inferiores para a

variável, enquanto o A320 e o Diplomata foram estatisticamente indiferentes (Figura 3B). Já aos 71 DAE, os valores para os genótipos cultivados sob déficit hídrico diferiram estatisticamente, sendo os valores do Carioca menores quando comparados aos demais, ao mesmo tempo que, entre o A320 e o Diplomata, os valores não diferiram significativamente (Figura 3A). Ademais, o Carioca apresentou valores significativamente mais elevados quando submetido ao regime irrigado em comparação ao cultivo sob déficit hídrico. Para os demais materiais, porém, não houve diferença significativa quando feita a mesma comparação.

Nas medidas realizadas com folhas adaptadas à luz, houve diferença significativa entre os regimes (com e sem irrigação) e entre os genótipos analisados sob déficit hídrico (Figura 4).

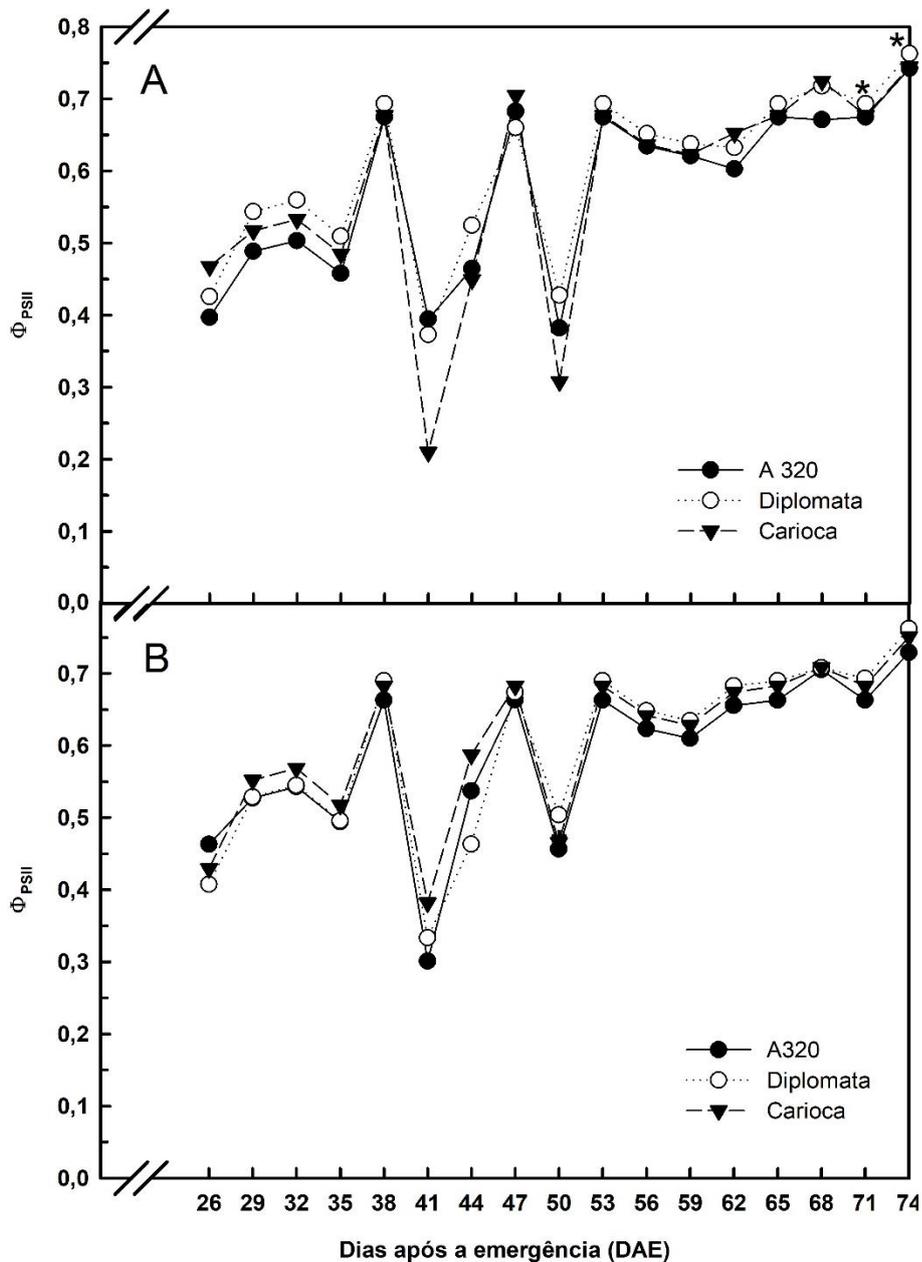


Figura 4. Valores do rendimento quântico efetivo (Φ_{PSII}) às 10 horas dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados em regime sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; o asterisco (*) indica que houve diferença significativa na data avaliada para cada regime de irrigação (SNK, $P < 0,05$).

Desta forma, aos 50 DAE os valores do Φ_{PSII} para os genótipos irrigados continuamente foram superiores aos dos mesmos materiais que passaram por déficit hídrico (Figura 4). Já aos 71 e 74 DAE, houve diferença significativa entre os genótipos submetidos ao déficit hídrico; sendo os valores do Diplomata significativamente superiores aos do A320, ao passo que o Carioca se manteve indiferente (Figura 4A).

Para os valores da ETR, aos 26 DAE o Carioca obteve valores significativamente mais elevados que os demais quando avaliados sem irrigação, ao passo que o Diplomata e o A320 foram estatisticamente iguais (Figura 5A). Já entre os genótipos irrigados, para este mesmo dia, o A320 obteve valores significativamente mais elevados quando comparado aos demais, ao passo que o Diplomata e o Carioca foram estatisticamente indiferentes (Figura 5B).

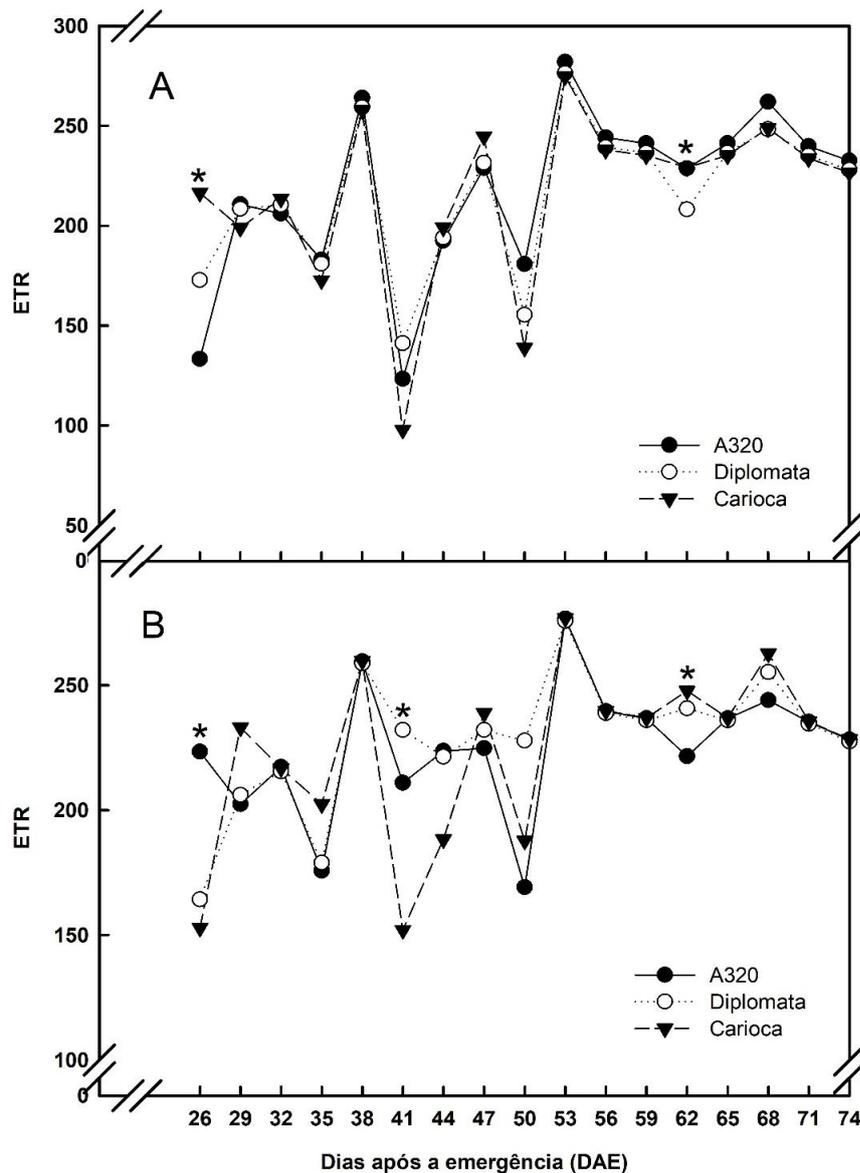


Figura 5. Valores da taxa de transporte de elétrons (ETR) às 10 horas dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados em regime sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa na data avaliada para cada regime de irrigação (SNK, $P < 0,05$).

Ao serem comparados os dois regimes (com e sem irrigação), ainda aos 26 DAE, o A320 e o Carioca apresentaram valores significativamente mais elevados quando irrigado. Já o Diplomata, neste dia, não diferiu significativamente quando comparando entre os dois regimes. Aos 62 DAE, quando comparados sob regime irrigado, o genótipo Carioca obteve valores significativamente mais elevados em comparação ao A320, não diferindo estatisticamente do Diplomata (Figura 5B); diferente do ocorrido no regime sem irrigação, onde o Diplomata apresentou valores significativamente inferiores em relação ao A320 e ao Carioca (Figura 5A), sendo estes estatisticamente indiferentes. Nesta mesma data, ao comparar os genótipos entre os regimes (com e sem irrigação), o genótipo Diplomata foi o único que diferiu significativamente, enquanto o Carioca e o A320 não diferiram entre si. Aos 68 DAE, porém, não houve diferença entre os genótipos dentro de cada regime. Ainda ao comparar os genótipos sob os dois regimes, o A320 submetido à irrigação obteve valores significativamente maiores em comparação ao cultivo sem irrigação, ao passo que o Carioca e o Diplomata foram estatisticamente indiferentes. Já aos 41 DAE, houve diferença significativa entre os genótipos quando comparados no regime irrigado, sendo os valores do A320 e do Diplomata significativamente mais elevados que o Carioca (Figura 5B). Além disso, no mesmo dia, os valores dos genótipos irrigados superaram significativamente os valores dos genótipos submetidos ao déficit hídrico; o que também ocorrera aos 50 DAE, quando os genótipos irrigados obtiveram valores significativamente mais elevados em comparação aos genótipos cultivados sem irrigação.

Quanto aos valores de NPQ, houve diferença significativa aos 35 DAE para os dois regimes (com e sem irrigação), quando o Carioca obteve valores significativamente mais elevados em comparação ao A320 e ao Diplomata, que foram estatisticamente indiferentes (Figuras 6A e B). Ademais, houve diferença significativa entre os genótipos quando comparados entre os dois regimes (com e sem irrigação), sendo os valores dos genótipos do regime irrigado significativamente mais elevados.

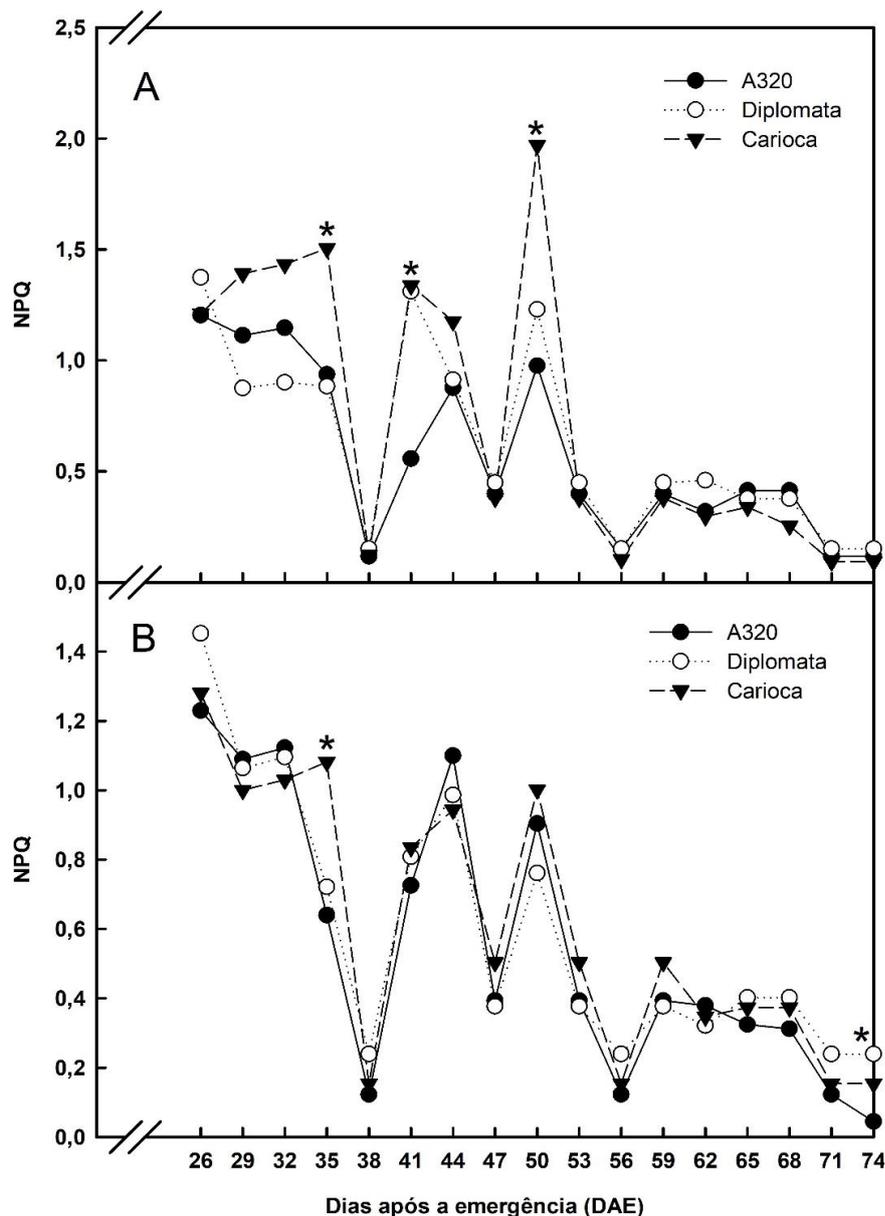


Figura 6. Valores da dissipação não-fotoquímica alternativa (NPQ) às 10 horas dos três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados em regime sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem cinco repetições por tratamento para cada fator (com e sem irrigação), para cada data de amostragem; O asterisco (*) indica que houve diferença significativa na data avaliada para cada regime de irrigação (SNK, $P < 0,05$).

No 41º dia, porém, houve diferença significativa entre os genótipos cultivados sem irrigação, sendo os valores da NPQ do Diplomata e do Carioca significativamente superiores aos do A320 (Figura 6A), enquanto que entre os genótipos cultivados sob irrigação contínua não houve diferença. Quando comparados os dois regimes, o Diplomata e Carioca diferiram significativamente, sendo os valores do regime sem irrigação significativamente superiores; o que, de fato, não ocorrera com o A320. Aos 50 DAE, quando avaliados sem irrigação, os genótipos apresentaram diferenças significativas, sendo o valor da NPQ do Carioca significativamente superior a dos demais, com os valores do A320 e do Diplomata estatisticamente indiferentes (Figura 6A). Ademais, quando comparado entre os dois regimes, o Carioca apresentou valores significativamente superiores da NPQ quando cultivado sem

irrigação. No final, aos 74 DAE, houve diferença significativa entre os genótipos no regime com irrigação, sendo os valores do Diplomata significativamente mais elevados quando comparado aos demais, enquanto que os valores do A320 foram significativamente inferiores (Figura 6B).

6.4.2 Componentes de produção

Os componentes de produção foram avaliados na maturação fisiológica (74 DAE), através do número de vagens por planta (NV), número de grãos por vagem (NGV), massa seca de 100 grãos (MS100G) e produtividade de grãos (PG) (Tabela 1). Para o NV, houve redução percentual significativa entre os genótipos quando avaliados nos dois regimes (com e sem irrigação), sendo os valores dos genótipos irrigados maiores. No entanto, sem o uso da irrigação o Diplomata apresentou valores de NV significativamente mais elevados em comparação ao Carioca, que obteve valores significativamente inferiores aos demais, enquanto o A320 não diferiu dos demais. Em relação ao NGV, houve redução percentual significativa para o Carioca quando comparado sob os dois regimes (com e sem irrigação), sendo os valores do regime irrigado significativamente mais elevados, não havendo diferença percentual significativa entre os genótipos comparados em cada regime. Quanto a MS100G, o A320 apresentou valores significativamente inferiores ao Diplomata e ao Carioca sob os dois regimes, sendo estes dois últimos indiferentes entre si. Já em relação a PG, houve diferença significativa entre os genótipos dentro de cada regime e entre os regimes, sendo os valores do Carioca significativamente inferiores quando comparado ao Diplomata e ao A320 no cultivo sem irrigação. Contudo, o Carioca e o Diplomata, quando irrigados, apresentaram valores significativamente maiores de PG que o A320. Ademais, todos os genótipos quando cultivados no regime irrigado apresentaram valores percentuais significativamente superiores àqueles sem irrigação (Tabela 1).

Tabela 1. Relação entre o número de vagens (NV) e número de grãos por vagem (NGV) por planta, massa seca de 100 grãos (MS100, em %) e produtividade de grãos (PG, em %) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca), com (I) e sem irrigação (S), representados em termos percentuais.

Genótipos	NV		NGV		MS100G		PG	
	S	I	S	I	S	I	S	I
A320	67%	100%	93%	100%	88%	100%	80%	100%
Diplomata	72%	100%	98%	100%	87,5%	100%	79%	100%
Carioca	53%	100%	82%	100%	86,5%	100%	65,5%	100%
CV%	6,9		8,4		6,81		5,51	

Os resultados apresentados nas colunas de letra S (sem irrigação) indicam o total em termos percentuais relativos aos resultados apresentados nas colunas de letra I (com irrigação).

6.5 DISCUSSÃO

No decurso do experimento, com eventuais reduções na disponibilidade de água, foi observado que os mínimos valores do Ψ_a dos genótipos A320 e Diplomata ficaram em torno de -0,6 Mpa, diferindo do Carioca que chegou à -0,8 MPa. Com isso, concluímos que o A320 e o Diplomata mantiveram alto Ψ_a mesmo sob seca moderada (-0,8 MPa) (Figura 1). É sabido, entretanto, que a restrição de água causa forte comprometimento da fotossíntese no feijoeiro comum – mesmo com déficit hídrico leve (Macedo *et al.*, 2019; Santos *et al.* 2004, 2006). Por outro lado, a manutenção de um alto conteúdo em água na parte aérea pode aliviar os efeitos da seca e os danos no aparato fotossintético. Sob déficit hídrico moderado, Santos *et al.*, (2009b) encontraram valores do Ψ_a do A320 (-0,35 MPa) maiores que o do Carioca (-0,67 MPa), corroborando a superioridade na manutenção do conteúdo em água foliar do A320 encontrado neste experimento, assim como encontrado por Pimentel *et al.*, (1990). Nesse sentido, assim como nos resultados encontrados por Santos *et al.*, (2009); Pimentel *et al.*, (1999), o controle estomático do A320 possibilitou a manutenção de um alto Ψ_a . Por conseguinte, Macedo *et al.*, (2019) também demonstraram a capacidade do – genótipo termotolerante Diplomata (PIMENTEL *et al.*, 2013) em tolerar o déficit hídrico mesmo em condições severas, o que vai de acordo com os resultados deste ensaio, quando o Diplomata, juntamente com o A320, manteve um maior Ψ_a durante os períodos em que a redução da disponibilidade de água se intensificou.

Durante todo o ensaio a redução do F_v/F_m atingiu valores mínimos em torno de 0,75, o que representa um decréscimo de 9%, corroborando os resultados encontrados por Torabian *et al.*, (2018) ao avaliarem genótipos de feijoeiro comum, também sob seca moderada. Rivas *et al.*, (2016) ao avaliarem dois genótipos de feijão-caupi sob déficit hídrico perceberam uma diminuição no F_v/F_m com o decréscimo do Ψ_a , sendo os valores do genótipo tolerante significativamente mais elevados em comparação ao sensível; ainda, nesse mesmo trabalho, a diminuição do F_v/F_m , por sua vez, foi acompanhada da queda da taxa de A em razão da redução da g_s . De acordo com Brestic and Zivcak (2013), os resultados de diversos grupos de pesquisa têm demonstrado que a inibição da fotossíntese sob seca moderada é causada, primariamente, pelo comportamento estomático, sendo a assimilação de CO_2 reduzida mesmo sob seca moderada. Ademais, ainda segundo Brestic and Zivcak (2013), em condições de campo a regulação estomática da transpiração é o primeiro evento em resposta ao déficit hídrico. Guidi *et al.*, (2019) afirmam que a redução do F_v/F_m é considerada um bom indicador de fotoinibição. Compreendamos o termo “fotoinibição” como um processo reversível ou não, caracterizado pela redução do potencial fotossintético no momento em que a atividade dos fotossistemas, com produção de poder redutor ($NADPH_2$) e de energia química (ATP) é máxima, devido à alta DFFF, mas, em contrapartida, a taxa de assimilação de CO_2 (etapa bioquímica) é reduzida por um estresse (Long *et al.*, 1994). Contudo, a extensão da fotoinibição depende do balanço entre os fotodanos e os mecanismos de reparação do FSII (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 2012).

Apesar de o processo evolutivo ter levado as plantas a maximizar a interceptação de luz para fotossíntese, juntamente à redução do potencial de danos decorrentes do excesso de energia do aparato fotossintético (Adams *et al.* 2013), segundo Pimentel (2014), quando há um excesso na DFFF na presença de O_2 , pode ocorrer dano fotooxidativo, causando prejuízos ao aparato fotossintético; frequentemente avaliado através do F_v/F_m , especialmente em áreas marginais para a agricultura submetida à alta DFFF e outros estresses abióticos (Pimentel, 2006). Santos *et al.*, (2009b), ao avaliarem cinco genótipos de feijoeiro comum sob déficit hídrico moderado submetidos a uma DFFF de $600 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, encontraram valores do Ψ_a do genótipo A320 significativamente maiores que o do Carioca. Todavia, Santos *et al.*, (2009b), observaram que os valores da ETR do A320 foram inferiores quando comparados ao Carioca no máximo estresse e após a reidratação, diferindo dos resultados encontrados neste experimento.

Como observado, a redução do Ψ_a foi acompanhada da queda dos valores do Φ_{PSII} , sendo o genótipo Carioca mais sensível que os demais quando submetido ao déficit hídrico, revelando sua maior sensibilidade perante os demais genótipos avaliados sob seca. Esses dados estão de acordo com as observações feitas por Ribeiro *et al.*, (2004), onde, sob condições ambientais ótimas, o genótipo Carioca apresentou maiores valores de g_s e, por conseguinte, maior capacidade fotossintética, embora tenha sido mais afetado pelas mudanças diárias do déficit de pressão de vapor (DPV) e da temperatura. A extensão da fotoinibição, em todo caso, depende do balanço entre o fotodano e os mecanismos de reparação do FS II (Demming-Adams *et al.*, 2012), sendo que o FS I é menos frequentemente danificado devido à eficiência dos mecanismos de fotoproteção que previnem a fotoinibição (Gururani *et al.*, 2015). Rivas *et al.*, (2016), comprovaram que a redução do Φ_{PSII} é diretamente proporcional à intensificação do déficit hídrico que, no que lhe concerne, leva a uma redução da A em razão da diminuição da g_s e do próprio Φ_{PSII} . Santos *et al.*, (2009), ainda, reconheceram o decréscimo nos valores do Φ_{PSII} ao avaliar cinco genótipos de feijoeiro comum sob déficit hídrico moderado. Todavia, sob condições bem hidratadas, o Carioca demonstrou valores do Φ_{PSII} elevados, o que pode ser devido à sua superioridade quanto à temperatura crítica (T_c) para danos nos fotossistemas (RIBEIRO *et al.*, 2015). Já o genótipo Diplomata, um material termotolerante (PIMENTEL *et al.*, 2013), manteve valores significativamente mais elevados do Φ_{PSII} – mesmo sob déficit hídrico, corroborando os resultados encontrados por Macedo *et al.*, (2019). Levando em conta que o Φ_{PSII} é a variável mais utilizada para medir o rendimento efetivo do FS II (Genty *et al.*, 1989; Maxwell e Johnson, 2000), esses dados refletem, indiretamente, as condições de assimilação de carbono; uma vez, se os processos fotoquímicos e bioquímicos da fotossíntese estiverem equilibrados sob condições não estressadas, o Φ_{PSII} pode ser correlacionado com o rendimento quântico da fixação de CO_2 (BRESTIC e ZIVCAK, 2013). Ademais, segundo Yordanov (2003), o déficit hídrico aumenta mais a inativação dos centros de reação em genótipos de feijoeiro sensíveis do que em plantas tolerantes.

Assim como o Φ_{PSII} , a ETR acompanhou o Ψ_a . Desta forma, ao considerarmos a ETR como uma medida geral da atividade fotoquímica real, podemos concluir, através dos dados apresentados nesse experimento, que a atividade fotoquímica foi reduzida nos momentos em que houve déficit hídrico um pouco mais intenso. Esses resultados, portanto, estão de acordo com Santos *et al.*, (2009b), onde o decréscimo nos valores de ETR ocorreram, também, quando o Ψ_a atingiu valores mínimos ao avaliar genótipos de feijoeiro comum. Todavia, os resultados encontrados por Rivas *et al.*, (2016), demonstraram, ao observar o comportamento de genótipos de feijão-caupi, que os valores de ETR podem reduzir desde o início da redução da disponibilidade de água para as plantas. Sob saturação luminosa (média de $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), os valores do genótipo Carioca refletiram uma maior sensibilidade, variando entre 90 e $130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, nos dias em que o Ψ_a atingira valores mais negativos. Entretanto, diferentemente do observado por Santos *et al.*, (2009b), o Carioca apresentou valores menores para a ETR em comparação ao A320 sob seca moderada ao serem submetidos a uma DFFF de $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

A NPQ, por sua vez, representa o processo de rápida e reversível dissipação térmica da energia luminosa absorvida na antena FS II, sendo que os seus resultados, entretanto, comprometem os valores do Φ_{PSII} (RUBAN *et al.*, 2012). Desta forma, sob condições de déficit hídrico, o genótipo Carioca apresentou valores mais elevados de dissipação térmica, a NPQ, – acompanhando os dias em que o Ψ_a atingiu valores mais negativos. Rivas *et al.*, (2016) também observaram um aumento significativo nos valores da NPQ no decorrer do déficit hídrico, reforçando, portanto, os resultados encontrados por Santos *et al.*, (2009). Todavia, os valores da NPQ podem assumir números elevados mesmo em genótipos mais tolerantes à seca, prevenindo danos ao aparato fotossintético, como visto aos 41 DAE com o Diplomata, assim

como os resultados encontrados por Macedo *et al.*, (2019). De acordo com Pimentel (2014), frequentemente, o excesso da energia absorvida pelos Centros de Reação sob alto DFFF pode ser dissipado como calor – sendo este fenômeno chamado de extinção não-fotoquímica alternativa (NPQ). Brestic e Zivcak (2013) reforçam esta afirmação, afirmando que o aumento da fotorespiração não é suficiente para dissipar o excesso de energia nos complexos antena do FS II, levando, conseqüentemente, à um aumento na dissipação de energia na forma de calor para minimizar os fotodanos nos centros de reação do FS II. Vale salientar, no entanto, que a extensão da fotoinibição está associada com um equilíbrio entre a taxa de fotodano e seu reparo, sendo a seca responsável por um desequilíbrio entre a captura de luz e seu uso (TAKAHASHI e BADGER, 2011). Portanto, a alteração do ΔpH na membrana, acionado pela paralização do transporte de elétrons (compostos reduzidos) e, conseqüente, paralização da ATPase e o seu transporte de H^+ , fornece um feedback sobre a eficiência da captação de luz na membrana dos tilacoides (RUBAN, 2016).

6.6 CONCLUSÃO

Após a avaliação do comportamento dos três genótipos durante todo o ciclo, onde secas moderadas ocorreram de forma intermitente, concluiu-se que o Diplomata e o A32 são mais tolerantes a seca em comparação ao Carioc, o que pode ser visto através do Ψ_a , F_v/F_m , Φ_{PSII} e a ETR durante os períodos em que a seca foi mais intensa, coincidindo, sobretudo, com o período de pré-floração e floração. Assim, em condições de saturação luminosa (média de 900 $\mu\text{mols m}^{-2} \text{s}^{-1}$) tanto o genótipo termotolerante Diplomata (PIMENTEL *et al.* 2013) quanto o A320 com bom controle estomático (PIMENTEL e PEREZ 2000) podem ser considerados mais tolerantes à seca que o Carioca.

6.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, W.W.; MULLER, O.; COHU, C.M.; DEMMIG-ADAMS, B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? V. 117, p. 31-44, 2013.

AHMEDM, M.A; PASSIOURA, J; CARMINAT, A. Hydraulic processes in roots and the rhizosphere pertinent to increasing yield of water-limited grain crops: a critical review. Journal of Experimental Botany, Vol. 69, No. 13 p. 3255–3265, 2018.

ASSEFA, T; MAHAMA, A.A; BROWN, A.V; CANNON, E.K.S; RUBYOGO, J.C; RAO, I.M; BLAIR, M.W; CANNON, S.B. A review of breeding objectives, genomic resources, and marker-assisted methods in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Mol Breeding, 39: 20, 2019.

ASSEFA, T.; BEEBE, S.; RAO, I. M.; CUASQUER, J.; DUQUE, M. C.; RIVERA, M. *et al.* Pod harvest index as a selection criterion to improve drought resistance in white pea bean. Field Crop Res. v. 148, p. 24–33, 2013.

BAKER, N.R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, V. 55, N. 403, p. 1607–1621, 2004.

BEEBE, S.E. Common bean breeding in the tropics. *Plant Breed Rev.*, v. 36, p. 357–426, 2012.

BOYER, J.S. Water deficits and photosynthesis. In: Kozlovski TT (ed.) *Water Deficits and Plant Growth IV*. Academic Press, New York, p 154–191, 1978.

BOYER, J.S.; BYRNE, P.; CASSMAN, K.G.; COOPER, M.; DELMER, D.; GREENE, T.; GRUIS, F.; HABBEN, F.; HAUSMANN, N.; KENNY, N.; LAFITTE, R.; PASZKIEWICZ, S.; PORTER, D.; SCHLEGEL, A.; SCHUSSLER, J.; SETTER, T.; SHANAHAN, J.; SHARP, R.E.; VYN, T.J.; WARNER, D.; GAFFNEY, J. The U.S. drought of 2012 in perspective: A call to action. *Global Food Security*, v. 2, p. 139–143, 2013.

BRESTIC, M.; ZIVCAK M. PSII Fluorescence Techniques for Measurement of Drought and High Temperature Stress Signal in Crop Plants: Protocols and Applications. *Molecular Stress Physiology of Plants*. p.87-131, 2013.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol.* 172(1):11-21, 2006.

FLEXAS, J., BOTA, J., GALMÉS, J., MEDRANO, H., RIBAS-CARBÓ, M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant.* v. 127, p. 343–352, 2006.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J-M.; BAKER, N.R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, p. 87-92, 1989.

GUIDI, L.; LO PICCOLO, E.; LANDI, M. Chlorophyll Fluorescence, Photoinhibition and Abiotic Stress: Does it Make Any Difference the Fact to Be a C3 or C4 Species? *Frontiers in Plant Science*, V. 10, 2019.

LONG, S.P.; ZHU, X.; NAIDU, S.L.; ORT, D.R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant, Cell and Environment*. V. 29, 315 – 330, 2006.

LONGENBERGER, P.S.; SMITH, C.W.; DUKE, S.E.; MCMICHAEL, B.L. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton. *Euphytica* 166, p. 25–33, 2009.

MACEDO, D.C.; LIMA, G.R.; BARROS, R.L.N.; PIMENTEL, C. The intensity of and recovery from photoinhibition under drought in a thermotolerant common bean compared to drought tolerant genotypes. *Biologia Plantarum* 63: 465-473, 2019.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll Fluorescence: a practical guide. *J Exp Bot* n.55, p.659–668, 2000.

MURCHIE, E.H., LAWSON, T.: Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. - J. Exp. Bot. 13: 3983-3998, 2013.

PIMENTEL, C. Photoinhibition in a C4 plant, *Zea mays* L.: a minireview. Theor. Exp. Plant Physiol. V. 26, p. 157-165, 2014.

PIMENTEL, C. Efficiency of nutrient use by crops for low input agro-environments. In: Focus on plant agriculture 1. Nitrogen nutrition in plant productivity (Eds. Singh, R.P., Shankar, N. and Jaiwal, P.W.) Studium Press, p. 277-328, 2006.

PIMENTEL, C.; JACOB NETO, J.; GOI, S.R.; PESSANHA, G.G. Efeito do estresse hídrico em genótipos de *Phaseolus vulgaris* L., em simbiose com o *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli*. Turrialba, v.40, p.521-526, 1990.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris* L. Physiology Plantarum, Scandinavica, v. 106, p. 184-198, 1999.

PIMENTEL, C.; PEREZ, J. DE LA CRUZ. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. Pesq. Agropec. bras., Brasília, v. 35, n. 1, p. 31-39, 2000.

PIMENTEL, C.; RIBEIRO, R.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. In vivo temperature limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. Environmental and Experimental Botany, 91, p. 84-89, 2013.

RAO, I. M. "Advances in improving adaptation of common bean and Brachiaria forage grasses to abiotic stresses in the tropics," in Handbook of Plant and Crop Physiology, ed M. Pessaraki (Boca Raton, FL: CRC Press; Taylor and Francis Group), p.847-889, 2014.

RIBEIRO, R.V.; SANTOS, M.G.; SOUZA, G.M.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F.; ANGELOCCI, L.R.; PIMENTEL, C. Environmental effects on photosynthetic capacity of bean genotypes. Pesq. agropec. bras., Brasília, v.39, n.7, p.615-623, 2004.

RIBEIRO, R.V.; SANTOS, M.G.; PIMENTEL, C.; MACHADO, E.C.; OLIVEIRA, R.F. Can the critical temperature for photochemical damage in common bean plants be changed after a drought event? Bragantia, Campinas, v. 74, n. 4, p.374-378, 2015.

RIVAS, R.; FALCÃO, H.M.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C.; SANTOS, M.G. Drought tolerance in cowpea species is driven by less sensitivity of leaf gas exchange to water deficit and rapid recovery of photosynthesis after rehydration. South African Journal of Botany, v. 103, p. 101-107, 2016.

RUBAN, A.V. Nonphotochemical Chlorophyll Fluorescence Quenching: Mechanism and Effectiveness in Protecting Plants from Photodamage. Plant Physiology, v. 170, p. 1903-1916, 2016.

RUBAN, A.V.; JOHNSON, M.P.; DUFFY, C.D.P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochimica et Biophysica Acta* 1817, p. 167–181, 2012.

SANTOS, M.G.; PIMENTEL, C. Daily balance of leaf sugars and amino acids as indicators of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) metabolic response and drought intensity. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, v. 15, n. 1, 2009.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; MACHADO, E.C.; PIMENTEL, C. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *Biologia Plantarum*, v. 53, n. 2, p. 229-236, 2009.

SANTOS, M.G., RIBEIRO, R.V., OLIVEIRA, R.F., MACHADO, E.C., PIMENTEL, C.: The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. - *Plant Sci.* 170: 659-664, 2006.

SANTOS, M.G.; RIBEIRO, R.V.; OLIVEIRA, R.F.; PIMENTEL, C. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus application in *Phaseolus vulgaris* L. under drought. *Braz. J. Plant Physiol.*, 16(3):171-179, 2004.

SCHREIBER, U., BILGER, W., NEUBAUER, C.: Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. - In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (ed.): *Ecophysiology of Photosynthesis*. p. 49-70. Springer, Berlin 1994.

TAKAHASHI, S.; BADGER, M.R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, Vol. 16, n. 1, 2011.

TORABIAN, S; SHAKIBA, M.R; NASAB, A.D.M; TOORCHI, M. Leaf gas exchange and grain yield of common bean exposed to spermidine under water stress. *Photosynthetica* 56 (4): 1387-1397, 2018.

VIEIRA, C., DE PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. Feijão. 2ª Edição revisada e ampliada. Viçosa: Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, 2006, 600p.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulgarian Journal of Plant Physiology Special Issue* 187–206, 2003.

7 CAPÍTULO III

ANÁLISE DE CRESCIMENTO DE TRÊS GENÓTIPOS DE FEIJOEIRO COMUM SUBMETIDOS À DÉFICIT HÍDRICO MODERADO

RESUMO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é considerado um dos vegetais de grãos comestíveis mais importantes do mundo, mas é muito sensível ao déficit hídrico. Cerca de 80% da produção de feijão comum nos países subdesenvolvidos é usada como uma cultura de subsistência nas regiões semiáridas, que por sua vez são afetadas pela escassez de água. A tolerância à seca de genótipos de feijoeiro foi avaliada através de um ensaio instalado no campo experimental do departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Brasil, em 2018, no período de agosto à outubro, através de variáveis de crescimento da cultura, como: a taxa de crescimento da cultura (TCC), o índice de área foliar (IAF) e a taxa de assimilação líquida (TAL), além do conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) e dos componentes de produção de três genótipos de feijoeiro comum [*Phaseolus vulgaris* L.] (A320, Diplomata e Carioca). O teste, por sua vez, foi conduzido em um Argissolo vermelho amarelo sob condições de Densidade de Fluxo Fotossintético Fotossintético (DFFF) (média de $900 \mu\text{mols m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em um delineamento experimental em blocos ao acaso em esquema fatorial 2x3. Concluiu-se que o Diplomata apresentou características desejáveis para utilização sob as duas condições de cultivo (seco e irrigação contínua), o que pode ser verificado através das variáveis da análise de crescimento, como TCC, IAF, o que pode ter favorecido uma alta taxa fotossintética mesmo em condições de déficit hídrico; assim como o pico tardio da TAL sob os dois tratamentos (com e sem irrigação) em comparação aos demais genótipos (40 DAE). Ademais, os dados do CPSF conciliam com uma produção de grãos PG estável sob as duas condições de cultivo, confirmando a boa performance do cultivar. Já considerando-se apenas o cultivo sob déficit hídrico, tanto o Diplomata quanto o A320 podem ser considerados mais tolerantes à seca que o Carioca, o que pode ser confirmado através de uma PG significativamente mais elevada sob essas condições.

Palavras-chave: comportamento, grãos, produtividade.

ABSTRACT

The common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is considered one of the most important edible grain vegetables in the world, but it is considered very sensitive to water deficit. About 80% of common bean production in underdeveloped countries is used as a culture of subsistence in semiarid regions, which, in turn, are affected by water scarcity. The drought tolerance of common bean genotypes was evaluated through an essay installed in the experimental field of Crop Science department of the Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, Brazil, in 2018, during the period from August to October, for the evaluation of crop growth variables, such as: crop growth rate (CGR), leaf area index (LAI) and net assimilation rate (NAR), in addition to leaf soluble protein content (LSPC) and yield components of three common bean genotypes [*Phaseolus vulgaris* L.] (A320, Diplomat and Carioca). The test, in turn, was conducted in soil classified as Kanhapudalf, under saturating Photosynthetic Photon Flux Density (PPFD) conditions (mean of 900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in a 2x3 factorial. It was concluded that Diplomat presents desirable characteristics for use under two cultivation conditions (drought and continuous irrigation), or that can be traced through growth analysis variables, such as TCC, IAF, that it can be favored a high photosynthetic rate even in conditions of water deficit; as well as the peak delay of TAL under two conditions (drought and continuous irrigation) compared to the other genotypes at 40 DAE. Furthermore, the CPSF data, which, in any case, corroborate stable grain yield (GY), under two cultivation conditions, confirm the cultivar's performance. Already, considering only the cultivation under water deficit, both Diplomat and A320 can be considered more drought tolerant than Carioca, which can be confirmed by significantly greater GY in these conditions.

Key words: behavior, grains, yield.

7.1 INTRODUÇÃO

Dentre as leguminosas de grãos cultivadas para o consumo humano, o feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) ocupa um papel fundamental (POLANIA *et al.*, 2016), se considerarmos o papel do feijoeiro comum na manutenção da segurança alimentar. Isto porque ele é uma importante fonte de proteína vegetal na América Latina, África e partes da Ásia (CARDOSO *et al.*, 2012). Seu alto teor de proteínas, fibras, carboidratos complexos, vitaminas (folato) e minerais (Cu, Ca, Fe, Mg, Mn, Zn), o destacam como um alimento de alta qualidade (MIKLAS *et al.*, 2006). Todavia, para o seu cultivo, o déficit hídrico se configura como o estresse abiótico com maior potencial de impacto na produtividade do feijoeiro, podendo levar à uma redução no rendimento de sementes em mais de 60% da produtividade (BEEBE *et al.*, 2013). Essa sensibilidade do feijoeiro à falta d'água, entretanto, assume um papel importante, visto que o feijoeiro comum é tipicamente cultivado por pequenos agricultores, utilizando baixo nível tecnológico em países em desenvolvimento de regiões tropicais, o que leva a baixíssimas produtividades (MCCLEAN *et al.*, 2011). Todavia, algumas características como um maior controle estomático, o enraizamento profundo e, sobretudo, a manutenção da área foliar após a floração permitem uma maior adaptação do feijoeiro às condições de baixo suprimento hídrico (VIEIRA *et al.* 2006). Ademais, uma maior capacidade de translocação de carbono para as vagens é uma característica desejável para adaptação a seca (CUELLAR-ORTIZ, 2008), e em espécies tolerantes a seca, uma série de modificações bioquímicas e morfológicas em resposta ao déficit hídrico podem contribuir para a tolerância da cultura, tendo o feijoeiro comum o desenvolvimento do sistema radicular e um maior controle estomático as principais características de tolerância à dessecação (PIMENTEL, 2006).

Alguns genótipos como o A222 e o A320 apresentam um rápido fechamento estomático sob desidratação, o que possibilita a manutenção de um potencial de água de base na folha mais alto (PIMENTEL *et al.*, 1990, PIMENTEL e PÉREZ, 2000; SANTOS *et al.*, 2009b). Um maior desenvolvimento radicular, como é o caso do BAT 477 também pode ser considerado de grande importância quando falamos de tolerância à dessecação (BEEBE *et al.*, 2013). Desta forma, a utilização de genótipos mais tolerantes à seca é de grande importância para os pequenos agricultores, com cultivo de baixa tecnologia, em áreas consideradas marginais para a agricultura (PIMENTEL, 2006). Nesse sentido, o objetivo deste estudo foi avaliar as respostas de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca), quando submetidos ao déficit hídrico e à irrigação contínua quanto ao crescimento, através das variáveis de crescimento: TCC, IAF e TAL, bem como o conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) e à produtividade da cultura.

7.2 MATERIAL E MÉTODOS

7.2.1 Descrição da área experimental e do clima

A resposta de três genótipos de feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) submetidos à seca e à irrigação contínua foi avaliada em experimento de campo. Para isso, foi conduzido um experimento de agosto à outubro de 2018, no Campo Experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), Seropédica, RJ, Brasil.

O clima da região é do tipo Aw, segundo a classificação de Köppen – com verão quente e chuvoso e inverno seco, e está situada a 22°45'S, 43°41'W e 40 m de altitude. O tipo de solo da área experimental é um Argissolo Vermelho Amarelo, cuja análise química na profundidade de 0-20 cm, revelou: pH em água 5,2; 2,4 cmol_c dm⁻³ de Ca; 1,0 cmol_c dm⁻³ de Mg; 0,1 cmol_c dm⁻³ de Al; 1,8 cmol_c dm⁻³ de H +Al; 3,2 mg dm⁻³ de P disponível, 61 mg dm⁻³ de K disponível e 67% de saturação de bases (V). 14.2 Material vegetal e condições de crescimento

O experimento foi semeado em agosto e colhido em outubro, período de baixa pluviosidade, sendo os valores da precipitação, temperatura máxima e mínima durante o período das análises registrados (Figura 1); enquanto que o valor médio da densidade do fluxo de fótons fotossintetizantes (DFFF) foi de 900 μmol m⁻² s⁻¹.

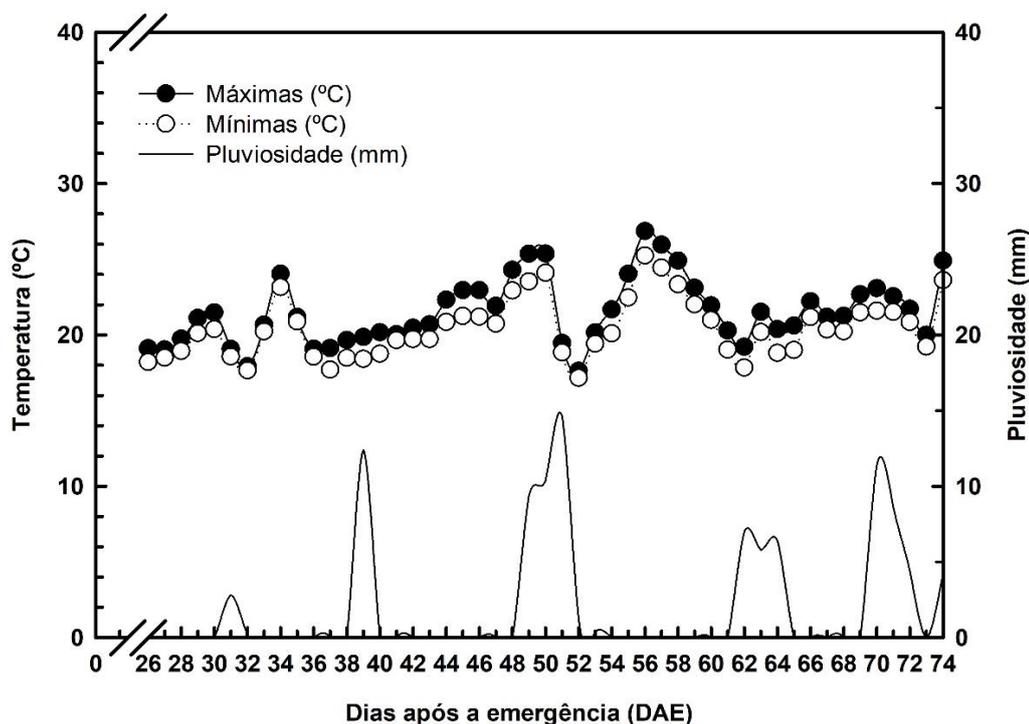


Figura 1. Valores máximos e mínimos de temperatura e precipitação desde o início da supressão da irrigação (26 DAE) até o final do experimento (74 DAE).

Este estudo foi realizado com os genótipos: Carioca, material comumente utilizado no Brasil, o A320, com alto controle estomático (PIMENTEL e PEREZ 2000), e o Diplomata, um genótipo que apresenta tolerância à altas temperaturas, com alto rendimento sob essas condições (PIMENTEL *et al.* 2013). Todas as sementes foram inoculadas com *Rhizobium tropici*, estirpes BR-322 e BR-520, obtidas na Embrapa, de acordo com as recomendações de Hungria; Campos; Mendes (2003). Cada parcela foi constituída de cinco linhas de 5 m de comprimento por 2,5 m de largura, com espaçamento entre linhas de 0,5 m, sendo todas fertilizadas com o equivalente a 90 kg ha⁻¹ de P (como superfosfato simples) e 20 kg ha⁻¹ de K (como cloreto de potássio), com adubação complementar equivalente a 40 kg ha⁻¹ de N (como ureia), aplicada 25 dias após a emergência (DAE), segundo Vieira *et al.* (2006).

Todas as parcelas foram irrigadas diariamente até o início do acompanhamento da seca, sendo esta imposta aos 26 DAE, quando as plantas se encontravam no estágio V3 (primeira folha trifoliolada). A partir desta data, foi dado seguimento à irrigação do conjunto de parcelas destinada ao cultivo irrigado continuamente, enquanto o conjunto de parcelas mantidas sob as

condições climáticas locais não receberam irrigação suplementar, recebendo, portanto, apenas a água da precipitação.

7.2.2 Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF)

Durante todo o ensaio, o mesmo folíolo central da folha mais jovem totalmente expandida que foi usado para as medidas de fluorescência da clorofila *a* (processo não destrutivo), foi coletado para quantificar o conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF), como proposto por Bradford (1976), usando um espectrofotômetro Spectronic 20+ (Milton Roy, EUA). O CPSF, coletado nos dois tratamentos (com e sem irrigação), foi avaliado no dia anterior à adubação de cobertura (AC), aos 23 DAE; na pré-floração (PF), aos 34 DAE; na floração (F), aos 47 DAE; e no enchimento de vagens (EV), aos 55 DAE. As amostras foram coletadas entre 10 h e 11 h, quando a atividade fotossintética é mais alta (PIMENTEL *et al.*, 1999b, SANTOS *et al.* 2009a). Após a coleta, as folhas foram embrulhadas em papel alumínio e armazenadas imediatamente em nitrogênio líquido, sendo posteriormente levadas para o laboratório para análise.

7.2.3 Análise de crescimento

Para realizar a análise de crescimento, foram coletadas seis plantas ao acaso nas linhas ao lado da bordadura de cada parcela. As coletas foram iniciadas aos 26 DAE e espaçadas sete dias uma da outra até o fim do ciclo da cultura. A determinação da área foliar foi realizada por meio do integrador portátil de área foliar (LI-3000C), após todas as folhas serem destacadas da planta. Por conseguinte, as folhas e os ramos das plantas foram levados à estufa de ventilação forçada a 65°C até obter massa constante da parte aérea e, após a floração, os órgãos reprodutivos foram também secos e incluídos na massa da parte aérea. Os dados primários de massa seca de parte aérea e área foliar foram convertidos para biomassa por área de terreno explorado e índice de área foliar (IAF), respectivamente (HUNT, 1978). Já os dados primários por área de solo explorada foram obtidos dos valores alcançados por uma planta multiplicada pelo número de plantas. m⁻². A partir dos dados de massa seca de parte aérea e IAF, serão derivadas as taxas de crescimento da cultura (TCC) e de assimilação líquida (TAL) segundo a metodologia proposta por Hunt (1978).

7.2.5 Componentes de produção

Na maturidade fisiológica, aos 74 DAE, coletou-se as 2 linhas centrais da parcela descartando-se 0,5m da extremidade de cada linha, o que resultou em uma área útil de 4m². Na sequência, as plantas foram colocadas para secar ao sol, e posteriormente foram determinados os seguintes componentes de produção: n° de vagens/planta, n° de grãos/vagem e produção de grãos em kg.ha⁻¹.

7.2.6 Modelo experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi em blocos ao acaso em um esquema fatorial 2x3, com dois fatores (genótipos e condição hídrica): o primeiro fator com três níveis (A320, Diplomata e Carioca) e o segundo fator com dois níveis (com e sem irrigação). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) utilizando-se o programa R, e quando detectadas diferenças significativas, as médias foram comparadas e segregadas pelo teste de Student Newman Keuls a 5% de probabilidade.

7.3 RESULTADOS

7.3.1 Acúmulo de massa seca da parte aérea (MSPA) e área foliar

Acerca do acúmulo de massa seca da parte aérea (MSPA) por unidade área de solo explorado no tempo, ou seja, quanto a taxa de crescimento da cultura (TCC), foram observados valores máximos na prefloração, aos 33 DAE (Figura 2). Houve diferença significativa em todas as coletas sob condições de suprimento contínuo de água, enquanto sob condições de déficit hídrico, o Diplomata apresentou valores significativamente mais elevados aos 26, 40, 47 e 54 DAE, sendo que aos 26 DAE não houve diferença em relação ao Carioca e aos 40 DAE não diferiu em relação ao A320. Já aos 47 e 54 DAE, o Diplomata apresentou valores significativamente mais elevados que o Carioca que, por sua vez, foi significativamente superior ao A320. Nas condições de suprimento contínuo de água, o Diplomata apresentou valores significativamente mais altos em comparação ao A320 aos 26, 40, 47 e 54 DAE, não diferindo estatisticamente do Carioca. Todavia, aos 33 DAE, o Carioca apresentou valores mais elevados que o Diplomata, sendo este, significativamente superior ao A320. Os três genótipos, aos 26, 33 e 47 DAE, no entanto, diferiram significativamente quando comparados com e sem irrigação.

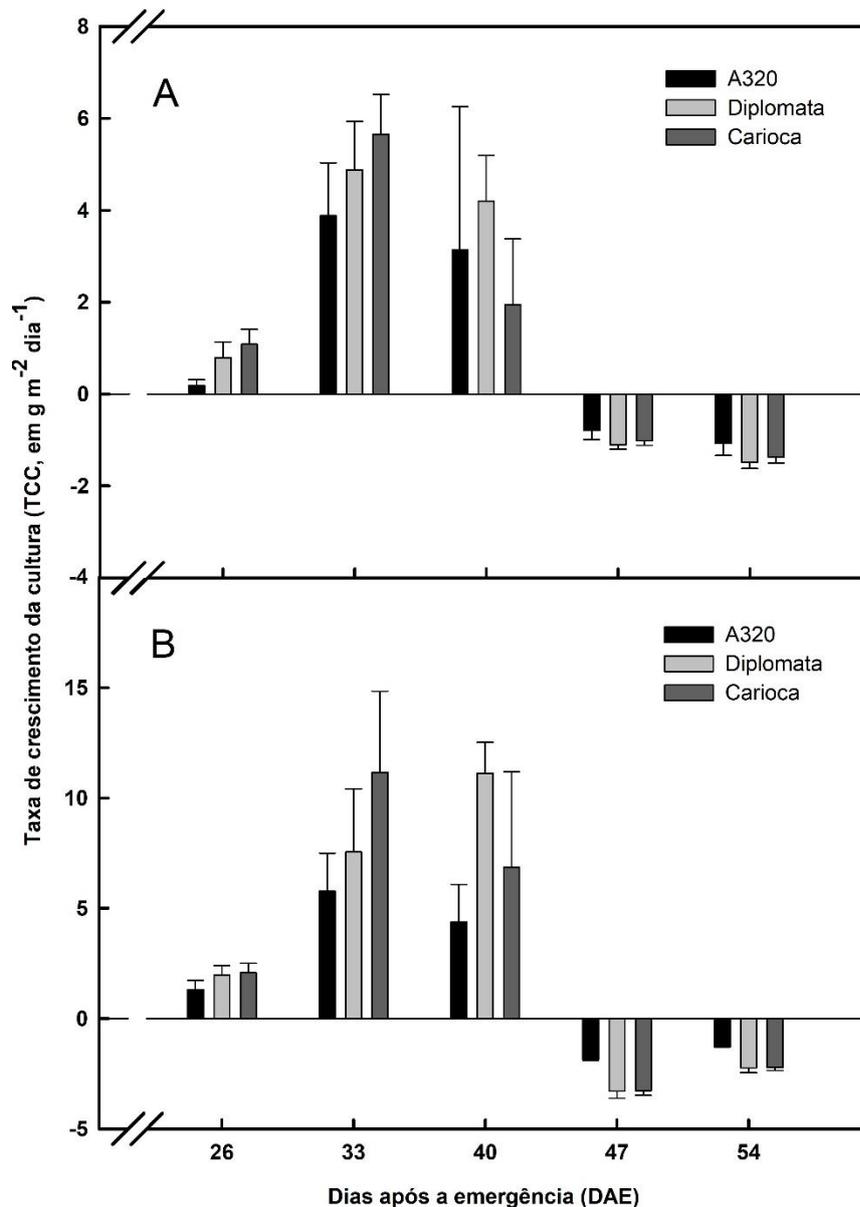


Figura 2. Taxa de crescimento da cultura (TCC, em g m⁻² dia⁻¹) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).

Ao longo do experimento, foram observadas diferenças significativas quanto ao índice de área foliar (IAF) em todas as datas em que houve coletas para análise de crescimento, sendo que o pico do IAF ocorreu aos 47 DAE para todos os genótipos, coincidindo com o período de floração (Figura 3). Durante a maior parte do ciclo da cultura, os genótipos Diplomata e Carioca mantiveram um IAF significativamente superior ao A320 nos dois regimes (com e sem irrigação). Sob condições de déficit hídrico, o Carioca apresentou um IAF significativamente superior aos demais genótipos aos 26, 33, 40 e 61 DAE, seguido pelo Diplomata que, por sua vez, foi superior ao A320, menos aos 40 DAE, quando o IAF do Diplomata não diferiu do A320. Já sob suprimento contínuo de água, o A320 manteve valores de IAF significativamente inferiores aos demais genótipos em todas as coletas, sendo que aos 26, 40 e 54 DAE o Carioca não diferiu estatisticamente do Diplomata, enquanto que aos 33, 47 e 61 DAE houve diferença

significativa entre o Carioca e o Diplomata, onde os valores do IAF do Carioca foram significativamente mais elevados (Figura 3). Todos os genótipos apresentaram valores significativamente mais elevados de IAF quando cultivados sob irrigação em comparação ao cultivo sem irrigação, exceto aos aso 26 DAE.

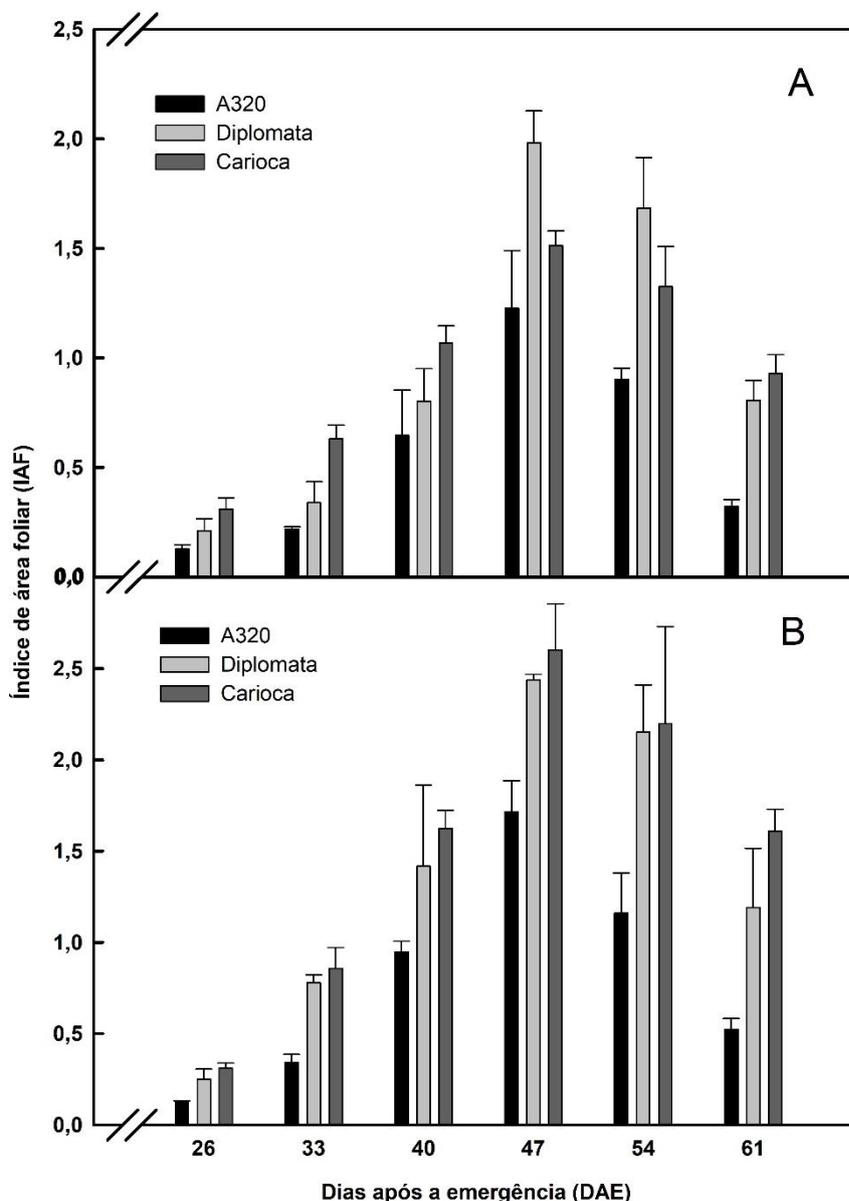


Figura 3. Índice de área foliar (IAF, em $m^2 m^{-2}$) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).

Por fim, a taxa de assimilação líquida (TAL), com exceção do Carioca irrigado, o qual atingiu valores máximos aos 40 DAE, os demais genótipos apresentaram valores máximos aos 33 DAE para todos os dois níveis; com diminuição progressiva nas coletas seguintes até atingir valores negativos (Figura 4). No enchimento de grãos a TAL foi negativa, um comportamento característico do feijoeiro comum, o qual apresenta um número inferior de vagens, quando comparado ao número inicial de flores (VIEIRA *et al.*, 2006). Com exceção da coleta realizada aos 47 DAE para ambos os níveis e da coleta aos 26 DAE sob irrigação contínua, houve

diferença significativa em todas as datas em ambos os níveis. Assim, pode-se observar que, sob condições de déficit hídrico, o A320 apresentou valores de TAL significativamente mais altos em comparação ao Carioca aos 33, 40 e 54 DAE, não diferindo estatisticamente do Diplomata nas coletas realizada aos 33 e 40 DAE. Aos 26 DAE, porém, foram observados valores significativamente menores para o A320 em comparação aos demais genótipos, os quais não diferiram entre si. Já em relação ao comportamento dos genótipos sob suprimento contínuo de água, o genótipo A320 apresentou valores significativamente superiores aos do Carioca na primeira e última coleta, sendo, também, significativamente superior ao Diplomata aos 33 DAE, embora não tenha diferido do Carioca nesta coleta (Figura 4). Todavia, aos 40 DAE, a TAL do A320 foi significativamente inferior aos demais genótipos, sendo os valores destes estatisticamente iguais.

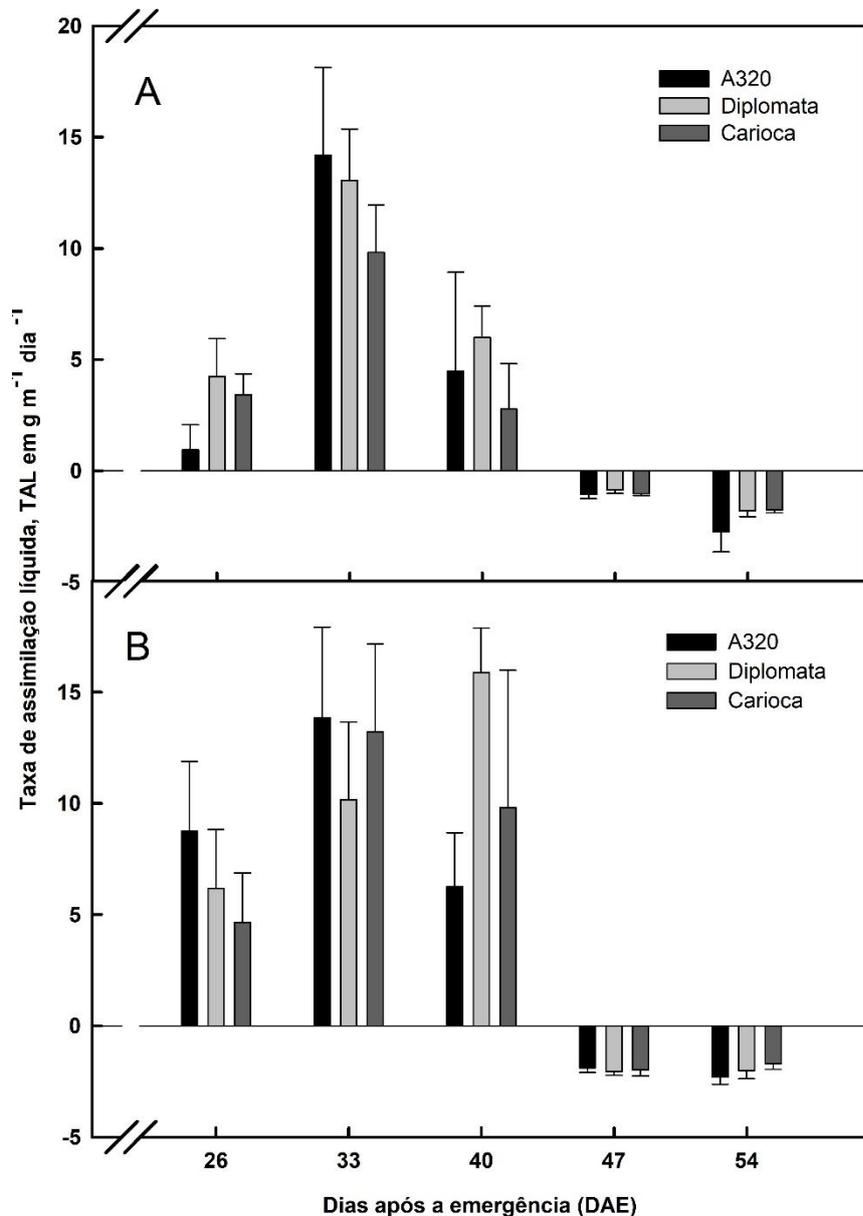


Figura 4. Taxa de assimilação líquida (TAL, em g m⁻² dia⁻¹) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (A) e com irrigação (B). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação).

7.3.2 Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF).

O CPSF foi avaliado aos 23 DAE, na adubação de cobertura (AC); aos 34 DAE, na prefloração (PF); aos 47 DAE, na floração (F) e aos 55 DAE, enchimento de vagens (EV) (Tabela 1). Foi observado que na AC, tanto na avaliação sob seca quanto sob suprimento contínuo de água, o genótipo A320 teve um CPSF significativamente menor que os demais. Na PF não houve diferença significativa entre os genótipos. Já na F, sob suprimento contínuo de água, novamente, o A320 obteve valores inferiores em comparação ao Carioca e ao Diplomata. Todavia, quando avaliados sob os dois regimes, apenas o Carioca apresentou valores significativamente mais elevados para o cultivo irrigado em comparação ao cultivo sem irrigação. Já no EV, o A320 manteve o comportamento observado na AC. Ao comparar o CPSF dos genótipos, foi observado que o Diplomata apresentou, na maioria das coletas, valores mais elevados de CPSF, principalmente em condições de déficit hídrico na floração e no enchimento de vagens (Tabela 1), o que possibilita uma maior atividade fotossintética, resultando em uma maior produtividade sob condições de baixo suprimento hídrico (LONG *et al.*, 2006; Pimentel *et al.*, 1999a; 1999b).

Tabela 1. Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF) de três genótipos (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (S) e com irrigação (I). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação). AC: amostragem no estágio vegetativo antes da adubação de cobertura (23 DAE); PF: amostragem da pré-floração (34 DAE); F: amostragem da floração (47 DAE); EV: amostragem do enchimento de vagem (55 DAE).

Genótipos	AC		PF		F		EV	
	S	I	S	I	S	I	S	I
A320	2,34Ba	2,27Ba	3,37Aa	3,6Aa	3,37Ba	3,23Ba	3,18Ba	3,26Ba
Diplomata	2,99Aa	2,69Aa	3,87Aa	3,61Aa	3,93Aa	3,98Aa	3,54Aa	3,77Aa
Carioca	2,81Aa	2,68Aa	3,52Aa	3,41Aa	2,97Bb	3,79Aa	3,28Ba	3,43Aa

Letras grandes representam a comparação entre os genótipos na mesma coluna; letras pequenas representam a comparação entre as colunas (S e I).

7.3.4 Componentes de Produção

Aos 74 DAE, na maturação fisiológica, foram avaliados os componentes de produção: número de vagens por planta (NV), número de grãos por vagem (NGV), massa seca de 100 grãos (MS100G) e produtividade de grãos (PG). Para o NV, houve diferença significativa entre os genótipos quando avaliados nos dois regimes (com e sem irrigação), sendo os valores de todos os genótipos irrigados maiores. No entanto, sem irrigação o Diplomata apresentou valores de NV significativamente mais elevados em comparação ao Carioca, que obteve valores significativamente inferiores aos demais, enquanto o A320 não diferiu dos demais. Quanto ao NGV, houve diferença significativa para o Carioca quando comparado sob os dois regimes, sendo os valores do regime irrigado significativamente mais elevados, não havendo diferença entre os genótipos comparados em cada regime. Para a MS100G, o A320 apresentou valores significativamente inferiores ao Diplomata e ao Carioca sob os dois regimes, sendo estes dois últimos indiferentes entre si. Já em relação a PG, houve diferença significativa entre os genótipos dentro de cada regime e entre os regimes, sendo os valores do Carioca significativamente inferiores quando comparado ao Diplomata e ao A320 no cultivo sem irrigação. Contudo, o Carioca e o Diplomata quando irrigados apresentaram valores

significativamente mais elevados de PG que o A320. Ademais, todos os genótipos quando cultivados no sistema irrigado apresentaram valores significativamente superiores àqueles sob seca (Tabela 2).

Tabela 2. Número de vagens (NV) e número de grãos por vagem (NGV) por planta, massa seca de 100 grãos (MS100, em g) e produtividade de grãos (PG, em kg há⁻¹) de três genótipos de feijoeiro comum (A320, Diplomata e Carioca) avaliados sem irrigação (S) e com irrigação (I). As médias incluem seis repetições por genótipo para cada regime (com e sem irrigação)

Genótipos	NV		NGV		MS100G (g)		PG (Kg ha ⁻¹)	
	S	I	S	I	S	I	S	I
	A320	4,0ABb	5,9Aa	4,4Aa	4,7Aa	16,8Ba	18,9Ba	845,15Ab
Diplomata	4,5Ab	6,2Aa	4,8Aa	4,9Aa	21,0Aa	24,0Aa	901,33Ab	1141,66Aa
Carioca	3,5Bb	6,6Aa	4,2Ab	5,1Aa	20,5Aa	23,7Aa	768,33Bb	1172,67Aa
CV%	6,9		8,4		6,81		5,51	

Letras grandes representam a comparação entre os genótipos na mesma coluna; letras pequenas representam a comparação entre as colunas (S e I).

7.4 DISCUSSÃO

7.4.1 Acúmulo de massa seca da parte aérea (MSPA) e área foliar

Em relação à TCC, com exceção do Diplomata com irrigação, que teve seu pico máximo aos 40 DAE, o pico máximo dos demais genótipos sob os dois regimes foi por volta dos 33 DAE, período referente à pré-floração (Figura 2). Podemos, portanto, dar destaque ao Diplomata sob condições de déficit hídrico, por ter apresentado um significativo acúmulo de MSPA por unidade área de solo no tempo. A alta TCC do Diplomata sob condições de déficit hídrico, pode ser explicada pelo alto CPSF no decorrer do experimento, e, sobretudo, pela sua tolerância à seca (MACEDO *et al.*, 2019) e às altas temperaturas (PIMENTEL *et al.*, 2013). Todavia, aos 33 DAE, o Carioca apresentou maior TCC em comparação aos demais genótipos, quando avaliado sob suprimento contínuo de água, o que pode estar ligado ao valor de CPSF igual ao Diplomata, mas superior ao A320, observado durante todas as coletas sob suprimento contínuo de água. Desta forma, possivelmente houve uma alta taxa fotossintética (MACEDO *et al.*, 2019; LONG, 2006), o que permitiu um maior crescimento nessas condições, promovendo uma PG significativamente maior do Carioca e do Diplomata em comparação ao A320, quando irrigados continuamente (Tabela 2). Por outro lado, um baixo CPSF sob condições de déficit hídrico, aliado à uma baixa TCC, não implicaram para o A320 numa PG menor que a do Carioca; talvez por ter um alto controle estomático (PIMENTEL e PEREZ 2000), aliado à uma reduzida superfície transpiratória – revelada pelo IAF (Figura 2).

O IAF apresentou pico na floração (47 DAE) para todos os genótipos, diferindo de Barros *et al.* (2016) e Gomes *et al.* (2000), que observaram esse pico somente no início do enchimento de grãos (Figura 2). Ademais, observou-se valores significativamente mais elevados de IAF

para todos os genótipos no regime irrigado em comparação aos mesmos genótipos conduzidos sem irrigação a partir da segunda coleta (33 DAE) – mesmo este déficit hídrico sendo moderado (-0,8 MPa) (dados não apresentados). De acordo com Pimentel (2004), com a imposição da seca há uma paralisação do crescimento celular e uma redução na produção de carboidratos; fato este também observado por Smith *et al.*, (2019) ao constatar que a seca promoveu uma redução na área foliar em até 50%. Um alto IAF aliado à um alto CPSF, tanto para o Carioca quanto para o Diplomata, provavelmente proporcionou uma alta taxa fotossintética, o que possibilitou uma maior PG (BARROS *et al.*, 2016). Ao final do ensaio, sob condições de déficit hídrico, o A320 e o Diplomata apresentaram valores significativamente mais elevados para PG em comparação ao Carioca, o que, possivelmente, pode estar ligado ao seu alto controle estomático, no caso do A320 (PIMENTEL e PEREZ 2000) e a uma maior condutância mesofílica do Diplomata (PIMENTEL *et al.*, 2013) (Tabela 2). Ademais, vale salientar que os maiores valores do IAF foram alcançados no período de floração, logo após o período crítico quando falamos de déficit hídrico – a pré-floração, sendo o suprimento hídrico neste estágio essencial para a manutenção da produtividade (SANTOS *et al.*, 2006), pois, deveras, nesse estágio a taxa de assimilação de CO₂ aumenta para garantir o desenvolvimento do embrião após a polinização (BOYER, 1978; SANTOS *et al.*, 2009; PIMENTEL *et al.*, 1999).

Por fim, com exceção do Diplomata irrigado que atingiu valores máximos aos 40 DAE, a TAL dos demais genótipos atingiu seu ápice aos 33 DAE para ambos os regimes, reduzindo progressivamente os valores até tornar-se negativa aos 47 DAE (Figura 3), enquanto que o CPSF do Diplomata foi significativamente superior aos demais genótipos sem irrigação, também, no período da floração, aos 47 DAE. Observou-se, contudo, uma redução da TAL a partir do período de pré-floração até a floração aos 47 DAE, quando o IAF foi máximo para todos os genótipos em ambos os tratamentos, havendo logo em seguida uma redução do IAF juntamente com a TAL negativa, o que revela o início da remobilização de carboidratos das folhas para os grãos (PIMENTEL, 2006). Ao avaliar dois genótipos de feijoeiro comum, Rosales *et al.* (2012) observaram uma redução na taxa de crescimento relativa (TCR), e essa redução se deu mesmo sob seca moderada, o que corrobora a redução na taxa de crescimento quando o feijoeiro é submetido à seca.

Além disso, é mister assinalar que o feijoeiro apresenta senescência precoce, o que leva à uma alta taxa de abortamento floral (VIEIRA *et al.*, 2006), podendo, portanto, ser correlacionado com os valores negativos da TAL a partir dos 47 DAE (Figura 3).

7.4.2 Conteúdo de proteínas solúveis foliares (CPSF)

Ao considerarmos que o CPSF é proporcional ao conteúdo e atividade da Rubisco, conclui-se que um alto CPSF pode aumentar a fotossíntese líquida e, conseqüentemente, o rendimento (LONG *et al.*, 2006; BARROS *et al.*, 2016). Para estudarmos esta relação, o CPSF foi avaliado em quatro estádios de desenvolvimento do feijoeiro comum (Tabela 1), no estágio vegetativo, antes da adubação de cobertura, na pré-floração, quando o conteúdo de N foliar (GRAHAM; VANCE, 2003) e a fotossíntese líquida são máximos (PIMENTEL; LAFRAY; LOUGUET, 1999a; PIMENTEL; HÉRBET; VIEIRA, 1999b), na floração e no enchimento de vagem. Foi observado que o Diplomata manteve alto CPSF durante todas as coletas quando avaliado sob os dois regimes, ao passo que sob déficit hídrico o A320 apresentou valores inferiores quando comparado aos demais genótipos na AC. Já na F, o A320 apresentou valores inferiores aos demais quando irrigado continuamente, sendo, também, inferior ao Diplomata sob condições de seca; não diferindo estatisticamente do Carioca nessas condições. Esses dados, no entanto, corroboram os resultados de Rivas *et al.*, (2016), que constataram uma redução no

CPSF sob estresse. Contudo, ao fim do ensaio, quando avaliados sob déficit hídrico o A320 e o Diplomata apresentaram uma PG superior ao Carioca, o que pode ter sido devido ao eficiente controle estomático (PIMENTEL e PEREZ, 2000) ou ao baixo IAF, no caso do A320 (Figura 2), o que contribuiu para uma menor área de transpiração, que aliado ao controle estomático, ajuda na manutenção da hidratação da folha. Quanto ao Diplomata, os dados estão de acordo com MACEDO *et al.*, (2019), onde, após ter sido conduzido sob déficit hídrico, o Diplomata apresentou alto CPSF em comparação ao Ouro Negro após ser hidratado. Vale ressaltar que, neste experimento, os valores do CPSF na floração e no enchimento de vagens do Diplomata conduzido sem irrigação foram altos em comparação aos outros genótipos. Portanto, considerando a senescência precoce do feijoeiro comum, um alto CPSF, principalmente no enchimento de vagens, pode propiciar um maior rendimento de grãos.

7.4.3 Componentes de produção

De acordo com os resultados apresentado na Tabela 2, foram observadas diferenças significativas quanto aos componentes de produção para todas as variáveis: NV, NGV, MS100G e PG. Com base nos dados apresentados, pode-se afirmar que houve uma correlação entre o CPSF na coleta F sob suprimento contínuo de água (Tabela 1) e a PG sob as mesmas condições ao observar o genótipo A320 (Tabela 2). Essa coleta, por ser muito próxima à pré-floração, período em que há um aumento da A (PIMENTEL *et al.* 1999a), pode estar ligada à uma menor PG em comparação aos demais sob regime irrigado; ao passo que o Carioca e o Diplomata mantiveram PG significativamente mais alta quando irrigados (Tabela 2), o que pode estar ligado ao CPSF significativamente mais alto em relação ao A320 nessas condições (Tabela 1). Segundo Salazar *et al.*, (2018), sob condições de bom suprimento hídrico, quanto maior o número de vagens por área, maior o rendimento de grãos, ao passo que, quanto maior a biomassa do dossel, menor o rendimento de grãos. Quanto ao Diplomata, observou-se um alto rendimento sob déficit hídrico, confirmando Macedo *et al.*, (2019), o que pode estar ligado aos resultados do CPSF (Tabela 1) e ao desempenho demonstrado pela TCC (Figura 2) e o IAF (Figura 3) durante o experimento. Consequentemente, a manutenção de um elevado IAF sob condições de déficit, como comentado anteriormente, aliado a uma alta g_m (PIMENTEL *et al.*, 2013) foi um fator de grande valia para o Diplomata quando comparado aos demais genótipos, sendo, portanto, primordial para a manutenção de uma alta taxa fotossintética, a priori. Desta forma, os resultados apresentados estão de acordo com Torabian *et al.*, (2018), que constataram uma redução nos componentes de produção dos genótipos de feijoeiro comum quando submetidos ao déficit hídrico.

7.5 CONCLUSÃO

Em conclusão ao estudo apresentado, levando em conta a avaliação do comportamento dos três genótipos de feijoeiro comum [*Phaseolus vulgaris* L], submetidos às condições de déficit hídrico e suprimento contínuo de água, concluiu-se que o Diplomata apresentou características desejáveis para utilização sob as duas condições de cultivo (com e sem irrigação), o que pode ser verificado através das variáveis da análise de crescimento, como TCC, IAF, que podem ter sido em função de alta A mesmo em condições de déficit hídrico; assim como o pico tardio da TAL sob os dois regimes em comparação aos demais genótipos (40 DAE). Ademais, uma alta PG sob as duas condições de cultivo corroboram os dados do CPSF que reforçam a performance do cultivar. Já considerando-se apenas o cultivo sob déficit

hídrico, tanto o genótipo termotolerante Diplomata (PIMENTEL *et al.* 2013) quanto o A320, com bom controle estomático (PIMENTEL e PEREZ 2000), podem ser considerados mais tolerantes à seca que o Carioca, o que pode ser confirmado através de uma PG significativamente mais elevada.

7.6 CONCLUSÕES GERAIS

Levando em conta os possíveis impactos do déficit hídrico na cultura do feijoeiro comum, o estudo das respostas fisiológicas aliado à avaliação da produtividade de genótipos mais tolerantes à seca cumpre um papel fundamental na garantia de altos rendimentos sob essas condições. Nesse sentido, podemos dar destaque ao Diplomata e ao A320 por terem apresentado características desejáveis para utilização sob déficit hídrico. No caso do Diplomata, podemos creditar seu desempenho através de uma menor redução do Ψ_a , e dos valores relativos as variáveis da fluorescência da clorofila *a*, como o F_v/F_m , Φ_{PSII} e um alto CPSF sob condições de baixa disponibilidade hídrica – principalmente na pré-floração, sendo este estágio fenológico considerado crítico para a cultura (SANTOS *et al.*, 2006); assim como a variáveis da análise de crescimento, como TCC, IAF e, sobretudo, pelo pico tardio da TAL em comparação aos demais genótipos. Em conclusão, uma produtividade significativamente mais elevada foi observada para o Diplomata e o A320 quando comparado aos demais genótipos. Quanto ao A320, possivelmente em razão de seu menor IAF, o que reduz a sua superfície transpiratória, juntamente aos valores significativamente mais elevados do Ψ_a , F_v/F_m , Φ_{PSII} e ETR sob seca em comparação ao Carioca, podem ter contribuído para uma PG significativamente superior ao Carioca. Nesse sentido, tanto o genótipo termotolerante Diplomata (PIMENTEL *et al.* 2013), com bom comportamento sob seca severa (MACEDO *et al.*, 2019), quanto o A320 – com bom controle estomático (PIMENTEL e PEREZ 2000), apresentam características desejáveis para um possível programa de melhoramento visando a obtenção de um cultivar mais tolerante à seca.

7.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASSEFA, T; MAHAMA, A.A; BROWN, A.V; CANNON, E.K.S; RUBYOGO, J.C; RAO, I.M; BLAIR, M.W; CANNON, S.B. A review of breeding objectives, genomic resources, and marker-assisted methods in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Mol Breeding*, 39, p. 20, 2019.

BARROS, R.; DE OLIVEIRA, L.; DE MAGALHÃES, W.; PIMENTEL, C. Growth and yield of common bean as affected by seed inoculation with rhizobium and nitrogen fertilization. *Experimental Agriculture*, 54(1), p. 16-30, 2018.

BEEBE, S.E.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; ACOSTA-GALLEGOS, J.A. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front Plant Physiol*, n. 4 v. 35, p. 1–20, 2013.

BOYER, J.S. Water deficits and photosynthesis. In: Kozlovski TT (ed.) *Water Deficits and Plant Growth IV*. Academic Press, New York, p 154–191, 1978.

GOMES, A. A.; ARAÚJO, A. P.; ROSSIELLO, R. O. P.; PIMENTEL, C. Acumulação de biomassa, características fisiológicas e rendimento de grãos em cultivares de feijoeiro irrigado e sob sequeiro. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v. 35, p. 1927-1937, 2000.

HUNGRIA, M.; CAMPOS, R.J.; MENDES, I.C. Benefits of inoculation of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) crop with efficient and competitive *Rhizobium tropici* strains. Biol. Fertil. Soils, v. 39, p. 88-93, 2003.

HUNT, R. Plant growth analysis. London: Eduard Arnold, 1978.

LONG, S.P.; ZHU, X.; NAIDU, S.L.; ORT, D.R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? Plant, Cell and Environment. V. 29, p. 315 – 330, 2006.

MACEDO, D.C.; LIMA, G.R.; BARROS, R.L.N.; PIMENTEL, C. The intensity of and recovery from photoinhibition under drought in a thermotolerant common bean compared to drought tolerant genotypes. Biologia Plantarum 63, p. 465-473, 2019.

MCCLEAN, P.E.; BURRIDGE, J.; BEEBE, S.; RAO, I.M.; PORCH, T.G. Crop improvement in the era of climate change: an integrated, multi - disciplinary approach for common bean (*Phaseolus vulgaris*). Functional Plant Biology, v. 38, p. 927–933, 2011.

MIKLAS, P.N.; KELLY, J.D.; BEEBE, S.E.; BLAIR, M.W. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding, Euphytica 147, 2006.

PIMENTEL, C. Efficiency of nutrient use by crops for low input agro-environments. In: Focus on plant agriculture 1. Nitrogen nutrition in plant productivity (Eds. Singh, R.P., Shankar, N. and Jaiwal, P.W.) Studium Press, p. 277-328, 2006.

PIMENTEL, C. A relação da planta com a água. Seropédica, RJ Edur, 2004. 191p.

PIMENTEL, C.; LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Intrinsic water use efficiency at the pollination stage as a parameter for drought tolerance selection in *Phaseolus vulgaris* L. Physiology Plantarum, Scandinavica, v. 106, p. 184-198, 1999a.

PIMENTEL, C.; HÉBERT, G.; VIEIRA, S. J. Effects of drought on O₂ evolution and stomatal conductance of beans at the pollination stage. Environmental and Experimental. Botany, Florença, v. 42, p. 155-162, 1999b.

PIMENTEL, C.; JACOB NETO, J.; GOI, S.R.; PESSANHA, G.G. Efeito do estresse hídrico em genótipos de *Phaseolus vulgaris* L., em simbiose com o *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli*. Turrialba, v.40, p.521-526, 1990.

PIMENTEL, C.; PEREZ, J. DE LA CRUZ. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. Pesq. Agropec. bras., Brasília, v. 35, n. 1, p. 31-39, 2000.

PIMENTEL, C.; RIBEIRO, R.; MACHADO, E.C.; SANTOS, M.G.; OLIVEIRA, R.F. In vivo temperature limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. *Environmental and Experimental Botany*, 91, p. 84–89, 2013.

POLANIA, J.A.; POSCHENRIEDER, C.; BEEBE, S.; RAO, I.M. Effective Use of Water and Increased Dry Matter Partitioned to Grain Contribute to Yield of Common Bean Improved for Drought Resistance. *Front. Plant Sci*, v. 7, n. 660, 2016.

ROSALES, M.A.; CUELLAR-ORTIZ, S.M.; ARRIETA-MONTIEL, M. LA PAZ; ACOSTA-GALLEGOS, J.; COVARRUBIAS, A.A. Physiological traits related to terminal drought resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J Sci Food Agric*, v. 93, p. 324–331, 2013.

SALAZAR, J.C.S.; POLANIA, J.A.; BASTIDAS, A.T.C.; SUÁREZ, L.R.; BEEBE, S.; RAO, I.M. Agronomical, phenological and physiological performance of common bean lines in the Amazon region of Colombia. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 30, p.303–320, 2018.

SANTOS, M.G.; PIMENTEL, C. Daily balance of leaf sugars and amino acids as indicators of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) metabolic response and drought intensity. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, v. 15, n. 1, 2009a.

SANTOS, M.G., RIBEIRO, R.V., OLIVEIRA, R.F., MACHADO, E.C., PIMENTEL, C.: The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. - *Plant Sci.* 170: 659-664, 2006.

SMITH, M.R.; VENEKLAAS, E.; POLANIA, J.; RAO, I.M.; BEEBE, S.E.; Merchant, A. Field drought conditions impact yield but not nutritional quality of the seed in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *PLOS ONE*. June 6, 2019.

TORABIAN, S; SHAKIBA, M.R; NASAB, A.D.M; TOORCHI, M. Leaf gas exchange and grain yield of common bean exposed to spermidine under water stress. *Photosynthetica* 56 (4): 1387-1397, 2018.

VIEIRA, C.; DE PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. Feijão. 2ª Edição revisada e ampliada. Viçosa: Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, 600p, 2006.