**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

Caracterização fisiológica e influência das folhas senescentes do estrato inferior na produtividade da cultura de soja

Karla Vilaça Martins

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

**Piracicaba
2011**

Karla Vilaça Martins
Engenheiro Agrônomo

**Caracterização fisiológica e influência de folhas senescentes do estrato inferior na
produtividade da cultura de soja**

Orientador:
Prof. Dr. **DURVAL DOURADO NETO**

Dissertação apresentada para obtenção do título de em
Ciências. Área de concentração: Fitotecnia

**Piracicaba
2011**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP**

Martins, Karla Vilaça

Caracterização fisiológica e influência das folhas senescentes do estrato inferior na produtividade da cultura de soja / Karla Vilaça Martins. - - Piracicaba, 2011.
77 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2011.

1. Fotoassimilados 2. Desfolha 3. Fotossíntese 4. Soja I. Título

CDD 633.34
M383c

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Edmundo de Moura Estevão

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

A Deus, por estar comigo todos os dias.

Aos meus pais Adenir e Marina e aos meus irmãos Kamila e Júnior, obrigada por tudo, pois, grande parte do que sou e tenho devo a vocês, meu eterno amor e admiração.

Aos meus avós por suas constantes orações e a minha prima Daniele Vilaça que sempre esteve ao meu lado.

A meu orientador, professor Dr. Durval Dourado Neto, pela orientação sempre amiga e pela oportunidade de estar em seu grupo de estudos.

Ao professor e amigo Dr. Evandro Binotto Fagan, por acreditar no meu potencial, por tudo que me ensinou e por me acompanhar durante todo o período de mestrado.

Ao professor Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira, por ser sempre solícito e pelo carinho com que me recebeu.

A todos os meus professores, especialmente os professores Dr. Haroldo Silva Vallone e Ithamar Prada Neto, que despertaram o meu interesse pela pesquisa.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” pela oportunidade de estudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro.

A Comissão de Apoio à Vila Estudantil e a Seção de Promoção Social e Divisão de Atendimento à Comunidade, pela oportunidade de moradia na Vila Estudantil.

À Luciane Aparecida Lopes Toledo e à Elisabete Sarkis São João, pela presteza em atender as minhas solicitações e esclarecer as minhas dúvidas.

Diz o ditado que “*quem canta reza duas vezes*”, por isso agradeço ao Coral “Luiz de Queiroz”, pelos momentos de paz interior vivenciados ao cantar neste grupo.

Agradeço também Rogério Lorençoni e Leonardo Soares que acompanharam o período de minha permanência em Piracicaba, tornando-se grandes amigos.

À Larissa Tosetti, Edinéia Mozz e Cilene Rumim, minha família de Piracicaba, nossas conversas, passeios e sobremesas foram essências para que eu mantivesse a saúde mental e física.

À grande amiga Sandra Caixeta, faço minhas as palavras de Milton Nascimento: “*Amigo é coisa para se guardar no lado esquerdo do peito, mesmo que o tempo e a distância digam não*”.

Aos meus amigos Adilson da Silva e Paula Moura, funcionários e colegas do laboratório de Fisiologia de Plantas sob Estresse, Eliane, Eliana, Francisco, Pequeno, Simone Corrêa, Gabriel Daneluzzi, Marina Gentil, Karina Lima, Marcela Müller e Francynês Macedo pelo apoio e momentos compartilhados.

Aos amigos do Núcleo de Pesquisa em Fisiologia e Estresse de Plantas (NUFEP) de Patos de Minas, Luís Henrique, André Luís, Daniel Moreira, Fábio Júnior, Thalisson Fernando, Walquíria Fernanda e Kamilla Alves meus sinceros agradecimentos.

Enfim, aqueles de que de algum modo se fizeram presentes nessa caminhada, muito obrigada!

Como retribuirei ao Senhor todo o bem que me fez?

Salmo 116:12

SUMÁRIO

RESUMO	11
ABSTRACT	13
LISTA DE FIGURAS	15
LISTA DE TABELAS	19
1 INTRODUÇÃO.....	21
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	23
2.1 Características da cultura de soja	23
2.2 Ecofisiologia da cultura de soja.....	25
2.3 Fenologia da cultura de soja.....	26
2.4 Fungicidas de ação fisiológica	27
2.5 Senescência em plantas	29
2.5.1 Série ordenada de eventos durante a senescência	30
2.5.2 Fatores ambientais e senescência foliar.....	31
2.5.3 Morte celular programada	31
2.5.4 Métodos para avaliar a senescência	32
2.5.5 Reguladores endógenos da senescência	32
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	35
3.1 Experimento I: estudo de trocas gasosas durante o desenvolvimento da cultura de soja em condições controladas.....	35
3.1.1 Local do experimento.....	35
3.1.2 Caracterização do experimento	35
3.1.3 Avaliações	35
3.2 Experimento II: avaliação da taxa fotossintética e respiratória do estrato inferior e superior de plantas de soja.....	37
3.2.1 Local e cultura.....	37
3.2.2 Disposição do experimento e tratamentos.....	37
3.2.3 Avaliações	37
3.2.4 Análise estatística.....	37

3.3 Experimento III: influência das folhas senescentes do estrato inferior nos componentes de produção da cultura de soja.....	38
3.3.1 Local e cultura	38
3.3.2 Disposição do experimento e tratamentos	38
3.3.3 Descrição do modelo do efeito fisiológico	40
3.3.4 Avaliações.....	44
3.3.5 Análise estatística	45
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	47
4.1 Experimento I: taxa fotossintética e taxa transpiratória por unidade foliar (participação dos estratos foliares)	47
4.2 Experimento II: fotossíntese líquida e transpiração em estratos foliares (efeito fisiológico do uso de Piraclostrobina + Epoxiconazol).....	53
4.3 Experimento III: senescência e produtividade	56
4.3.1 Influência dos níveis de desfolha nos componentes de produção da cultura de soja	56
4.3.2 Efeito fisiológico dos fungicidas em variáveis produtivas	64
5 CONCLUSÕES	71
REFERÊNCIAS	73

RESUMO

Caracterização fisiológica e influência de folhas senescentes do estrato inferior na produtividade da cultura de soja

A caracterização fisiológica da cultura de soja auxilia na compreensão do comportamento da planta em resposta ao ambiente, permitindo estabelecer estratégias de manejo mais eficientes. Sendo assim, o presente trabalho teve por objetivo: (i) analisar a taxa fotossintética e transpiratória por unidade foliar, caracterizando a participação de cada estrato foliar, (ii) avaliar a fotossíntese líquida e respiração em estratos foliares após a aplicação de fungicidas e (iii) verificar a influência da senescência foliar natural, induzida por doença e controlada pela aplicação de fungicidas em folhas do estrato inferior com diferentes níveis de desfolha. O experimento I foi conduzido em câmara de crescimento na área experimental do Campus da ESALQ/USP no Departamento de Ciências Biológicas, em Piracicaba-SP, em 2007, onde foram realizadas avaliações de trocas gasosas. O experimento II foi instalado na estação experimental da Basf em Santo Antônio da Posse-SP, em 2011, neste experimento foram realizadas avaliações de fotossíntese líquida e respiração no estrato superior e inferior de plantas com aplicação de estrobilurina e triazol. O experimento III foi conduzido no Campus II do UNIPAM em Patos de Minas-MG, em 2011, onde se avaliou a influência das folhas senescentes do estrato inferior ao nível de 0, 25, 50, 75 e 100% de desfolha e aplicação de fungicidas. De acordo com os resultados encontrados no experimento I é possível inferir que a participação de cada unidade foliar da planta de soja na fotossíntese líquida total e na transpiração total se dá em função do seu estágio de desenvolvimento. A aplicação de estrobilurina Piraclostrobina + Epoxiconazol direcionada em folha do estrato inferior apresentam incrementos na fotossíntese líquida e decréscimos na atividade respiratória. A retirada de folhas do estrato inferior de plantas de soja ocasiona decréscimos na formação e enchimento de vagens e consequentemente diminuição da produtividade que variam de 1140, 1740 e 1680 kg ha⁻¹, em plantas com 100% de desfolha, para os tratamentos 1 (testemunha), 2 (Piraclostrobina + Epoxiconazol) e 3 (Epoxiconazol), respectivamente.

Palavras-chave: Desfolha; Fotoassimilados; Fotossíntese líquida

ABSTRACT

Physiological characterization and influence of lower layer senescent leaves on soybean productivity

The physiological characterization of the soybean crop helps in understanding the behavior of the plant in response to the environment, allowing establishing more effective management strategies. Therefore, this study aimed to: (i) analyze the photosynthetic and transpiration rates per leaf area unit, featuring the participation of each stratum leaf, (ii) evaluate the net photosynthesis and respiration in lower layer leaves after application of foliar fungicides and (iii) verify the influence of natural leaf senescence induced by disease and controlled by applying fungicides on the lower layer leaves with different levels of defoliation. The experiment was carried out in growth chamber at the Biology Department in Piracicaba, São Paulo State, in 2007, where assessments of gas exchange were made. The experiment II was installed at the Basf experimental station in Santo Antonio da Posse, São Paulo State, in 2011, where net photosynthesis and respiration were evaluated in the upper and lower layer leaves of the plants with strobilurin and triazol application. The experiment III was carried out in the Campus II of UNIPAM, in Patos de Minas, Minas Gerais State, in 2011, where the influence of lower layer senescent leaves were evaluated at 0, 25, 50, 75 and 100% of defoliation and fungicides application. According to the results of experiment I, the participation of each foliar unit of soybean plant on the total net photosynthesis and transpiration was inferred as function of its phenological stage of development. The application of Pyraclostrobin (strobilurin) + Epoxiconazol in the lower layer leaves present increments on net photosynthesis and decreases the respiratory activity. The removal of the lower layer leaves of soybean plants caused a decreasing of pod formation and filling and, consequently, decreases productivity ranging from 1140, 1740 and 1680 kg ha⁻¹ in plants with 100% defoliation, for the treatments 1 (untreated), 2 (Pyraclostrobin + Epoxiconazole) and 3 (Epoxiconazole), respectively.

Keywords: Defoliation; Photoassimilates; Net photosynthesis

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Esquema simplificado da senescência foliar em soja, com tratamentos baseados na retirada de folhas senescentes no estrato inferior, sendo 100, 75, 50, 25 e 0% as porcentagens de retirada de folhas do estrato inferior a partir do início da senescência foliar..... 40
- Figura 2 - Descrição do modelo fisiológico de remobilização de reservas de folhas velhas com senescência natural (aplicação de triazol) para órgãos drenos em que N se refere ao nitrogênio e RNAm se refere ao RNA mensageiro 41
- Figura 3 - Descrição do modelo fisiológico de remobilização de reservas de folhas velhas para órgãos drenos quando a senescência é induzida por ataque de doenças (sem aplicação de fungicidas), em que N se refere ao nitrogênio e EDP à energia disponível para o patógeno..... 42
- Figura 4 - Descrição do modelo fisiológico de remobilização de reservas de folhas velhas com senescência natural influenciada pela aplicação da Piraclostrobina para órgãos drenos, em que Cit se refere à citocinina; EUR à eficiência do uso de radiação; ANR à atividade da enzima nitrato redutase, RFA à radiação fotossinteticamente ativa; SPAD ao parâmetro para medir indiretamente o teor de clorofila e N ao nitrogênio..... 43
- Figura 5 - Participação das unidades foliares na fotossíntese líquida total (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de soja dias após a emergência (DAE) 47
- Figura 6 - Participação das unidades foliares na transpiração total (Tr , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de soja dias após a emergência (DAE) 49
- Figura 7 - Valores de fotossíntese líquida (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), respiração (R , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e transpiração (Tr , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) do unifólio (a) e do trifólio 1 (b) dias após a emissão da unidade foliar (DAEF, dias) 51

Figura 8 - Valores de fotossíntese líquida (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), respiração (R , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e transpiração (Tr , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) do trifólio 2 (a) e do trifólio 3 (b) dias após a emissão da unidade foliar (DAEF, dias) 52

Figura 9 - Fotossíntese líquida (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a) e transpiração (Tr , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, b) em folhas do estrato superior e inferior de plantas de soja submetida a aplicação de Piraclostrobina (estrobilurina) e Epoxiconazol (triazol) no estágio R_2 , em que: Es (taxa fotossintética de folhas do estrato superior tratadas com Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol)), Ei (taxa fotossintética de folhas do estrato inferior tratadas com Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol)), Ts (taxa fotossintética de folhas do estrato superior tratadas com Epoxiconazol (triazol)) e Ti (taxa fotossintética de folhas do estrato inferior tratadas com Epoxiconazol (triazol)) (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro) 55

Figura 10 - Massa de matéria seca de vagens (MMSV, g planta^{-1} , a) e número total de vagens por planta (NTVP, b) produzidas por planta de soja submetida à aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar, no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro) 57

Figura 11 - Número total de vagens com quatro (NV4G, a) e três (NV3G, b) grãos produzidas por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro) 59

Figura 12 - Número total de vagens com dois (NV2G, a) e um (NV1G, b) grão produzidas por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol + Epoxiconazol (triazol) e

Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)..... 60

Figura 13 - Massa de grãos por planta (MGP, g planta⁻¹, a) e massa de 1000 grãos (M1000, g, b) da cultura de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro) 62

Figura 14 - Produtividade (P, kg ha⁻¹) de cultura de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)..... 63

Figura 15 - Número total de vagens (NTV), vazias e quatro, três, dois e um grãos produzidos por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] nas folhas do estrato inferior, médio e superior (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro) 65

Figura 16 - Massa de matéria seca de vagens (MMSV, g planta⁻¹, a), e massa de matéria seca de grãos (MMSG, g planta⁻¹, b) produzidas por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] nas folhas do estrato inferior, médio e superior (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)..... 67

Figura 17 - Produtividade (P , kg ha^{-1}) de plantas de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] nas folhas do estrato inferior, médio e superior (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro) 69

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Descrição resumida dos estádios fenológicos da cultura de soja	27
Tabela 2 - Descrição dos tratamentos de aplicação foliar de fungicidas em folhas do estrato inferior da cultura de soja submetidas à aplicação de estrobilurina Piraclostrobina + Epoxiconazol, triazol e testemunha (sem aplicação), em função da quantidade relativa de folhas senescentes mantidas no estrato inferior de plantas de soja (QFSEI, %)	39
Tabela 3 - Estimativa de valores de fotossíntese líquida (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e área foliar (AF, $\text{cm}^2 \text{ planta}^{-1}$) no unifólio, trifólios 1, 2 e 3 em soja em função do número de dias após a emissão da unidade foliar (DAEF, dias)	50

1 INTRODUÇÃO

No cenário atual da agricultura brasileira, a soja [*Glycine max* (L.) Merrill] é uma das culturas de maior importância econômica. Na safra de 2009/2010, a área semeada no país superou 23,5 milhões de hectares com produção de 68,9 milhões de toneladas, confirmando as expectativas de crescimento. No ano agrícola 2010/2011, a produção nacional de soja cresceu 9,7%, chegando a 75,32 milhões de toneladas produzidas (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB, 2011). No cenário mundial, o Brasil ocupa o segundo lugar na produção de soja (28% da produção mundial), perdendo apenas para os Estados Unidos, que representa 34% do total de grãos de soja produzidos no mundo (EMBRAPA, 2011).

Alguns trabalhos indicam que a produtividade da cultura de soja está relacionada com a forma e a disposição das folhas nos estratos, com a atividade fotossintética e fotorrespiratória e com o período de enchimento de grãos (ALIYEV, 2010; ALIYEV; MIRZOYEV, 2010). No entanto, embora tenham sido constatadas elevações na produtividade dessa cultura, nas últimas safras os produtores têm enfrentado diversos problemas, dentre eles se destaca a infecção de patógenos, principalmente fungos.

A incidência de fungos ocasiona uma senescência acelerada nas plantas, principalmente nas folhas atacadas. A infecção ocasionada pelo fungo induz a produção de radicais livres e mecanismos relacionados a reações de hipersensibilidade e sistêmica adquirida, que proporcionam várias alterações metabólicas nas células, especialmente no que se refere ao processo de morte celular programada.

Esta reação tem por intuito evitar a proliferação do fungo nas células do mesófilo, isolando-o através da superprodução de radicais livres. Quando isso ocorre em plantas, parte da energia produzida é drenada para defesa e o restante é perdido juntamente com a folha durante a abscisão. A indução da abscisão foliar é proporcionada pelo incremento da síntese de etileno na folha que ocasiona um aumento da transcrição de genes que codificam enzimas que atuam na camada de abscisão (SRIVASTAVA, 2002; TAIZ; ZEIGER, 2010).

Quando a senescência ocorre naturalmente, a folha consegue direcionar com mais facilidade os nutrientes para folhas novas e órgãos de armazenamento. Isso porque nesse processo o aumento gradual na síntese de etileno ativa várias enzimas de degradação celular que potencializa a remobilização de estruturas altamente energéticas (proteínas e lipídeos) contidas principalmente nos cloroplastos (SRIVASTAVA, 2002).

Uma das possíveis causas da senescência ocasionada pela incidência de doença se deve à baixa translocação dos fungicidas cuja aplicação é normalmente direcionada para o estrato superior das plantas. Deste modo torna-se necessário o posicionamento da aplicação de fungicidas em estádios iniciais da cultura para que esta proteção se estenda em todo o ciclo de desenvolvimento. Aliado a isso, a utilização de fungicidas de efeito fisiológico poderia apresentar um efeito potencializador da atividade metabólica dessas folhas.

Os fungicidas a base de estrobilurina, como o caso específico da Piraclostrobina, demonstram uma alta capacidade de potencialização fisiológica das culturas devido a sua ação no aumento da atividade da enzima nitrato redutase, na diminuição da taxa respiratória, no incremento da fotossíntese líquida, na diminuição da síntese de etileno e no atraso da senescência das folhas.

Sendo assim, o presente trabalho, referente ao estudo dos aspectos fisiológicos relacionados à relação fonte-dreno na cultura de soja, tem os seguintes objetivos: (i) analisar a taxa fotossintética e transpiratória por unidade foliar, caracterizando a participação de cada estrato foliar; (ii) avaliar a fotossíntese líquida e respiração em estratos foliares e possíveis efeitos fisiológicos da Piraclostrobina e (iii) verificar a influência da senescência foliar natural, induzida por doença e controlada pela aplicação de estrobilurina Piraclostrobina em folhas do estrato inferior com diferentes níveis de desfolha.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Características da cultura de soja

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] pertence à família *Fabaceae*. Originou-se do leste da Ásia, e é reconhecida como uma das mais antigas plantas cultivadas do mundo (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010).

Os primeiros registros do grão são encontrados na literatura chinesa, aos quais consideravam a soja um grão sagrado, ao lado do arroz (*Oryza sativa* L.), do trigo (*Triticum aestivum* L.), da cevada (*Hordeum vulgare* L.) e do milheto [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Brown] (CÂMARA, 1998). Apesar dos chineses já utilizarem a soja na alimentação há milênios, a cultura somente foi reconhecida no final do século XIX, e desde então difundida pelo mundo (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010).

O interesse pela cultura de soja é principalmente devido à alta qualidade de seus grãos que contém em média de 35-55% de proteínas digestíveis, 17-27% de gorduras, 30% de carboidratos, vitaminas, principalmente, dependendo da variedade cultivada e das condições de manejo (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010). Devido sua composição química, é utilizada na alimentação animal e humana, onde se observa um aumento no consumo devido aos relatos de efeitos benéficos que incluem a redução do colesterol, prevenção do câncer, diabetes e obesidade, proteção contra doenças intestinais e renais (FRIEDMAN; BRANDON, 2001). Além disso, a soja, em associação com bactérias do gênero *Rhizobium*, possui a capacidade de assimilar o N₂ atmosférico, permitindo reduzir a adubação nitrogenada e consequentemente os custos de produção.

Como a maioria das culturas agrícolas, a soja pertence ao grupo de plantas vasculares que durante o processo de fotossíntese utiliza apenas o ciclo de Calvin-Benson para fixar o CO₂, sendo classificada como espécie do tipo C₃, pois o primeiro produto da fixação de CO₂ é um composto de três carbonos, denominado de 3-fosfoglicerato (ALIYEV, 2010).

Em plantas com metabolismo C₃ ocorre simultaneamente com a fotossíntese um processo oposto, conhecido como fotorrespiração (ALIYEV, 2010). Os dois processos são dependentes da luminosidade e catalisados pela enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase, referida como rubisco (TAIZ; ZEIGER, 2010). Durante o metabolismo fotorrespiratório, o O₂ (oxigênio) é fixado e o CO₂ (dióxido de carbono) é liberado (ALIYEV, 2010). A oxigenação gera a síntese

de uma molécula de 3-fosfoglicerato e uma molécula de 3-fosfoglicolato (MAURINO; PETERHANSEL, 2010, TAIZ; ZEIGER, 2010).

A fotorrespiração provavelmente constitui-se o segundo processo biológico mais importante, superado apenas pela fotossíntese (BAUWE; HAGEMANN; FERNIE, 2010). Ao contrário do conceito de desperdício proposto por muitos autores desde 1970, trabalhos recentes têm demonstrado que o processo de fotorrespiração é vital para as plantas (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010; ALIYEV, 2010; PETERHANSEL; MAURINO, 2011). A fotorrespiração constitui um mecanismo de proteção das plantas C_3 contra a fotoinibição e fotoxidação causadas sob condições de alta intensidade luminosa, estresse hídrico e salino e baixa concentração de CO_2 intercelular, além de prevenir danos ao fotossistema II, causado pelo excesso de energia liberada das reações luminosas (MAURINO; PETERHANSEL, 2010, TAIZ; ZEIGER, 2010).

Pesquisas com soja e aveia evidenciaram que altas taxas de fotorrespiração e fotossíntese estão relacionadas com genótipos altamente produtivos (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010; ALIYEV, 2010). Alguns estudos atuais também relacionam a fotorrespiração à assimilação de nitrogênio, à respiração, ao metabolismo de um carbono, à biossíntese de purina e à sinalização redox (BAUWE; HAGEMANN; FERNIE, 2010).

Os produtos da fotossíntese são transportados pelo floema. O floema é tecido vascular que transporta os açúcares produzidos das folhas maduras até as partes da planta que não são capazes de realizar fotossíntese, sendo que a sacarose é o principal açúcar transportado nos elementos crivados (TAIZ; ZEIGER, 2010). As regiões de síntese são denominadas de fonte e as regiões de metabolismo ou armazenamento, chamadas de drenos. As fontes incluem qualquer órgão exportador, normalmente folhas maduras fotossinteticamente ativas e os drenos incluem regiões em crescimento ou de armazenamento, como por exemplo, folhas novas, raízes, ápices meristemáticos, frutos em desenvolvimento, sementes e tubérculos (FLOSS, 2008; TAIZ; ZEIGER, 2010).

A translocação dos fotoassimilados no floema é frequentemente descrita como um movimento da fonte para o dreno. No entanto, em culturas como a soja, a direção de translocação para os órgãos drenos é determinada por fatores como proximidade da fonte ao dreno. Conforme a planta cresce, as folhas do estrato inferior fornecem os fotoassimilados para as raízes, as folhas do estrato superior transportam para os ápices em crescimento e as folhas do terço médio exportam para ambas as direções. O desenvolvimento vegetal também influencia a importância

dos drenos, durante o crescimento vegetativo os drenos ativos são normalmente os ápices caulinares e raízes, enquanto na fase reprodutiva sementes e frutos se tornam os drenos mais fortes. Além disso, as folhas (fonte) suprem os drenos com os quais elas possuem conexões vasculares diretas (FLOSS, 2008; TAIZ; ZEIGER, 2010).

2.2 Ecofisiologia da cultura de soja

O fotoperíodo, a temperatura e a disponibilidade hídrica são os elementos climáticos que mais afetam o desenvolvimento e a produtividade de soja (EMBRAPA, 2007).

O intervalo de tempo entre a emergência e o florescimento na cultura de soja é relatado como dependente do fotoperíodo e da temperatura (WILKERSON et al., 1989; SINCLAIR et al., 1991; WANG; REDDY; ACOCK, 1998). Portanto, a soja é classificada em plantas de dias curtos ou de noites longas, pois florescem quando as noites são maiores ou os dias são menores que um determinado 'fotoperíodo crítico' (CÂMARA; HEIFFIG, 2000, CAMARGO, 2006). O fotoperíodo crítico é citado como um determinado valor de horas de luz, característico de cada variedade cultivada dentro da espécie, abaixo ou acima do qual, a planta é induzida a florescer (CÂMARA; HEIFFIG, 2000).

Estimar a data do início de florescimento é importante para o manejo da cultura, pois o tempo entre a emergência e o início de florescimento determina o tamanho da planta e conseqüentemente, a produção de massa de matéria seca e produtividade (SHANMUGASUNDARAM; TSOU, 1978; WANG; REDDY; ACOCK, 1998; RODRIGUES et al., 2001).

Em relação à temperatura, a mesma influencia todos os estádios fenológicos da cultura de soja, pois além de ser uma cultura fotossensível, a planta também requer certa quantidade de energia térmica para completar uma determinada fase do seu ciclo fenológico (CÂMARA; HEIFFIG, 2000; SCHÖFFEL; VOLPE, 2002). Essa quantidade de energia é definida como unidades calóricas (UC), unidades térmicas de desenvolvimento (UTD) ou graus-dia (FLOSS, 2008). Os graus-dia (GD) são obtidos através da diferença entre a temperatura média diária e a temperatura basal da espécie (VILLA NOVA et al., 1972).

O desenvolvimento da cultura de soja é otimizado quando as temperaturas oscilam entre 20-30°C (HOFSTRA, 1972; HESKETH; MYHRE; WILLEY, 1973; EMBRAPA, 2007). Temperaturas do ar inferiores a 15°C ocasionam problemas relacionados à atividade fotossintética e respiratória, absorção de nutrientes, translocação e fixação simbiótica do N₂

(CÂMARA; HEIFFIG, 2000). Da mesma forma, temperaturas superiores a 35°C afetam a fotossíntese, a respiração (CÂMARA; HEIFFIG, 2000) e à estabilidade de membranas (TAIZ; ZEIGER, 2010) interferindo negativamente no florescimento e na capacidade de retenção das vagens (CAMARGO, 2006). E em ambos os casos, observam-se plantas menores, menos vigorosas e redução de produtividade (CÂMARA; HEIFFIG, 2000).

A necessidade total de água na cultura de soja varia entre 450 a 800 mm dependendo das condições climáticas, do manejo e da duração do seu ciclo (EMBRAPA, 2007). O excesso ou a deficiência hídrica na fase de germinação da semente seguida da emergência da plântula prejudica a uniformidade na população de plantas (CÂMARA; HEIFFIG, 2000, CAMARGO, 2006).

Porém, a escassez de umidade é mais prejudicial ao rendimento da cultura durante o período de florescimento e de frutificação (CÂMARA; HEIFFIG, 2000). Deficiências hídricas em ambas as fases podem provocar queda prematura de flores e abortamento de vagens, reduzindo significativamente a produtividade (CAMARGO, 2006; EMBRAPA, 2007).

Por outro lado, o excesso hídrico próximo à maturação final atrasa a colheita e pode ocasionar problemas ao amadurecimento normal dos grãos, proporcionando maior ocorrência de microorganismos e acelerando a maturação normal dos mesmos (CÂMARA; HEIFFIG, 2000).

2.3 Fenologia da cultura de soja

A caracterização dos estádios de desenvolvimento das culturas é uma ferramenta importante, pois possibilita identificar os diferentes estádios de desenvolvimento morfológico da planta, permitindo o estabelecimento de estratégias de manejo e consequentemente a obtenção de rendimentos satisfatórios e lucrativos (FANCELLI; DOURADO NETO, 2000).

O ciclo fenológico mais conhecido e adotado para a cultura de soja é o proposto por Fehr e Caviness (1977), que organizaram uma escala alfanumérica, na qual o desenvolvimento da cultura de soja pode ser dividido em duas fases distintas e sucessivas, denominadas de fase vegetativa (estádio V) e reprodutiva (estádio R), como pode ser observado na Tabela 1.

Tabela 1 - Descrição resumida dos estádios fenológicos da cultura de soja

Fase	Estádio	Descrição resumida (refere-se a 50% da população de plantas)
Vegetativa	VE	Emergência
	VC	Cotilédone
	V ₁	Primeiro nó
	V ₂	Segundo nó
	V ₃	Terceiro nó
	V _n	n-ésimo nó
Reprodutiva	R ₁	Início do florescimento
	R ₂	Florescimento pleno
	R ₃	Início da frutificação
	R ₄	Vagem desenvolvida
	R ₅	Início do enchimento do grão
	R ₆	Grão cheio ou completo
	R ₇	Início da maturação
	R ₈	Maturação plena

Fonte: Fehr e Caviness (1977)

A fase vegetativa (emergência ao início do florescimento) é caracterizada principalmente pela contagem do número de nós na haste principal, a partir do estágio V₁ (par de folhas unifoliadas no primeiro nó). Inicia-se na emergência das plântulas, e termina com a abertura da primeira flor em 50% das plantas. A fase reprodutiva (início do florescimento à maturação plena - ponto de maturidade fisiológica) é iniciada com a abertura da primeira flor, terminando com a maturação plena (FEHR; CAVINESS, 1977; CÂMARA, 2006; CORRÊA, 2008).

2.4 Fungicidas de ação fisiológica

A ocorrência de doenças nas culturas compromete a produtividade e a qualidade dos grãos (EMBRAPA, 2010). Uma das doenças mais severas que incide na cultura de soja é a ferrugem

asiática causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi* H. Sydow & Sydow. Várias são as práticas agrícolas utilizadas pelos produtores para o controle destas doenças, entre elas a utilização de fungicidas. A maioria dos fungicidas registrados para a cultura de soja pertence aos grupos dos triazóis, benzimidazóis e estrobilurinas (GODOY; CANTERI, 2004).

Além do controle de doenças fúngicas, estudos têm demonstrado que a utilização de fungicidas a base de estrobilurina ocasionou alterações fisiológicas em várias culturas, refletindo em incrementos na produção de massa de matéria seca e na produtividade de grãos (GROSSMANN; RETZLAFF, 1997; WU; TIEDEMANN, 2001; FAGAN, 2007).

As alterações fisiológicas decorrentes da aplicação de estrobilurinas se referem ao aumento do potencial antioxidante, incremento da atividade da enzima nitrato redutase, da fotossíntese líquida, diminuição da taxa respiratória, inibição da síntese de etileno e atraso da senescência das folhas, observadas principalmente na cultura do trigo (GROSSMANN; RETZLAFF, 1997; GLAAB; KAISER, 1999; WU; TIEDEMANN, 2001) e, mais recentemente na cultura do milho (DOURADO NETO et al., 2005) e de soja (FAGAN, 2007; RODRIGUES, 2009).

O incremento na taxa fotossintética está relacionado com a diminuição da respiração mitocondrial (FAGAN, 2007). As estrobilurinas são compostos químicos extraídos do fungo *Strobilurus tenacellus*, estes compostos são classificados como inibidores de quinona oxidase (QoI), pois a toxicidade ocorre em plantas através da inibição parcial da respiração mitocondrial bloqueando a transferência de elétrons do complexo III (complexo bc1) da cadeia transportadora de elétrons (AMMERMAN et al., 2000; GHINI; KIMATI, 2000, PARREIRA; NEVES; ZAMBOLIM, 2009).

Com a inibição parcial no transporte de elétrons na mitocôndria ocorre à acidificação do citoplasma, sendo assim, após a aplicação da estrobilurina ocorre o decréscimo do pH citosólico, isso se reflete em aumento da atividade da enzima nitrato redutase e consequentemente, da assimilação de nitrogênio (GLAAB; KAISER, 1999), pois o pH citosólico exerce modulação na atividade da enzima nitrato redutase (KAISER; BRENDLE-BEHNISCH, 1995). A enzima nitrato redutase também possui uma rota alternativa que produz óxido nítrico, o qual é um agente importante de sinalização contra ataque de patógenos, além de inibir os precursores do etileno, ACC sintase e ACC oxidase (VENÂNCIO et al., 2004).

O efeito das estrobilurinas no atraso da senescência tem sido relacionado à redução da biossíntese de etileno e a indução da biossíntese de citocininas (GROSSMANN; RETZLAFF, 1997; WU; TIEDEMANN, 2001). Há evidência de que este fungicida é capaz de reduzir a atividade do ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC). O aminoácido metionina é o precursor da síntese de etileno, e o ACC funciona como um intermediário na conversão da metionina em etileno (TAIZ; ZEIGER, 2010). Entre outras funções, os inibidores da síntese de etileno retardam a senescência foliar e consequentemente prolongam a atividade fotossintética. Com relação às citocininas, estudos têm demonstrado que a redução nos níveis de etileno, provocada pela aplicação de estrobilurinas, manteve ou aumentou a quantidade de citocininas (GROSSMANN; RETZLAFF, 1997).

Em soja a aplicação de estrobilurina nos estádios R_1 e $R_{5.1}$ promoveu maior conteúdo de citocininas (RODRIGUES, 2009) e aumentou a taxa fotossintética nos dois períodos de aplicação. A atividade da enzima nitrato redutase também foi incrementada quando a aplicação foi realizada no estágio fenológico R_1 e a taxa respiratória decresceu após a aplicação de estrobilurina no estágio $R_{5.1}$ (FAGAN, 2007).

Fagan (2007) também observou que a aplicação de estrobilurina aumenta o acúmulo de massa de matéria seca de folhas, caule e total e da área foliar em torno de 14 dias após a primeira aplicação quando realizada na cultura de soja. De acordo com o autor este desempenho é devido ao incremento na fotossíntese líquida, à atividade da enzima nitrato redutase e, consequentemente, ao acúmulo de massa de matéria seca.

2.5 Senescência em plantas

A senescência é um processo natural do desenvolvimento da planta (SRIVASTAVA, 2002), dependente de energia e controlado pelo programa genético do vegetal (TAIZ; ZEIGER, 2010).

Em algumas plantas, a senescência foliar pode ocorrer sem correlação com a senescência de outros órgãos, como em muitas espécies de árvores (LIM; KIM; NAM, 2007). Ao contrário do trigo, do milho e da soja que amarelecem abruptamente e morrem após a produção dos frutos, mesmo sob condições ótimas de crescimento. A senescência de toda a planta após um ciclo reprodutivo é denominada de senescência monocárpica (TAIZ; ZEIGER, 2010).

2.5.1 Série ordenada de eventos durante a senescência

A senescência foliar não é um processo passivo e desordenado de mudanças celulares e bioquímicas (LIM; KIM; NAM, 2007, SRIVASTAVA, 2002). Pelo contrário, é um processo altamente regulado, com uma série de eventos nos quais, organelas, membranas e macromoléculas são quebradas e nutrientes, como por exemplo, aminoácidos, açúcares e sais minerais, são recuperados das folhas senescentes e reutilizados em outras partes da planta (SRIVASTAVA, 2002).

As mudanças estruturais da célula em senescência são acompanhadas por conversões bioquímicas, particularmente a degradação de clorofila e proteína, seguida do declínio da taxa fotossintética, aumento da respiração celular, modificações no metabolismo oxidativo, além de alterações no metabolismo secundário (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000).

As primeiras mudanças estruturais ocorrem nos cloroplastos. Os cloroplastos são considerados reservatórios de proteínas, entre elas a rubisco, de clorofilas e de lipídios. Estima-se que em torno de 50% de proteínas e 70% de lipídeos que são encontradas nas células do mesofilo estão localizadas nos cloroplastos, isso explica o motivo pelo qual os cloroplastos são as primeiras estruturas a serem degradadas (SRIVASTAVA, 2002). Ao contrário, o núcleo e as mitocôndrias, que são essenciais para a expressão do gene e a produção de energia, respectivamente, permanecem intactos até os últimos estágios de senescência refletindo desta forma a necessidade das células da folha de permanecerem em funcionamento até o estágio final da senescência, possivelmente para remobilização efetiva dos materiais celulares (LIM; KIM; NAM, 2007). Células-guarda da epiderme e o floema permanecem funcionais para as trocas gasosas e transporte, respectivamente, até que a degradação metabólica dos cloroplastos e exportação de metabólitos esteja completa (SRIVASTAVA, 2002).

A diminuição da taxa fotossintética frequentemente é citada como um sintoma claro do declínio fisiológico na senescência. Estimativas de trocas gasosas demonstram que a capacidade fotossintética diminui em paralelo com o teor de clorofila e proteína (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000).

O impacto da senescência no metabolismo oxidativo, entre outros, está associado com a conversão de peroxissomos para glioxissomos, através da ativação da via gluconeogenesis, que converte lipídios em açúcares (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000). Os glioxissomos são

peroxissomos especializados presentes em vários órgãos da planta, como na germinação dos cotilédones ou em folhas senescentes (ESCHER; WIDMER, 1997).

2.5.2 Fatores ambientais e senescência foliar

A senescência foliar pode ocorrer prematuramente sob condições ambientais adversas (LIM; KIM; NAM, 2007). Os fatores ambientais que influenciam a senescência foliar incluem seca, limitação de nutrientes, limitação de luz, temperatura extrema, estresse oxidativo por meio de irradiação UV-B e ozônio, infecção por patógenos e sombreamento por outras plantas (LIM; KIM; NAM, 2007; SRIVASTAVA, 2002).

2.5.3 Morte celular programada

A morte celular programada (MCP) é um processo celular autodestrutivo provocado por fatores internos e externos e mediado por um programa genético, e desempenha um papel fundamental no desenvolvimento e em reposta de defesa da planta. Exemplos típicos de MCP em plantas são observados na formação de aerênquima (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000), na formação de elementos traqueais, na germinação (degeneração da camada de aleurona) e na resposta de hipersensibilidade induzidas por patógenos (LIM; KIM; NAM, 2007).

A morte celular que ocorre durante a senescência é um tipo de MCP, no entanto apresentando algumas características distintas. Em primeiro lugar, a senescência foliar ocorre em nível de órgão, que engloba a folha inteira, enquanto outras MCPs ocorrem em nível celular (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000; LIM; KIM; NAM, 2007). Em segundo lugar, a taxa de morte celular durante a senescência das folhas é mais lenta do que nas outras MCPs. Em terceiro lugar, em termos da função biológica, MCP em senescência foliar é principalmente para remobilização de nutrientes das folhas para outros órgãos, incluindo sementes em desenvolvimento (LIM; KIM; NAM, 2007).

Nas folhas senescentes naturalmente, a senescência ocorre de forma coordenada na folha inteira, geralmente a partir das pontas ou das margens para a base de uma folha. No entanto, o estresse ambiental como, por exemplo, o ataque por patógeno, é direcionado de forma localizada sobre folha, conseqüentemente, a região estressada sofre senescência foliar mais cedo do que as outras partes (LIM; KIM; NAM, 2007). Essa morte celular rápida e localizada devido ao ataque de patógenos é denominada de resposta de hipersensibilidade (TAIZ; ZEIGER, 2010).

A MCP associada com a resposta hipersensitiva é a morte celular em torno do ponto de infecção causado por alguns patógenos. As células adjacentes ao local de infecção morrem rapidamente e formam uma ilha circular pequena denominada lesão necrótica (TAIZ; ZEIGER, 2010). A lesão necrótica isola a infecção e bloqueia a sua propagação para os tecidos próximos saudáveis, de maneira localizada e rápida, para matar o tecido do hospedeiro, antes que os agentes patogênicos se estabeleçam, ao invés da recuperação máxima de nutrientes (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000).

2.5.4 Métodos para avaliar a senescência

Para medir quantitativamente a senescência foliar, uma série de parâmetros fisiológicos e moleculares podem ser utilizados. Indicadores bem estabelecidos da senescência incluem conteúdo de clorofila, a eficiência fotoquímica, a atividade enzimática, alterações dos níveis de proteína, o vazamento de íons da membrana e a expressão gênica. O amarelecimento da folha é um indicador visível da senescência foliar e reflete principalmente a senescência dos cloroplastos, que é o primeiro passo para a senescência associada a morte celular programada. As medidas de perda de clorofila e eficiência fotoquímica são métodos eficientes utilizados para avaliação da senescência (LIM; KIM; NAM, 2007).

A ativação das atividades catabólicas ou hidrolíticas, como a RNase ou atividade da peroxidase ocorre durante a senescência foliar. Assim, a análise da atividade destas enzimas é também uma maneira confiável e quantitativa para avaliar a senescência foliar. Senescência envolve rompimento da integridade da membrana plasmática como a etapa final de morte celular, que pode ser facilmente quantificado através do monitoramento de extravazamento de íons da membrana (LIM; KIM; NAM, 2007).

2.5.5 Reguladores endógenos da senescência

A senescência causada por fatores internos e externos é mediada por complexas interações de vários fatores, incluindo fitohormônios (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000). As vias hormonais estão envolvidas em todas as fases da senescência foliar, incluindo a fase de iniciação da senescência e as fases terminais (LIM; KIM; NAM, 2007).

Entre os fitohormônios conhecidos, o etileno e a citocinina, desempenham papel fundamental no processo de senescência (SRIVASTAVA, 2002). O etileno é promotor principal

da senescência, em muitas plantas, o tratamento com etileno exógeno induziu a senescência de folhas e flores e o amadurecimento de frutos (LIM; KIM; NAM, 2007). Em algumas culturas, a biossíntese de etileno prejudica o rendimento, particularmente através da aceleração da senescência da folha, pois reduz a produção de fotoassimilados e a duração do período de enchimento dos grãos (GROSSMANN; RETZLAFF, 1997).

As citocininas apresentam efeito oposto ao etileno, delongando o processo de senescência. Duas linhas sugerem que as citocininas podem funcionar bloqueando a senescência: primeiro, a concentração de citocinina endógeno diminui em tecidos senescentes e segundo, a aplicação exógeno de citocinina causou atraso da senescência em muitos tecidos (LIM; KIM; NAM, 2007).

Segundo Lara et al. (2004), a ação da citocinina no atraso da senescência está correlacionado com a atividade da invertase extracelular. Quando a atividade da invertase extracelular foi inibida, a intervenção da citocininas no atraso da senescência também foi inibida, sugerindo que a partição de carboidratos, associado com a atividade da invertase pode estar relacionado com a ação das citocininas no atraso da senescência. Esta observação é importante, pois demonstra que a regulação da senescência foliar está relacionada às mudanças na relação fonte-dreno de açúcares e que existe uma ligação estreita entre a ação da citocinina, o metabolismo primário e a senescência foliar (LIM; KIM; NAM, 2007).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Experimento I: estudo de trocas gasosas durante o desenvolvimento da cultura de soja em condições controladas

3.1.1 Local do experimento

O experimento foi conduzido no Laboratório de Estresse e Neurofisiologia de Plantas da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” - ESALQ/USP, no período de janeiro a maio de 2007.

Utilizou-se a câmara de crescimento Conviron modelo E₇. As condições de temperatura, umidade relativa do ar, irradiância luminosa e fotoperíodo foram controladas, respeitando as condições ótimas estabelecidas para a espécie. Manteve-se a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) em 800 μmol (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e temperaturas médias de 28°C durante o período diurno (12 horas) e 18°C durante o período noturno (12 horas), com modificação gradual conforme as necessidades dos estádios fenológicos, de acordo com a escala proposta por Fehr e Caviness (1977).

3.1.2 Caracterização do experimento

Utilizou-se a cultura de soja, cultivar BRS 232. A semeadura foi realizada em 6 de março de 2007, em 15 vasos com capacidades de 3,8 dm^3 , preenchidos igualmente com solo Latossolo Vermelho Amarelo simulando o espaçamento entre plantas de 0,45 m entre linhas e a densidade de 28 sementes por metro. Em cada vaso foram semeadas cinco sementes e posteriormente realizado o desbaste, mantendo-se duas plantas por vaso.

Antes da semeadura, realizou-se a análise de solo para recomendação da adubação da cultura. Para melhor controle experimental e para evitar as possíveis variações de distribuição da adubação no vaso, optou-se pela fertirrigação contínua do solo. Como solução padrão foi utilizada a proposta por Hoagland e Arnon (1950), sendo aplicado diariamente 40 mm da solução nutritiva. A fertirrigação iniciou a partir dos 10 dias iniciais após a emergência das plântulas. As irrigações foram feitas diariamente, respeitando as condições ótimas estabelecidas para a cultura de soja (80% da capacidade de água disponível).

3.1.3 Avaliações

Realizou-se a determinação da fotossíntese líquida, respiração e transpiração foliar através de um sistema portátil de medição de trocas gasosas, IRGA (*Infra Red Gas Analyzer*) modelo LI-6400 (LI-COR). Também foi determinada a área foliar de cada folíolo, em todos os estratos

foliares, através da metodologia não destrutiva, que consistiu no desenho e recorte em contorno do formato do folíolo em papel sulfite e a medição foi feita em um medidor de área foliar portátil (LI-COR 3000 A).

As determinações de trocas gasosas iniciaram logo após a emissão do primeiro par de unifólios, estendendo-se até o último trifólio emitido (trifólio 9). Esse período coincidiu com o início do florescimento das plantas. As análises foram realizadas diariamente sempre nas mesmas folhas e estendeu-se apenas até o trifólio 9, pois a partir desse ponto as folhas começaram a apresentar queimaduras devido ao contato com as lâmpadas da câmara de crescimento e a alta temperatura próxima a elas.

A fotossíntese total de cada planta foi calculada por meio do somatório da fotossíntese líquida da área de cada folha, como se observa na Equação 1:

$$FsLT = \sum_{i=1}^n AFTf_i \cdot FsLf_i \quad (1)$$

em que $FsLT$ é a fotossíntese líquida total da planta ($\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $AFTf_{(i)}$ a área foliar total de cada unidade foliar (m^2); n é o número de folhas amostradas; $FsLf_{(i)}$ corresponde à fotossíntese líquida total de cada unidade foliar ($\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), obtida pela diferença entre fotossíntese bruta e respiração. Foi considerada a unidade foliar como sendo os unifólios e cada trifólio emitido.

A razão de distribuição de fotossíntese total da planta para cada unidade foliar, em percentagem, foi realizada a partir da Equação 2:

$$RDFTp_i = \frac{FsLf_i}{FsLT} \times 100 \quad (2)$$

em que $RDFTp_i$ é a razão de distribuição relativa a i -ésima unidade foliar; $FsLf_i$ denota a fotossíntese líquida da i -ésima unidade foliar ($\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e $FsLT$ é a fotossíntese líquida total da planta ($\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

A transpiração total foi calculada de modo análogo à fotossíntese líquida total da planta, integrando-se a transpiração da área de cada unidade foliar, conforme se observa na Equação 3:

$$TrT = \sum_{i=1}^n AFTf_i \times Trf_i \quad (3)$$

em que TrT é a transpiração total da planta, ($\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), $AFTf_{(i)}$ a área foliar total de cada unidade foliar (m^2); n é o número de folhas amostradas; $Trf_{(i)}$ traduz a transpiração da i -ésima unidade foliar ($\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

A distribuição de transpiração total da planta em cada unidade foliar, em percentagem, foi calculada a partir da Equação 4:

$$RDTrT_i = \frac{Trf_i}{TrT} \times 100 \quad (4)$$

em que $RDTrT_i$ é a razão de distribuição da transpiração total da planta por i -ésima unidade foliar; Trf_i se refere à transpiração obtida na i -ésima unidade foliar ($\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e TrT , transpiração total da planta ($\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

3.2 Experimento II: avaliação da taxa fotossintética e respiratória do estrato inferior e superior de plantas de soja

3.2.1 Local e cultura

O segundo experimento foi realizado na estação experimental da Basf localizada em Santo Antônio da Posse, SP, na cultura de soja, cultivar M-SOY 7908 RR. A semeadura foi realizada no dia 10 de fevereiro de 2011.

3.2.2 Disposição do experimento e tratamentos

O delineamento experimental adotado foi de blocos ao acaso constituído por 2 tratamentos e 10 repetições. Os tratamentos constituíram da aplicação foliar dos fungicidas estrobilurina Piraclostrobina (T_1) e triazol (T_2). A dose de cada produto foi $0,5 \text{ L ha}^{-1}$ com um volume de calda de 200 L ha^{-1} em todos os tratamentos.

3.2.3 Avaliações

Foram realizadas avaliações de fotossíntese líquida e respiração no estrato inferior e superior, através do sistema portátil de medição de trocas gasosas, IRGA (*Infra Red Gas Analyzer*) modelo LI-6400 (LI-COR).

3.2.4 Análise estatística

A análise estatística foi realizada com o auxílio do programa SAS® (SAS/STAT, 2003). Foram verificados os pressupostos da ANOVA por meio da família de transformação ótima de Box-Cox (1964) e o teste de Hartley (1950) foi aplicado para verificar a homogeneidade de

variâncias. Posteriormente, aplicou-se o teste de F ($p < 0,05$) para verificar possíveis diferenças entre os fatores e a interação entre eles. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

3.3 Experimento III: influência das folhas senescentes do estrato inferior nos componentes de produção da cultura de soja

3.3.1 Local e cultura

O experimento foi conduzido na Escola Estadual Agrotécnica Afonso Queiroz, Campus II do Centro Universitário de Patos de Minas - UNIPAM, em Patos de Minas, MG sob Latossolo Vermelho. O local apresenta as seguintes coordenadas geográficas: 18°34' S (latitude Sul), 46°31' W (longitude Oeste) e 815 m de altitude. Patos de Minas apresenta precipitação média anual em torno de 1400 mm; temperatura média anual igual a 21,1°C ; máxima anual 27,8°C; mínima anual 16,3°C, conforme dados da Estação Meteorológica de Sertãozinho (EPAMIG) localizada no município de Patos de Minas.

Foi utilizada a cultura de soja, cultivar NA-7255-RR. Antes da semeadura foi realizada a amostragem de solo para avaliar a necessidade de correção bem como a adubação de manutenção da lavoura. A adubação de semeadura foi realizada em função dos resultados da análise de solo. Desta forma, foram aplicados 400 kg ha⁻¹ da formulação 8:28:16 + 1,5% de Ca + 4,4% de S + 0,2% de Zn.

Antes da semeadura as sementes foram inoculadas com *Bradyrhizobium* e tratadas com fungicida e inseticida. A semeadura foi realizada manualmente no dia 21 de janeiro de 2011, no espaçamento de 0,55 m entre linhas com densidade de 22 plantas por metro. Após a emergência foi efetuado o desbaste para 16 plantas por metro, totalizando uma população final de 291.000 plantas por hectare.

Foi realizado acompanhamento diário na área do experimento, a fim de verificar ataque de pragas e doenças, bem como a presença de plantas daninhas. Quando necessário, foi aplicado o inseticida Metomil (0,6 L ha⁻¹) e o herbicida Glifosato (3 L ha⁻¹).

3.3.2 Disposição do experimento e tratamentos

O delineamento experimental adotado foi em blocos ao acaso constituído por 15 tratamentos e quatro repetições (Tabela 2). Cada parcela foi composta de 4 linhas com 6 m de comprimento por 0,55 m entrelinhas, totalizando uma área de 13,2 m². A área total do

experimento foi de 792 m². A área útil de cada parcela foi constituída pelas linhas centrais, descartando 0,5 m em cada extremidade.

Tabela 2 - Descrição dos tratamentos de aplicação foliar de fungicidas em folhas do estrato inferior da cultura de soja submetidas à aplicação de estrobilurina Piraclostrobina + Epoxiconazol, triazol e testemunha (sem aplicação), em função da quantidade relativa de folhas senescentes mantidas no estrato inferior de plantas de soja (QFSEI, %)

Tratamento	Fungicida	QFSEI	Especificações
T ₁	Piraclostrobina + Epoxiconazol	100	Quantificar o efeito fisiológico de duas aplicações de estrobilurina na taxa de translocação de fotoassimilados relacionadas a folhas senescentes do estrato inferior.
T ₂	Piraclostrobina + Epoxiconazol	75	
T ₃	Piraclostrobina + Epoxiconazol	50	
T ₄	Piraclostrobina + Epoxiconazol	25	
T ₅	Piraclostrobina+ Epoxiconazol	0	
T ₆	Triazol	100	Testemunha relativa. Tratamento para quantificar o efeito da depleção da doença na taxa de translocação de fotoassimilados relacionadas a folhas senescentes do estrato inferior.
T ₇	Triazol	75	
T ₈	Triazol	50	
T ₉	Triazol	25	
T ₁₀	Triazol	0	
T ₁₁	Testemunha	100	Testemunha absoluta. Efeito da depleção da doença na taxa de translocação de fotoassimilados relacionadas a folhas senescentes do estrato inferior.
T ₁₂	Testemunha	75	
T ₁₃	Testemunha	50	
T ₁₄	Testemunha	25	
T ₁₅	Testemunha	0	

A aplicação dos tratamentos foi realizada no estágio R₁ (início do florescimento). As aplicações foram realizadas com pulverizador costal propelido à CO₂. A barra utilizada continha quatro bicos do tipo leque, perfazendo 2,25 m de comprimento e com a pressão constante de 2 bar. A dose de cada produto foi 0,5 L ha⁻¹ com um volume de calda de 200 L ha⁻¹ em todos os tratamentos.

Para avaliar o efeito da senescência foliar natural ou induzida por doença, dividiu-se a planta em três estratos e optou-se por manter diferentes proporções de folhas senescentes no estrato inferior (0, 25, 50, 75 e 100%), sendo que o mesmo apresentou em média 10 folhas (Figura 1). O critério para determinar o início da senescência foi o decréscimo de 5% no índice SPAD em folhas completamente expandidas.

Figura 1 - Esquema simplificado da senescência foliar em soja, com tratamentos baseados na retirada de folhas senescentes no estrato inferior, sendo 100, 75, 50, 25 e 0% as porcentagens de retirada de folhas do estrato inferior a partir do início da senescência foliar

3.3.3 Descrição do modelo do efeito fisiológico

De acordo com a fisiologia da senescência foliar descrita na literatura foram propostos neste trabalho três modelos fisiológicos. O primeiro deles se refere à senescência natural em folhas do estrato inferior, o segundo modelo apresenta a influencia da incidência de patógenos nas folhas baixas e terceiro modelo sugere o efeito da aplicação de fungicidas em folhas do estrato inferior da cultura de soja.

A senescência natural ocorre mesmo em condições ambientais ótimas para o desenvolvimento da planta, através da remobilização de reservas das folhas senescentes para outros órgãos da planta (Figura 2).

Figura 2 - Descrição do modelo fisiológico de remobilização de reservas de folhas velhas com senescência natural (aplicação de triazol) para órgãos drenos em que N se refere ao nitrogênio e RNAm se refere ao RNA mensageiro

No entanto, a senescência foliar pode sofrer influência de fatores ambientais, entre eles, a infecção por patógenos, neste caso, a morte celular é direcionada para o ponto de infecção, com o objetivo de limitar a propagação do patógeno (Figura 3).

Figura 3 - Descrição do modelo fisiológico de remobilização de reservas de folhas velhas para órgãos drenos quando a senescência é induzida por ataque de doenças (sem aplicação de fungicidas), em que N se refere ao nitrogênio e EDP à energia disponível para o patógeno

O terceiro modelo propõe que além do controle da doença, quando há aplicação de fungicidas do grupo químico das estrobilurinas, a taxa de senescência foliar poderá diminuir devido aos efeitos fisiológicos proporcionado pela utilização destes produtos. Portanto, a funcionalidade das folhas inferiores tende a ser mantida por um período mais longo, além de ser mais lenta, o que poderia ser determinante na translocação e realocação de energia dessas folhas para os órgãos drenos da planta (Figura 4).

Figura 4 - Descrição do modelo fisiológico de remobilização de reservas de folhas velhas com senescência natural influenciada pela aplicação da Piraclostrobina para órgãos drenos, em que Cit se refere à citocinina; EUR à eficiência do uso de radiação; ANR à atividade da enzima nitrato redutase, RFA à radiação fotossinteticamente ativa; SPAD ao parâmetro para medir indiretamente o teor de clorofila e N ao nitrogênio

3.3.4 Avaliações

3.3.4.1 Fenologia

Para a caracterização de cada estágio de desenvolvimento, as determinações dos estágios fenológicos foram efetuadas a cada dois dias durante o ciclo da cultura de acordo com a escala proposta por Fher e Caviness (1977).

3.3.4.2 Trocas gasosas

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas por meio de um sistema aberto portátil de trocas gasosas, IRGA (*Infra Red Gas Analyzer*), modelo LI-6400 (LI-COR).

Durante as medições, a folha selecionada em cada planta foi colocada dentro da câmara selada do equipamento, não suprida por ar externo sob $1000 \mu\text{mol}$ (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF). Para as medidas de respiração, a DFFF do equipamento foi desligado ($0 \mu\text{mol}$ (fótons) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O tempo de equilíbrio entre as medidas de fotossíntese e respiração foliar foi de 5 minutos e o valor máximo de *deficit* de pressão de vapor em que foram realizadas as medidas foi de 1,8 kPa e temperatura do ar média de 30°C. As determinações de fotossíntese e respiração foram realizadas a cada dois dias em folhas marcadas, entre 9 e 11 da manhã, em dias ensolarados, em duas plantas por parcela.

3.3.4.3 Teor de clorofila na folha

Para determinar a quantidade de clorofila na folha foi utilizado medidor portátil de clorofila (clorofilômetro marca Minolta, modelo SPAD-502), que permite leituras instantâneas do teor relativo de clorofila na folha sem destruí-la. As amostras foram efetuadas em quatro plantas marcadas em todas as folhas do estrato inferior dentro de cada parcela a cada dois dias após o florescimento, a fim de monitorar o início da senescência foliar.

3.3.4.4 Produtividade e componentes de produção

A colheita do experimento foi realizada no estágio R_8 (maturação plena). Após a colheita em cada planta foi realizada em a separação de vagens em: vazias e com um, dois, três e quatro grãos.

A produtividade de grãos foi realizada através da colheita de três fileiras centrais, onde foram eliminados 0,5 m das bordas iniciais e finais de cada parcela. Em cada planta foi realizado a separação de vagens que continham de um a quatro grãos. Posteriormente estes órgãos foram separados em sacos de papel individualizados, identificados e levados à estufa de secagem de

ventilação forçada de ar a 65°C, até massa constante para a determinação da massa de matéria seca de vagens e grãos. As pesagens foram realizadas em balança digital com precisão de 0,001 grama.

3.3.4.5 Massa de 1000 grãos

Após colheita de cada parcela, os grãos foram secos a umidade padrão de 13% e realizada a pesagem de 1000 escolhidos aleatoriamente.

3.3.5 Análise estatística

A análise estatística foi realizada com o auxílio do programa SAS® (SAS/STAT, 2003). Foram verificados os pressupostos da ANOVA por meio da família de transformação ótima de Box-Cox (1964) e o teste de Hartley (1950) foi aplicado para verificar a homogeneidade de variâncias. Posteriormente, aplicou-se o teste de F ($p < 0,05$) para verificar possíveis diferenças entre os fatores e a interação entre eles. Aplicou-se o teste de Tukey ($p < 0,05$) para comparação das médias.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Experimento I: taxa fotossintética e taxa transpiratória por unidade foliar (participação dos estratos foliares)

Observa-se que até os 15 dias após a emergência (DAE) da planta os unifólios e o trifólio 1 foram fundamentais para a realização do processo fotossintético, os unifólios contribuíram em média 20% e o trifólio 1 com 45% da fotossíntese total da planta (Figura 5).

Figura 5 - Participação das unidades foliares na fotossíntese líquida total (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de soja dias após a emergência (DAE)

Durante os primeiros 7 a 10 dias após a emergência (VE) ou até próximo ao estágio V_1 (folhas unifoliadas completamente desenvolvidas) a plântula de soja se mantém através da importação das reservas armazenadas nos cotilédones. Durante esse período, os cotilédones perdem 70% da massa seca, injúrias causadas em ambos os cotilédones no estágio VE, ou próximo dele, representa uma redução de 8 a 9% no rendimento (RITCHIE et al., 1997). A planta se torna autossuficiente em produção de energia a partir do estágio V_1 (Figura 5). Nessa fase, as folhas unifoliadas são essenciais para os processos iniciais de fotossíntese da planta jovem,

podendo durar de 4 a 6 semanas a partir da sua formação, dependendo da variedade cultivada e da época de semeadura (CÂMARA; HEIFFIG, 2000).

A partir de 15 DAE (Figura 5), a fotossíntese total foi distribuída de forma uniforme aos diferentes trifólios com valores que em média oscilaram de 10 a 20% do total da planta, com diminuição da participação das folhas emitidas no início do desenvolvimento (unifólio, trifólio 1 e 2). Com o desenvolvimento da planta as folhas mais baixas apresentam taxa fotossintética menor do que as folhas superiores, pois a máxima taxa fotossintética é alcançada na maioria das vezes próximo ou quando a planta atinge a máxima expansão foliar, decrescendo conforme há formação de novos trifólios. Além disso, ocorre um aumento do sombreamento das folhas inferiores, promovendo uma diminuição da atividade fotossintética destas folhas, influenciada pela intensidade e qualidade da luz que incide nas camadas inferiores do vegetal.

Ao analisar a perda de água da planta pela transpiração (Figura 6), constata-se a mesma tendência observada na assimilação de CO_2 . Até o estágio V_4 , o trifólio 1 é o que contribui com a maior parte da perda de água na planta, uma vez que a atividade metabólica deste é maior do que nos demais, como se observa pela sua elevada participação na fotossíntese líquida total da planta (Figura 5). A partir deste estágio, os estratos superiores adquirem maior relevância na perda de água, por estarem mais expostos à radiação solar e ao menor efeito do microclima.

Figura 6 - Participação das unidades foliares na transpiração total (Tr , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas de soja dias após a emergência (DAE)

A Tabela 3 e as Figuras 7 e 8 apresentam o desempenho de trocas gasosas durante a ontogenia de algumas unidades foliares, bem como a taxa de expansão foliar e a taxa de crescimento. Devido à semelhança de comportamento em relação a essas variáveis fisiológicas, utilizaram-se apenas os dados observados no unifólio, trifólio 1, trifólio 2 e trifólio 3.

Tabela 3 - Estimativa de valores de fotossíntese líquida (Fs, $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e área foliar (AF, $\text{cm}^2 \text{ planta}^{-1}$) no unifólio, trifólios 1, 2 e 3 em soja em função do número de dias após a emissão da unidade foliar (DAEF, dias)

DAEF	Unifólio		Trifólio 1		Trifólio 2		Trifólio 3	
	Fs	AF	Fs	AF	Fs	AF	Fs	AF
3	6,25	33,85	9,56	64,92	1,56	37,89	3,31	42,36
9	11,03	34,59	11,65	66,45	11,79	73,68	13,45	96,85
12	14,31	35,08	15,25	68,75	17,11	80,00	16,62	138,45
15	8,59	35,95	12,92	69,10	15,08	80,14	15,10	141,66
18	7,48	36,40	9,14	69,97	12,53	83,37	9,68	145,64
21	3,12	36,49	4,87	70,72	8,20	83,77	5,92	150,85
24	1,65	38,32	2,60	72,71	6,09	86,50	-	-

Observa-se um incremento da taxa fotossintética e da taxa transpiratória logo após a emissão da folha, atingindo um pico ao redor dos 10 dias após a emissão da unidade foliar, com posterior decréscimo ao longo do desenvolvimento da planta (Tabela 3 e Figuras 7 e 8). Embora a fotossíntese e a transpiração tenham apresentado maiores taxas por volta dos 10 dias, nota-se, que as folhas, neste mesmo período, ainda não apresentaram a área foliar máxima (Tabela 3). O processo de respiração também é mais intenso nos períodos iniciais de desenvolvimento da folha e após um pequeno decréscimo manteve-se praticamente constante (Figuras 7 e 8).

(a)

(b)

Figura 7 - Valores de fotossíntese líquida (Fs, $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respiração (R, $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e transpiração (Tr, $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$) do unifólio (a) e do trifólio 1 (b) dias após a emissão da unidade foliar (DAEF, dias)

Figura 8 - Valores de fotossíntese líquida (F_s , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respiração (R , $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e transpiração (Tr , $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$) do trifólio 2 (a) e do trifólio 3 (b) dias após a emissão da unidade foliar (DAEF, dias)

Durante o processo de expansão foliar ocorre o incremento do conteúdo de clorofila e consequentemente, o desenvolvimento gradual do aparelho fotossintético, e isso, explica o fato da folha apresentar um incremento fotossintético com o aumento da expansão (JIANG et al., 2006).

A taxa respiratória da planta também é maior neste período, pois quanto maior a atividade metabólica de um tecido maior sua taxa de respiração. Conforme a planta atinge a maturidade a atividade respiratória permanece constante ou pouco a pouco reduz à medida que o tecido envelhece e por fim senesce (TAIZ; ZEIGER, 2010).

Com base nestes resultados é possível concluir que a participação de cada unidade foliar na fotossíntese líquida total e na transpiração depende do estágio de desenvolvimento da planta. Portanto, para a análise de trocas gasosas recomenda-se para a cultura de soja, que as mesmas sejam realizadas nos trifólios 3 e 4 até o estágio vegetativo V₄ e, posteriormente, no trifólio 5 até a planta atingir o estágio reprodutivo R₁.

4.2 Experimento II: fotossíntese líquida e transpiração em estratos foliares (efeito fisiológico do uso de Piraclostrobina + Epoxiconazol)

A aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol, no estágio fenológico R₂, incrementou a atividade fotossintética e transpiratória das folhas do estrato superior e inferior de plantas de soja, quando comparada aos tratamentos com triazol (Figura 9).

Os valores de fotossíntese líquida observados nas folhas do estrato superior foram em média de 17,47 e 22,57 $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para triazol e estrobilurina respectivamente, caracterizando assim, uma superioridade de 22,6% na taxa fotossintética de plantas que receberam aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol. Da mesma forma, observa-se nas folhas do estrato inferior, que o incremento na atividade fotossintética proporcionado pela estrobilurina foi de 92,15% em reação ao tratamento com triazol (Figura 9a).

A atividade fotossintética das folhas do estrato inferior é menor (redução de 80% no tratamento com Piraclostrobina + Epoxiconazol e 98% no tratamento com triazol em relação às folhas do estrato superior) e qualquer alteração nas condições de cultivo pode ocasionar mudanças bruscas na assimilação de CO₂. Nesse experimento, constatou-se que, nas plantas tratadas com triazol, as folhas do estrato inferior já se encontravam em início de senescência, pois a taxa fotossintética foi negativa, ou seja, a taxa respiratória era mais elevada que a taxa fotossintética. Já nas plantas que receberam estrobilurina, observou-se um efeito atenuador de senescência, pois o produto manteve a taxa fotossintética das folhas em um nível superior ao do triazol. Esse efeito atenuador foi de aproximadamente 15 dias.

A caracterização da taxa fotossintética durante o florescimento é extremamente relevante, pois, nesta fase a taxa de assimilação de CO₂ aumenta acentuadamente nas folhas de todas as

camadas. A contribuição das folhas de soja na atividade fotossintética da planta depende de sua localização dentro do estrato da planta e da sua orientação espacial, mas o valor máximo de assimilação de CO_2 é observada em folhas do estrato médio, seguidas pelas folhas do estrato superior (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010).

Segundo Aliyev e Mirzoyev (2010), a fotossíntese aumenta gradualmente a partir do início do desenvolvimento da planta de soja, atingindo os valores máximos durante o florescimento e formação de vagens. De acordo com os mesmos autores, genótipos de soja altamente produtivos apresentam elevada atividade fotossintética em folhas do estrato inferior, característica que pode ser potencializada pela ação da Piraclostrobina, como foi observado nesse trabalho, devido ao decréscimo na taxa de senescência (Figura 9a).

A transpiração, a exemplo da fotossíntese também foi afetada pelos tratamentos com fungicidas e pela posição das folhas na planta (Figura 9b). Observa-se que no estrato superior, a Piraclostrobina proporcionou um incremento de transpiração de $3,77 \text{ mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em relação tratamento com triazol, o equivalente a 44,67%, e para o estrato inferior a superioridade da Piraclostrobina foi de 77,11% (Figura 9b).

Esses resultados demonstraram uma elevada taxa de trocas gasosas e um decréscimo na taxa de senescência foliar de aproximadamente 15 dias nas folhas em que houve aplicação de estrobilurina.

Figura 9 - Fotossíntese líquida (Fs, $\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a) e transpiração (Tr, $\text{mmol (H}_2\text{O) m}^{-2} \text{s}^{-1}$, b) em folhas do estrato superior e inferior de plantas de soja submetida a aplicação de Piraclostrobina (estrobilurina) e Epoxiconazol (triazol) no estágio R₂, em que: Es (taxa fotossintética de folhas do estrato superior tratadas com Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol)), Ei (taxa fotossintética de folhas do estrato inferior tratadas com Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol)), Ts (taxa fotossintética de folhas do estrato superior tratadas com Epoxiconazol (triazol)) e Ti (taxa fotossintética de folhas do estrato inferior tratadas com Epoxiconazol (triazol)) (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

4.3 Experimento III: senescência e produtividade

4.3.1 Influência dos níveis de desfolha nos componentes de produção da cultura de soja

Não houve diferença significativa da interação entre desfolha e fungicidas ao nível de 5% de probabilidade de erro, por esse motivo os resultados foram discutidos considerando-se apenas a variável desfolha, utilizando-se a média dos valores obtidos nos tratamentos Testemunha, Piraclostrobina + Epoxiconazol e Epoxiconazol dentro de cada nível de desfolha.

A remoção das folhas do estrato inferior em início de senescência (RFEIS) no estágio $R_{1/2}$ ocasionou uma diminuição linear na massa de matéria seca e na quantidade de vagens em plantas de soja (Figura 10).

Observa-se que tanto a massa de matéria seca de vagens quanto o número total de vagens decresce linearmente com o aumento da remoção das folhas do estrato inferior em início de senescência (Figura 10). A massa de matéria seca de vagens das plantas em que foram retiradas 100% de folhas em início de senescência em relação àquelas em que foram mantidas suas folhas (0% de desfolha) reduziu em média 28% (Figura 10a).

O número total de vagens produzidas por planta decresceu em média de 5 a 10% a cada aumento de 25% no nível de desfolha (Figura 10b). A retirada de todas as folhas do estrato inferior (100% de desfolha) ocasionou uma perda média de 18 vagens produzidas por planta, quando comparada as plantas em que o nível de desfolha foi de 0% (Figura 10b).

A soja é uma cultura que apresenta senescência monocárpica, ou seja, necessita da energia proveniente da senescência de folhas velhas para o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo (MUNNÉ-BOSCH; ALEGRE, 2004). Portanto, o decréscimo da massa de matéria seca de vagens e do número de vagens produzidas por planta, observado nos resultados apresentados acima pode ser explicado pelo modelo proposto na Figura 2.

A senescência natural das folhas permite a recuperação máxima dos nutrientes, principalmente nitrogênio e fósforo, a partir dos tecidos senescentes para os órgãos drenos (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000). As primeiras e mais significativas mudanças na estrutura das células é a degradação dos cloroplastos (LIM; KIM; NAM, 2007), pois estas organelas são reservatórios ricos de proteínas, sendo a principal delas a Rubisco, além das clorofilas *a* e *b* e das membranas dos tilacóides (DANGL; DIETRICH; THOMAS, 2000). Por isso, os primeiros sintomas da senescência é o amarelecimento das folhas.

(a)

(b)

Figura 10 - Massa de matéria seca de vagens (MMSV, g planta⁻¹, a) e número total de vagens por planta (NTVP, b) produzidas por planta de soja submetida à aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar, no estágio R_{1/2} (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

Quando a proporção de folhas senescentes que servem como fonte de energia para folhas jovens e grãos (drenos) diminui, conseqüentemente a quantidade de fotoassimilados e minerais disponibilizados também são menores, e isso repercute diretamente no crescimento de órgãos reprodutivos (SRIVASTAVA, 2002). De acordo com Munier-Jolain et al. (1998), o decréscimo da quantidade de folhas em plantas de soja durante o florescimento ocasiona uma diminuição no número e na massa de grãos por planta, devido a menor disponibilização de fotoassimilados para o crescimento desses órgãos.

Também foi avaliado o efeito da remoção de folhas do estrato inferior em início de senescência na produção de vagens dividindo as mesmas de acordo com o número de grãos produzidos em cada uma delas (Figuras 11 e 12). Foi possível detectar um decréscimo linear na quantidade de vagens produzidas independente do número de grãos de cada uma quando o nível de desfolha é intensificado. Os efeitos mais acentuados foram visualizados em vagens que apresentaram 4, 3 e 2 grãos (Figuras 11a, 11b e 12a), possivelmente por serem fortes drenos de energia quando comparadas às vagens com 1 grão (Figura 12 b) e, portanto necessitarem de maior disponibilidade de fotoassimilados provenientes da remobilização de reservas de folhas velhas em senescência.

A desfolha reduz o rendimento das culturas por interferir negativamente nos componentes da produção. Alguns trabalhos relatam que a atividade das folhas fontes na cultura de soja durante o florescimento e formação de vagens comprometeu a quantidade de vagens produzidas e o número de grãos (BOARD; TAN, 1995; EGLI; BRUENING, 2001). Outros estudos demonstram que o tamanho da semente é que foi afetado pela atividade das folhas fontes (INGRAM et al., 1981; BOARD; HARVILLE, 1998).

Estes resultados contrastantes estão relacionados com o estágio fenológico no qual a desfolha ocorreu. O desfolhamento no início do estágio reprodutivo (quando o número de vagens está sendo determinado) afeta principalmente o número de vagens (BOARD; HARVILLE, 1993; BOARD; WIER; BOETHEL, 1994). A quantidade de vagens produzidas é reduzida em resposta ao menor índice de área foliar e interceptação luminosa, mantendo assim as sementes por vagem e não afetando o tamanho das sementes durante o enchimento de grãos (BOARD; WIER; BOETHEL, 1994). No entanto, quando a desfolha ocorre durante o enchimento de grãos (após o desenvolvimento das vagens), ocorre redução significativa no tamanho das sementes, pois a

planta de soja ajusta a redução da capacidade assimilatória através da diminuição do tamanho da semente (INGRAM et al., 1981; GOLI; WEAVER, 1986; BOARD; WIER; BOETHEL, 1994).

(a)

(b)

Figura 11 - Número total de vagens com quatro (NV4G, a) e três (NV3G, b) grãos produzidas por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

Figura 12 - Número total de vagens com dois (NV2G, a) e um (NV1G, b) grão produzidas por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio $R_{1/2}$ (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

Com o intuito de verificar a influência da desfolha e da aplicação de fungicidas no estrato inferior no enchimento de grãos avaliou-se a massa de grãos por planta e a massa de 1000 grãos e em ambas as avaliações houve redução linear à medida que o nível desfolha intensificou-se (Figura 13).

Nas plantas em que suas folhas foram mantidas (0% de desfolha) a massa de grãos por planta foi em média 18 g, já nas plantas em que foram removidas 100% de suas folhas do estrato inferior em início de senescência, a massa de grãos por planta foi em média de 13 g (Figura 13a).

Para a massa de 1000 grãos observa-se a mesma tendência, a massa de 1000 grãos em plantas com 0% de desfolha foi em média de 146 g, enquanto nas plantas com 100% de desfolha a massa de 1000 grãos foi em média de 126 g (Figura 13b).

O tamanho da semente é determinado pela taxa de enchimento de grãos e pelo efetivo período de enchimento de grãos (GBIKPI; CROOKSTON, 1981). A taxa de enchimento de grãos refere-se ao acúmulo de matéria seca em um determinado tempo. O efetivo período de enchimento de grãos é uma fase do enchimento de grãos na qual ocorre o acúmulo máximo de massa de matéria seca em uma taxa linear, determinando o tamanho final da semente (GBIKPI; CROOKSTON, 1981). Antes do período efetivo de enchimento de grãos, o período de enchimento de grãos é uma fase de pequeno acúmulo de massa de matéria seca (BOARD; WIER; BOETHEL, 1994). Portanto, a duração da área foliar fotossinteticamente ativa durante a formação e o enchimento de grãos tem grande importância na potencialização do rendimento da cultura de soja (ALIYEV; MIRZOYEV, 2010).

Figura 13 - Massa de grãos por planta (MGP, g planta⁻¹, a) e massa de 1000 grãos (M1000, g, b) da cultura de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio R_{1/2} (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

A produtividade é uma consequência da quantidade e da massa de grãos produzidos por plantas (RICHARDS, 2000). Portanto, a produtividade foi reduzida quando se incrementou o

nível de desfolha no estrato inferior da planta (Figura 14), demonstrando assim a dependência das plantas de soja da energia remobilizada das folhas do estrato inferior para o enchimento de grãos.

Em plantas que foram retiradas 100% das folhas em início de senescência no estrato inferior, houve um decréscimo médio de produtividade de 1545 kg ha⁻¹ em relação às plantas que não sofreram desfolha (Figura 14).

Figura 14 - Produtividade (P, kg ha⁻¹) de cultura de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] com níveis de desfolha no estrato inferior (NDEI, %) de 100, 75, 50, 25 e 0% a partir do início da senescência foliar no estágio R_{1/2} (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

Os primeiros estudos indicam que a produtividade é afetada pelo tempo e pela severidade da desfolha, demonstram ainda que quando a desfolha ocorre no período vegetativo os efeitos sobre o rendimento são mínimos, devido à habilidade da planta de soja de produzir novos ramos e folhas nesta fase de desenvolvimento; no entanto quando a desfolhamento ocorre na fase reprodutiva da cultura os efeitos sobre a produtividade são mais acentuados (BOARD; WIER; BOETHEL, 1994).

A desfolha reduz a produtividade por diminuir a interceptação de luz, resultando em decréscimo da fotossíntese, perda de fotoassimilados e encurtamento do período efetivo de enchimento de grãos (BOARD; WIER; BOETHEL, 1994).

A manutenção de folhas nas plantas por um período mais longo durante a sua senescência é uma importante fonte de energia. Pois, todo o processo de senescência permite a remobilização dos componentes celulares a partir das folhas senescentes para outras partes da planta em desenvolvimento (BUCHANAN-WOLLASTON, 1997).

4.3.2 Efeito fisiológico dos fungicidas em variáveis produtivas

Para avaliar o efeito dos tratamentos com controle de doenças (Piraclostrobina + Epoxiconazol e Epoxiconazol) e sem o controle de doenças (Testemunha), sem a interferência do nível de desfolha, no número de vagens, na massa de matéria seca de vagens e de grãos e na produtividade, utilizou-se a média dos valores obtidos em todos os níveis de desfolha (Figuras 15, 16 e 17)

As plantas de soja em todos os tratamentos priorizaram a produção de vagens com 2 e 3 grãos, que perfazem em torno de 80% do total de vagens produzidas (Figura 15). Analisando mais detalhadamente a Figura 15, observa-se que a produção de vagens com 1 grão não apresentou efeito significativo nos tratamentos utilizados. No entanto, o número de vagens vazias no tratamento com aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol no estrato inferior foi menor quando comparado aos demais tratamentos.

Provavelmente esses efeitos estão relacionados à capacidade da planta em potencializar o mecanismo de translocação de fotoassimilados diminuindo assim a quantidade de vagens que não apresentaram crescimento de grãos. Para a testemunha, presume-se que a falta de energia que seria proveniente da remobilização de fotoassimilados e nutrientes de folhas velhas do estrato inferior proporcionou maior formação de vagens com um grão e impossibilitou a formação de grãos em grande número de vagens, o que explica a grande quantidade de vagens vazias.

Figura 15 - Número total de vagens (NTV), vazias e quatro, três, dois e um grãos produzidos por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] nas folhas do estrato inferior, médio e superior (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

Também é possível verificar na Figura 15 o efeito da incidência de doença na redução da energia disponível para os órgãos reprodutivos, pois se observa que no tratamento testemunha, sem controle de doenças, o número total de vagens é menor quando comparados aos demais tratamentos, com controle de doenças. O tratamento Testemunha (18% de incidência e 2,5% de severidade de *Phakopsora pachyrhizi*) apresentou menor produção de vagens por planta, quando comparado ao tratamento com a aplicação de Epoxiconazol (0,75% de incidência e 0,5% de severidade de *Phakopsora pachyrhizi*) (Figura 15).

Estes resultados corroboram com a hipótese descrita na Figura 3. Quando se considera o ataque de patógenos, a morte celular programada está relacionada à resposta de hipersensibilidade do vegetal, sendo neste caso localizada e direcionada ao ponto de infecção com o objetivo de bloquear a propagação do patógeno (TAIZ; ZEIGER, 2010). Essa morte celular rápida não permite a planta realocar os nutrientes presentes nas estruturas foliares, ocasionando perdas significativas da energia que seria destinada a partes da planta em crescimento.

A morte celular que ocorre durante o processo de senescência é mais lenta comparada aos outros tipos de morte celular programada, isso porque a principal função biológica das folhas

senescentes é garantir a remobilização de nutrientes para outros órgãos incluindo sementes em desenvolvimento (LIM; KIM; NAM, 2007).

O tratamento com aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol apresentou maior de número de vagens por planta quando comparado aos tratamentos Testemunha e Epoxiconazol (Figura 15). A aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol direcionada em folhas do estrato inferior proporcionou um incremento médio de 10 e 4 vagens, quando comparado aos tratamentos Testemunha e Epoxiconazol, respectivamente (Figura 15).

De acordo com os estes resultados pode-se considerar que, quanto maior a quantidade de folhas remanescentes em plantas tratadas com Piraclostrobina + Epoxiconazol, maior é a translocação de fotoassimilados e minerais para o crescimento de vagens. Além disso, verificou-se que folhas tratadas com Piraclostrobina + Epoxiconazol apresentaram um atraso na senescência das folhas que variou de 8 a 10 dias, o que as tornou ativas por um período mais longo, em relação àquelas apenas tratadas com Epoxiconazol.

Este incremento na produção de vagens pode ser explicado pelo modelo proposto na Figura 4. A aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol suscitou alterações fisiológicas em várias culturas, como por exemplo, incremento da atividade da enzima nitrato redutase (GLAAB; KAISER, 1999), aumento da atividade fotossintética, diminuição da respiração, inibição da biossíntese de etileno e atraso da senescência (GROSSMANN; RETZLAFF, 1997).

Portanto, o aumento dos níveis de produtividade está relacionado com o incremento na produção de biomassa e consequentemente da área foliar fotossinteticamente ativa. Além disso, as plantas tratadas com estrobilurina delongam o processo de senescência foliar, mantendo a atividade das folhas inferiores por um período mais longo, potencializando assim a disponibilidade de energia para formação e enchimento de grãos.

A aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol em folhas do estrato inferior de plantas de soja promoveu incrementos significativos na produção de vagens e no enchimento de grãos (Figuras 16a e 16b). Constatou-se aumentos proporcionados pela aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol de 3,29 e 2,13 g para a massa de matéria seca de vagens e 2,13 e 1,38 g massa de grãos em relação à Testemunha e à aplicação de Epoxiconazol, respectivamente. Provavelmente esses resultados são uma consequência da maior disponibilização de energia proporcionada pela estrobilurina Piraclostrobina e consequentemente da produção de vagens com 2 e 3 grãos (Figura 15) que compreenderam a maior parte dos grãos produzidos pelas plantas de soja.

(a)

(b)

Figura 16 - Massa de matéria seca de vagens (MMSV, g planta⁻¹, a), e massa de matéria seca de grãos (MMSG, g planta⁻¹, b) produzidas por planta de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] nas folhas do estrato inferior, médio e superior (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

O aumento da duração da área foliar verde (fotossinteticamente ativa) é um dos principais efeitos observados em plantas após a aplicação de estrobilurina e, portanto tem sido sugerido que

longos períodos de atividade fotossintética durante o enchimento de grãos é um dos fatores relacionados com o aumento da produtividade em plantas tratadas com Piraclostrobina + Epoxiconazol, devido ao incremento na quantidade de fotoassimilados disponíveis para o enchimento dos grãos (BERTELSEN; NEERGAARD; SMEDEGAARD-PETERSEN, 2001).

A produtividade foi superior nos tratamentos com controle de doenças (Piraclostrobina + Epoxiconazol e Epoxiconazol) em relação à testemunha (Figura 17). Para o tratamento com aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol o incremento na produtividade foi de 415,14 kg ha⁻¹ quando comparado ao tratamento com Epoxiconazol, porém quando comparado ao tratamento Testemunha, sem controle de doenças, o aumento foi de 639,89 kg ha⁻¹ (Figura 17).

Uma das principais características observadas em plantas tratadas com Piraclostrobina + Epoxiconazol é a retenção da área foliar fotossinteticamente ativa, esse fungicida interfere no balanço hormonal da cultura, causando a inibição da síntese de etileno e consequentemente ao aumento dos teores de citocininas. Alguns trabalhos têm apresentado uma relação direta entre a concentração de citocininas e a atividade da enzima invertase extracelular (LEFEBRE et al., 1992; EHNESS; ROITSCH, 1997; LARA et al., 2004). Sugerindo que os elevados teores do hormônio estimulam a atividade da enzima e este efeito pode ser o responsável pelo atraso da senescência das folhas. A invertase extracelular é uma enzima que catalisa a clivagem irreversível de moléculas de sacarose e, portanto tem um papel importante na regulação fonte-dreno e no fornecimento de carboidratos para os tecidos drenos, sendo considerada o modulador central da atividade do dreno (ROITSCH et al., 2003; LARA et al., 2004).

Figura 17 - Produtividade (P, kg ha⁻¹) de plantas de soja submetida a aplicação de fungicidas [(Testemunha (sem aplicação), Piraclostrobina (estrobilurina) + Epoxiconazol (triazol) e Epoxiconazol (triazol)] nas folhas do estrato inferior, médio e superior (médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro)

Além disso, nas folhas que senescem naturalmente, a senescência ocorre de forma coordenada na folha inteira, geralmente a partir das margens para a base de uma folha e a degeneração lenta das células garante a remobilização eficaz de nutrientes das partes da planta em desenvolvimento (LIM; KIM; NAM, 2007), por isso a importância do manejo da cultura na produção de qualidade dos grãos.

5 CONCLUSÕES

Nos primeiros dias após a emergência, a cultura de soja se mantém por intermédio das reservas dos cotilédones. A fotossíntese líquida na planta passa a ser positiva a partir do completo desenvolvimento das folhas unifoliadas. A fotossíntese líquida e a transpiração aumentam com o crescimento do trifólio, atinge um pico próximo à máxima taxa de expansão foliar e diminui a partir deste ponto. O mesmo processo é repetido com o desenvolvimento do trifólio seguinte.

O uso de Piraclostrobina + Epoxiconazol, no estágio fenológico R₂, incrementou a taxa fotossintética e transpiratória das folhas do estrato superior e inferior de plantas de soja.

A remoção das folhas do estrato inferior do dossel reduziu a produtividade da cultura de soja, por interferir na produção de vagens e na massa de matéria seca de vagens e grãos. A remobilização de fotoassimilados de folhas senescentes para órgãos em crescimento e vagens proporciona melhores produtividades.

A aplicação de Piraclostrobina + Epoxiconazol delongou o processo de senescência das folhas do estrato inferior do dossel permitindo uma melhor remobilização de energia destas folhas para a produção de vagens e grãos de soja.

REFERÊNCIAS

- ALIYEV, J.A. Photosynthesis, photorespiration and productivity of wheat and soybean genotypes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 65, n. 5-6, p. 7-48, 2010.
- ALIYEV, J.A.; MIRZOYEV, R.S. Photosynthesis and productivity of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 65, n. 5-6, p. 60-70, 2010.
- AMMERMAN, E.; LORENZ, G.; SCHELBERGER, K.; MUELLER, B.; KIRSTGEN, R.; SAUTER, H. BAS 500 F – the new broad-spectrum strobilurin fungicide. In: BRIGHTON CROP PROTECTION CONFERENCE, PESTS AND DISEASES, 2., 2000, Brighton. **Proceedings...** Brighton: BCPC, 2000. p. 541-548.
- BAUWE, H.; HAGEMANN, M.; FERNIE, A.R. Photorespiration: players, partners and origin. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 15, n. 6, p. 330-336, 2010.
- BERTELSEN, J.R.; NEERGAARD, E. de; SMEDEGAARD-PETERSEN, V. Fungicidal effects of azoxystrobin and Epoxiconazole on phyllosphere fungi, senescence and yield of winter wheat. **Plant Pathology**, Oxford, v. 50, p. 190-250, 2001.
- BOARD, J.E.; HARVILLE, B.G. Soybean yield components response to a light interception gradient during the reproductive period. **Crop Science**, Madison, v. 33, n. 2, p. 772-777, 1993.
- _____. Late-planted soybean yield response to reproductive source/sink stress. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 3, p. 763-771, 1998.
- BOARD, J.E.; TAN, Q. Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 3, p. 846-851, 1995.
- BOARD, J.E.; WIER, A.T.; BOETHEL, D.J. Soybean yield reductions caused by defoliation during mid to late seed filling. **Agronomy Journal**, Madison, v. 86, n. 6, p. 1074-1079, 1994.
- BOX, G.E.P.; COX, D.R. An analysis of transformations (with discussion). **Journal of the Royal Statistical Society**, Series B, Paris, v. 26, p. 211-252, 1964.
- BUCHANAN-WOLLASTON, V. The molecular biology of leaf senescence. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 48, n. 2, p. 191-199, 1997.
- CÂMARA, G.M.S. Origem, difusão e importância da soja. In: _____. **Soja: tecnologia de produção**. Piracicaba: Publique, 1998. cap. 1, p. 1-25.
- _____. Fenologia é ferramenta auxiliar de técnicas de produção. **Visão Agrícola**, Piracicaba, v. 3, n. 5, p. 63-66, 2006.

CÂMARA, G.M.S.; HEIFFIG, L.S. Fisiologia, ambiente e rendimento da cultura da soja. In: CÂMARA, G.M.S. (Ed.). **Soja: tecnologia de produção II**. Piracicaba: ESALQ, LPV, 2000. cap. 5, p. 81-119.

CAMARGO, M.B.P. de. Relações entre produtividade e exigências bioclimáticas. **Visão Agrícola**, Piracicaba, v. 3, n. 5, p.67-69, 2006.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento de safra brasileira: grãos**. Brasília, 2011. 38 p. (5º levantamento).

CORRÊA, S.T.R. **Adaptação do modelo LINTUL (Light Interception and Utilization) para estimação da produtividade potencial da cultura da soja**. 2008. 107 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

DANGL, J.L.; DIETRICH, R.A.; THOMAS, H. Senescence and Programmed Cell Death. In: BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W.; JONES, R.L. (Ed.). **Biochemistry and molecular biology of plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2000. chap. 20, p. 1044-1100.

DOURADO NETO, D.; OLIVEIRA, R.F.; BEGLIOMINI, E.; RODRIGUES, M.A.T. F500 em soja e milho: efeitos fisiológicos comprovados. In: BASF S.A. **Atualidades agrícolas**. São Paulo, 2005. p. 12-16.

EGLI, D.B.; BRUENING, W.P. Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rates in soybean. **Annals of Botany**, London, v. 88, n. 2, p. 235-242, 2001.

EHNESS, R.; ROITSCH, T. Coordinated induction of mRNAs for extracellular invertase and a glucose transporter in *Chenopodium rubrum* by cytokinins. **Plant Journal**, Oxford, v. 11, n. 3, p. 539-548, 1997.

EMBRAPA. **Ecofisiologia da soja**. Londrina: EMBRAPA Soja, 2007. 9 p. (Circular Técnica, 48).

_____. **Tecnologias de produção de soja região central do Brasil 2011**. Londrina: EMBRAPA Soja, 2010. 247 p. (Sistemas de Produção, 14).

_____. **Soja em números: safra 2010/2011**. Disponível em: <http://www.cnpso.embrapa.br/index.php?cod_pai=2&op_page=294>. Acesso em: 07 out. 2011.

ESCHER, C.L.; WIDMER, F. Lipid mobilization and gluconeogenesis in plants: do glyoxylate cycle enzyme activities constitute a real cycle? A hypothesis. **The Journal of Biological Chemistry**, Bethesda, v. 378, n. 8, p. 803–813, 1997.

FAGAN, E.B. **A cultura da soja: modelo de crescimento e aplicação de estrobilurina**. 2007. 84 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

FANCELLI, A.L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. Guaíba: Agropecuária, 2000. 360 p.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E. **Stages of soybean development**. Ames: Iowa State University of Science and Technology, Cooperative Extension Service, 1977. 11 p. (Special Report, 80).

FRIEDMAN, M.; BRANDON, D.C. Nutritional and health benefits of soy proteins. **Journal Agricultural and Food Chemistry**, Washington, v. 49, n. 3, p. 1069-1086, 2001.

FLOSS, E.L. **Fisiologia das plantas cultivadas: o estudo que está por trás do que se vê**. 4. ed. Passo Fundo: UFP, 2008. 373 p.

GBIKPI, P.J.; CROOKSTON, R.K. Effect of flowering date on accumulation of dry matter and protein in soybean seeds. **Crop Science**, Madison, v. 21, n. 2, p. 652-655, 1981.

GHINI, R.; KIMATI, H. **Resistência de fungos a fungicidas**. Jaguariúna: EMBRAPA Meio Ambiente, 2000. 78 p.

GLAAB, J.; KAISER, W.M. Increased nitrate reductase activity in leaf tissues after application of the fungicide Kresoxim-methyl. **Planta**, Berlin, v. 207, n. 3, p.442-448, 1999.

GODOY, C.V.; CANTERI, M.G. Efeitos protetor, curativo e erradicante de fungicidas no controle da ferrugem da soja causada por *Phakopsora pachyrhizi*, em casa de vegetação. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 1, p. 97-101, 2004.

GOLI, A.; WEAVER, D.B. Defoliation response of determinate and indeterminate late-planted soybean. **Crop Science**, Madison, v. 26, n. 1, p. 156-159, 1986.

GROSSMANN, K.; RETZLAFF, G. Bioregulatory effects of the fungicidal strobilurin Kresoxim-methyl in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Pesticide Science**, Oxford, v. 50, n. 1, p. 11-20, 1997.

HARTLEY, H.O. The use of range in analysis of variance. **Biometrika**, London, v. 37, p. 271-280, 1950.

HESKETH, J.D.; MYHRE, D.L.; WILLEY, C.R. Temperature control of time intervals between vegetative and reproductive events in soybeans. **Crop Science**, Madison, v. 13, p. 250-254, 1973.

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D. I. **The water culture method for growing plants without soils**. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 1950. 32 p. (Circular, 347).

HOFSTRA, G. Response of soybeans to temperature under high light intensities. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 52, p. 553-543, 1972.

INGRAM, K.T.; HERZOG, D.C.; BOOTE, K.J.; JONES, J.W.; BARFIELD, C.S. Effects of defoliating pest on soybean canopy CO₂ exchange and reproductive growth. **Crop Science**, Madison, v. 21, n. 2, p. 961-968, 1981.

- JIANG, A.C.D.; GAO, H.Y.; ZOU, Q.; JIANG, A.G.M.; LI, A.L.H. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 55, n. 1/2, p. 87-96, 2006.
- KAISER, W.M.; BRENDLE-BEHNISCH, E. Acid-base-modulation of nitrate reductase in leaf tissues. **Planta**, Berlin, v. 196, n. 1, p. 1-6, 1995.
- LARA, M.E.B.; GARCIA, M.C.G.; FATIMA, T.; EHNEß, R.; LEE, T.K.; PROELS, R.; TANNER, W.; ROITSCH, T. Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. **The Plant Cell**, Rockville, v. 16, n. 5, p. 1276–1287, 2004.
- LEFEBRE, R.; VASSEUR, J.; BACKOULA, E.; COULLEROT, J.P. Participation of carbohydrate metabolism in the organogenic orientation of *Chicorium intybus* tissues cultivated in vitro. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 70, n. 9, p. 1897-1902, 1992.
- LIM, P.O.; KIM, H.J.; NAN, H.G. Leaf senescence. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 58, n. 1, p. 115-136, 2007.
- MAURINO, V.G.; PETERHANSEL, C. Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. **Current Opinion in Plant Biology**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 249-256, 2010.
- MUNIER-JOLAIN, N.G.; MUNIER-JOLAIN, N.M.; ROCHE, R.; NEY, B.; DUTHION, C. Seed growth rate in grain legumes I. Effects of photoassimilate availability on seed growth rate. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 329, p. 1963-1969, 1998.
- MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 31, n. 3, p. 203-216, 2004.
- PARREIRA, D.F.; NEVES, W.S.; ZAMBOLIM, L. Resistência de fungos a fungicidas inibidores de quinona. **Revista Trópica – Ciências Agrárias e Biológicas**, Chapadinha, v. 3, n. 2, p. 24-34, 2009.
- PETERHANSEL, C.; MAURINO, V.G. Photorespiration redesigned. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 155, n. 1, p. 49-55, 2011.
- RICHARDS, R.A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 1, p. 447-458, 2000.
- RITCHIE, S.W.; HANWAY, J.J.; THOMPSON, H.E.; BENSON, G.O. **Como a planta de soja se desenvolve**. Traduzido do original: How a soybean plant develops. Ames: Iowa State University of Science and Technology Cooperative Extension Service, 1997. (Special Report, 53). (Reprinted June, 1997). (POTAFOS. Arquivo do Agrônomo, 11).
- RODRIGUES, M.A.T. **Avaliação do efeito fisiológico do uso de fungicidas na cultura da soja**. 2009. 198 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

RODRIGUES, O.; DIDINET, A.D.; LHAMBY, J.C.B.; LUZ, J.S. da. Resposta quantitativa do florescimento da soja à temperatura e ao fotoperíodo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 3, p. 431-437, 2001.

ROITSCH, T.; BALIBREA, M.E.; HOFMANN, M.; PROELS, R.; SINHA, A.K. Extracellular invertase: key metabolic enzyme and PR protein. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 382, p. 513-524, 2003.

SCHÖFFEL, E.R.; VOLPE, C.A. Relação entre a soma térmica efetiva e o crescimento da soja, **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 10, n. 1, p. 89-96, 2002.

SHANMUGASUNDARAM, S.; TSOU, S.C.S. Photoperiod and critical duration for flower induction in soybean. **Crop Science**, Madison, v. 18, p. 598-601, 1978.

SINCLAIR, T.R.; KITANI, S.; HINSON, K.; BRUNIARD, J.; HORIE, T. Soybean flowering date: linear and logistic models based on temperature and photoperiod. **Crop Science**, Madison, v. 31, p.786-790, 1991.

SRIVASTAVA, L.M. Vegetative storage protein, tuberization, senescence and abscission. In: _____. **Plant growth and development: hormones and environment**. Oxford: Academic Press, 2002. chap. 20, p. 473-520.

TAIZ, L.; ZIEGER, E. **Plant physiology**. 5th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010. 782 p.

VENÂNCIO, W.S.; RODRIGUES, M.A.T.; BEGLIOMINI, E.; SOUZA, N.L. de. Physiological effects of strobilurin fungicides on plants. **Publication UEPG**, Ponta Grossa, v. 9, n. 3, p. 59-68, 2004.

VILLA NOVA, N.A.; PEDRO JÚNIOR, M.J.; PEREIRA, A.R.; OMETTO, J.C. **Estimativa de graus-dia acumulado acima de qualquer temperatura basal, em função das temperaturas máxima e mínima**. São Paulo: USP, Instituto de Geografia, 1972. 8 p. (Caderno de Ciência da Terra).

WANG, Z.; REDDY, V.R.; ACOCK, M.C. Testing for early photoperiod insensitivity in soybean. **Agronomy Journal**, Madison, v. 90, p. 389-392, 1998.

WU, X.Y.; TIEDEMANN, A. von. Physiological effects of Azoxystrobin and Epoxiconazol on senescence and the oxidative status of wheat. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, San Diego, v. 71, n. 1, p. 1-10, 2001.