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

**Caracterização fisiológica e hormonal de plantas de feijão (cv. IAC
Imperador) submetidas à deficiência hídrica**

Felipe Fadel Sartori

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

**Piracicaba
2015**

Felipe Fadel Sartori
Engenheiro Agrônomo

**Caracterização fisiológica e hormonal de plantas de feijão (cv. IAC Imperador)
submetidas à deficiência hídrica**

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

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

**Piracicaba
2015**

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

Sartori, Felipe Fadel

Caracterização fisiológica e hormonal de plantas de feijão (cv. IAC Imperador)
submetidas à deficiência hídrica / Felipe Fadel Sartori. - - Piracicaba, 2015.
65 p. : il.

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

1. *Phaseolus vulgaris* 2. Evapotranspiração 3. Fotossíntese 4. Etileno I. Título

CDD 635.652
S251c

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

“Uma jornada de mil quilômetros começa com o primeiro passo”.

Stephen Covey

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo seu amor infinito, pelas oportunidades que colocou em minha vida e por nunca ter me abandonado em nenhum momento.

Aos meus pais, José e Silvana, por serem meus maiores exemplos de superação e amor. Agradeço por sempre me apoiarem ao longo dessa caminhada e ajudarem a me manter firme e seguro em meus objetivos. Vocês são os maiores orgulhos da minha vida.

Aos meus avós, Victório Sartori, Ademar Corrente (*in memoriam*), Luíza Polvani Sartori e Alice Fadel Corrente, por serem os precursores de toda a minha história e pelo amor incondicional que dedicaram a mim.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Durval Dourado Neto, por me aceitar como orientado e apoiar-me durante todo o caminho até aqui percorrido na pós-graduação. Agradeço todo o suporte, paciência, conselhos e risadas durante esse período.

À minha namorada, Camila Fornari, aos seus pais, Hugo e Carla e ao seu irmão, Caio. Agradeço o suporte, atenção e amor ao longo dessa jornada, onde sempre me acolheram como parte de sua família.

Ao Engenheiro Agrônomo Antônio Marques de Souza Neto e a Sra. Sonia Souza, por sempre terem me tratado como filho e apoiado à minha família nos momentos mais difíceis.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” e também à Universidade de São Paulo, por sua excelência e por terem me acolhido como aluno de pós-graduação. Agradeço pelo ambiente de ensino que nos faz querer seguir em frente e almejar sempre mais todos os dias.

Ao Grupo de Fisiologia Aplicada a Sistemas de Produção (Gfasp), por ter me recebido como integrante e o qual me orgulho enormemente em fazer parte. Agradeço também aos alunos: Ana Maria Marson, André Urano, Aline Alessi, Ana Scavone, Carlos Hertz, Érika Okamura, Giovane Assoni, Giovane Giorgeti, Giovane Papa, Guilherme Leite, Júlia Soave, Kauê Monteiro, Leonardo Papadoli, Mila Pessotto, Murilo Nadaletto e Thiago Bonassi, também integrantes do grupo e que ajudaram no desenvolvimento do projeto.

Aos integrantes do Laboratório Multiusuário em Produção Vegetal: Ana Paula Schwantes, André Fróes de Borja Reis, Bruno Lago, Clovis Piovesan, Felipe Brendler, Jérssica Nogueira, José Ari Formiga, Karla Vilaça Martins, Leonardo Soares, Pedro Paulo Teixeira, Rafaela Migliavacca, Renan Caldas Umburanas, Sérgio Zanon, Silas Maciel, Tiago Tezotto e Walquiria Fernanda. A participação de vocês no trabalho foi de fundamental

importância durante a concepção, condução e análise dos dados. As palavras escritas aqui representam muito pouco perto do que vocês fizeram por mim.

Ao meu companheiro de mestrado, Guilherme Felisberto. Agradeço pela ajuda diária desde o primeiro dia de aula, pelas discussões constantes de ideias, pelo apoio incondicional para desenvolvimento do experimento e pela parceria durante essa jornada.

À secretária do programa de pós-graduação em fitotecnia, Luciane, pela paciência e atenção excepcionais com os alunos da pós-graduação. O seu auxílio a nós é indispensável desde o primeiro até o nosso último dia como alunos da pós-graduação do programa de fitotecnia.

Aos funcionários: Adilson Aparecido Dias, Ananias Ferreira de Souza, Antônio Neto, Antônio Pereira Andrade, César Renato Galvão Desidério, Claudinei Martins Valério, Cláudio do Espírito Santo Ferraz, Daniel Luiz Theodoro, David Ulrich, Edson Moraes, Erreinaldo Donizeti Bortolazzo, Helena Maria Carmignani Pescarin Chamma, João Rodrigues, José dos Reis Lopes Santos, Osvaldo de Jesus Pelissari, Rodrigo Camargo Campos e Wilson Góes da Silva pela companhia diária desde março de 2014 e pelo auxílio durante a execução do projeto.

Aos Pesquisadores: Dr. Ângelo Pedro Jacomini (Esalq), Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira (Esalq), Dr. José Laércio Favarin (Esalq), Dr. Rafael Vasconcelos (Unicamp), Dr. Paulo Mazzafera (Unicamp), Dr. Quirijn de Jong van Lier (Cena), Dr. Marcos Trevisan (Esalq), Prof. Dr. Silvana Ohse (UEPG) e Dr. Herbert Nacke (Forquímica Agrociência LTDA). Agradeço pelo empréstimo de equipamentos, pela colaboração no desenvolvimento do projeto, pelo auxílio nas análises e na discussão dos resultados.

À Universidade Estadual de Ponta Grossa, ao Prof. Dr. David de Souza Jaccoud Filho, à Sra. Julieta Teixeira Jaccoud e aos integrantes do Laboratório de Fitopatologia Aplicada da Universidade Estadual de Ponta Grossa. Agradeço pelos ensinamentos pessoais e profissionais, e por nunca terem deixado de fazer parte da minha vida.

Aos velhos amigos: Adriane Boer, Ayrton Berger Neto, Bruno Garbelini, Camila Basso, Carlos Rafael Wutzki, Carolina Santos, César Baran, Cláudio Vrisman, Daniel Florêncio, Djalma Couto, Diogo Martins, Edilaine Grabicoski, Érico Shimada, Felipe Fachin, Guilherme Huller, Gustavo Beruski, Hamilton Tullio, Lucas Cantele, Luciana Basso da Fonseca, Luciane Henneberg, Marcelo Pierre, Matheus Cantele, Raquel Modena Wutzki, Rubiane Castro e Zima Richter Guerra. Obrigado pelo apoio tanto emocional como profissional e por sempre desejarem o sucesso em minha jornada.

Ao Brasil, que apesar de todos os problemas, proporcionou-me ótimas oportunidades de educação e me faz sentir orgulho de ser filho desta nação.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), pela bolsa de Mestrado e pelo auxílio financeiro recebido para o desenvolvimento deste projeto.

Ao Instituto Agronômico de Campinas (IAC) e ao Dr. Alisson Fernando Chiorato, agradeço pela doação de sementes do cultivar de feijão utilizado neste projeto.

SUMÁRIO

RESUMO.....	11
ABSTRACT	13
LISTA DE FIGURAS	15
LISTA DE TABELAS.....	17
1 INTRODUÇÃO.....	19
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	21
2.1 A cultura do feijão	21
2.1.1 Origem e cultivo	21
2.1.2 Fatores limitantes de produção da cultura	22
2.1.3 Morfologia, fisiologia e efeitos do déficit hídrico na cultura	22
2.2 Estresse, condutância estomática e fotossíntese	25
2.3 Estresse e etileno	27
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	31
3.1 Local	31
3.2 Tratamentos	31
3.3 Avaliações	34
3.3.1 Evapotranspiração da cultura.....	34
3.3.2 Etileno.....	34
3.3.3 <i>Status</i> hídrico das plantas	35
3.3.4 Trocas gasosas	35
3.3.5 Componentes de produção.....	36
3.4 Análise estatística	36
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	37
4.1 Evapotranspiração da cultura e demais variáveis meteorológicas.....	37
4.2 Temperatura da folha.....	38
4.3 <i>Status</i> hídrico das plantas	39
4.4 Condutância estomática, transpiração e assimilação de carbono	41
4.5 Produção de etileno	45
4.6 Componentes de produção e produtividade.....	48
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	51
6 CONCLUSÕES	53

REFERÊNCIAS.....	55
ANEXOS	61

RESUMO

Caracterização fisiológica e hormonal de plantas de feijão (cv. IAC Imperador) submetidas à deficiência hídrica

O estresse causado pelo *deficit* hídrico em plantas de feijão é descrito como responsável por alterações na assimilação de carbono e produção de etileno. O objetivo deste estudo foi avaliar e caracterizar o desempenho fotossintético e hormonal de plantas de feijão, variedade IAC Imperador, condicionadas a diferentes teores de água no solo durante seu ciclo. Plantas cultivadas em vasos foram submetidas a dois, quatro e seis dias sem irrigação na fase vegetativa ou reprodutiva da cultura, avaliando-se evapotranspiração da cultura, potencial hídrico das folhas, temperatura foliar, condutância estomática, transpiração, fotossíntese, produção de etileno, número de vagens por planta, número de grãos por vagem, massa média de grãos e produtividade por planta, comparando-se os tratamentos sob estresse com um controle de irrigação diária. As plantas apresentaram reduções significativas na condutância estomática, transpiração e fotossíntese com apenas dois dias sem irrigação em ambas as fases de desenvolvimento. Não foi verificado aumento de produção de etileno nas plantas de nenhum dos tratamentos sob estresse quando comparadas com plantas do controle com irrigação diária. Não houve diferença estatística entre os tratamentos para nenhum dos componentes de produtividade. O cultivar apresenta características que podem favorecer a tolerância a períodos de seca.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*; Evapotranspiração; Fotossíntese; Etileno

ABSTRACT

Physiological and hormonal characterization of bean plants (cv. IAC Imperador) under water deficit

The stress caused by water deficit in bean plants is described as responsible for changes in carbon assimilation rates and ethylene production. The goal of this study was assess and characterize the photosynthetic and hormonal behaviour of bean plants, variety IAC Imperador, under different soil moisture contents during its cycle. Plants grown in pots were imposed to two, four and six days without irrigation at vegetative or reproductive phases, assessing crop evapotranspiration rate, leaf water potential, leaf temperature, stomatal conductance, transpiration, photosynthesis, ethylene production, number of pods per plant, number of grains per pod, grain average weight and yield per plant, comparing treatments under water stress against control with daily irrigation. Plants showed significant decreases in stomatal conductance, transpiration and photosynthesis with only two days without irrigation in both plant development stages. Plants from none of the seven treatments showed increased ethylene production when compared against plants from control with daily irrigation. There was no significant statistical difference among treatments for yield components. The variety showed characteristics that may favour the tolerance to low soil moisture periods.

Keywords: *Phaseolus vulgaris*; Evapotranspiration; Photosynthesis; Ethylene

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1- Distribuição geográfica das regiões produtoras de feijão no país, destacando-se os estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Paraná e Bahia (CONAB, 2015)...21
- Figura 2- Esquema ilustrativo da biossíntese do etileno em plantas. O processo começa com a conversão de metionina em SAM (S-adenosilmetionina) pela enzima SAMS (SAM sintase). SAM é então convertido a ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) pela enzima ACCS (ACC sintase), que finalmente é convertido a Etileno pela enzima ACCO (ACC oxidase). O ACC pode também ser convertido a MACC (ácido 1-[malonilamino]ciclopropano-1-carboxílico) ou GACC (ácido 1[gamma-L-glutamilamino]-ciclopropano-1-carboxílico). Síntese *de novo* de ACCS e ACCO podem ocorrer, aumentando a produção de etileno. Adaptado de Morgan e Drew (1997)29
- Figura 3- Dados meteorológicos relativos ao período de condução do experimento, provenientes de estação meteorológica localizada dentro da casa de vegetação. São apresentadas a temperatura média diária (T, °C), umidade relativa do ar média diária (UR, %), evapotranspiração diária da cultura (ET_{CD}, mm dia⁻¹), evapotranspiração acumulada da cultura no momento das imposições das restrições hídricas nas fases vegetativa e reprodutiva (Etc_A, mm) e evapotranspiração acumulada da cultura durante o ciclo (Etc_{AT}, mm). Os retângulos identificam o início do período de restrição hídrica (25 e 35 DAS – dias após a semeadura) e as avaliações de 2 dias (27 e 37 DAS), 4 dias (29 39 DAS) e 6 dias (31 e 41 DAS) sem irrigação nas fases reprodutivas (25-31 DAS) e reprodutiva (35-41 DAS).....37
- Figura 4- Temperaturas foliares (T_f, °C) de plantas de feijão de todos os sete tratamentos do experimento e temperatura do ar (T_a, °C), ambas mensuradas ao meio dia38
- Figura 5- Potencial hídrico de folhas (Ψ, -MPa) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento, mensuradas ao meio dia.....40
- Figura 6- Condutância estomática (CE, mmol[H₂O] m⁻² s⁻¹), transpiração (T, mmol[H₂O] m⁻² s⁻¹) e fotossíntese (F, μmol[CO₂] m⁻² s⁻¹) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento mensuradas ao meio dia42
- Figura 7- Porcentagens de reduções de condutância estomática (CE), transpiração (T) e fotossíntese (F) das plantas dos tratamentos T₂ ao T₄ (fase vegetativa) e dos tratamentos T₅ ao T₇ (fase reprodutiva) quando comparados ao tratamento controle (T₁).....43

Figura 8- Produção de etileno (C_2H_4 , ppm kg ⁻¹ h ⁻¹) de plantas de feijão de todos os tratamentos do experimento.....	46
Figura 9- Porcentagem de redução na produção de etileno (C_2H_4) das plantas dos tratamentos T ₂ ao T ₄ (fase vegetativa) e dos tratamentos T ₅ ao T ₇ (fase reprodutiva) quando comparados com o tratamento controle	46
Figura 10- Produtividade de grãos (P, g.planta ⁻¹) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento ao final do ciclo.....	50
Figura 11- Casa de vegetação do Laboratório de Plantas Sob Estresse da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (Esalq) da Universidade de São Paulo (USP), local onde foi instalado o experimento	63
Figura 12- Datalogger instalado dentro da casa de vegetação para mensuração de temperatura e umidade do ambiente durante a condução do experimento	63
Figura 13- Coleta de solo utilizado no experimento em área agricultável do Departamento de Produção Vegetal (LPV) da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (Esalq) da Universidade de São Paulo (USP).....	64
Figura 14- Procedimento de peneiramento do solo coletado em área agricultável para posterior mistura com areia para formação do substrato utilizado no experimento	64
Figura 15- Câmara de Scholander (a direita) e <i>IRGA</i> (a esquerda) utilizados nas avaliações de potencial hídrico da folha e variáveis fotossintéticas, respectivamente	65
Figura 16- Cilindro para corte de discos de folhas e tubos plásticos de centrifugação de fundo cônico de 15 mL com tampas seladas com silicone utilizados na avaliação de produção de etileno.....	65

LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Descrição dos tratamentos componentes do experimento.....	31
Tabela 2- Resultados da análise química de macronutrientes, pH, matéria orgânica (M.O.) e capacidade de trocas catiônica (CTC) do substrato que foi utilizado no experimento.....	32
Tabela 3- Resultados da análise química de micronutrientes, e física do substrato que foi utilizado no experimento.....	32
Tabela 4- Escala fenológica de desenvolvimento da cultura de feijão (FERNÁNDEZ; GEPTS; LÓPEZ, 1982).....	33
Tabela 5- Disposição das avaliações de produção de etileno, <i>status</i> hídrico da planta e trocas gasosas do experimento	35
Tabela 6- Temperaturas foliares (Tf, °C) de plantas de todos os sete tratamentos do experimento mensurados ao meio dia. Os valores de temperatura da folha das plantas de cada tratamento sob estresse (T ₂ a T ₇) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T ₁) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes.....	39
Tabela 7- Potencial hídrico de folhas (Ψ, MPa) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento, mensuradas ao meio dia. Os valores de potencial hídrico das folhas das plantas de cada tratamento sob estresse (T ₂ a T ₇) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T ₁) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes	41
Tabela 8- Condutância estomática (CE, mmol[H ₂ O] m ⁻² s ⁻¹) de plantas de feijão em função da fase de desenvolvimento e da irrigação (ou <i>deficit</i> hídrico) mensuradas ao meio dia. Os valores de condutância estomática das plantas de cada tratamento sob estresse (T ₂ a T ₇) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T ₁) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes	44
Tabela 9- Transpiração (T, mmol[H ₂ O] m ⁻² s ⁻¹) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento mensuradas ao meio dia. Os valores de transpiração das plantas de cada tratamento sob estresse (T ₂ a T ₇) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T ₁) respectivo ao dia de cada avaliação.	

Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes 44

Tabela 10- Fotossíntese (F , $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento mensuradas ao meio dia. Os valores de assimilação de carbono das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes..... 45

Tabela 11- Produção de etileno (C_2H_4 , $\text{ppm.kg}^{-1}.\text{h}^{-1}$) de plantas de feijão de todos os tratamentos do experimento. Os valores de produção de etileno das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes..... 47

Tabela 12- Massa de grãos (M_G , g.grão^{-1}), número de vagens por planta (V_P , $\text{vagens.planta}^{-1}$) e número de grãos por vagem (G_V , grão.vagem^{-1}) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento ao final do ciclo. Os resultados de todos os tratamentos foram comparados entre si 48

Tabela 13- Produtividade de grãos (P , g.planta^{-1}) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento ao final do ciclo. Os resultados de todos os tratamentos foram comparados entre si..... 49

1 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é um alimento consumido por grande parte dos brasileiros, apresentando fundamental importância na base alimentar devido às características nutricionais de suas sementes aleuro-amiláceas. É produzido em todas as regiões do Brasil, desde áreas de agricultura familiar até sistemas de produção altamente tecnificados, sob sistema de irrigação ou não.

A exposição à falta de água em plantas cultivadas é comum durante seus ciclos. O *deficit* hídrico durante o ciclo do feijoeiro pode proporcionar alterações em uma série de fatores fisiológicos e hormonais. Dentre os processos fisiológicos afetados pelo *deficit* hídrico em legumes, destaca-se a redução da condutância estomática e consequentemente, da translocação de água através do sistema solo-planta-atmosfera e na taxa de produção de fotoassimilados. Todas essas alterações, na maioria das vezes, podem acarretar resultados como abortamento de flores e/ou vagens, redução no número de grãos por vagem e na massa de grãos, prejudicando a produtividade da cultura. Apesar disso, pouco se aborda sobre qual o nível de estresse por *deficit* hídrico em que ocorrem reduções drásticas na condutância estomática e em consequência, reduções nos demais fatores fisiológicos associados a ela.

O desbalanço hormonal também é resultado da ocorrência da falta de água em plantas. Nesse contexto, o etileno é um dos principais hormônios associados a esse estresse em diversas espécies e comumente são detectadas alterações em seus níveis. Diversos são os trabalhos publicados que envolvem o estudo desse hormônio, porém não há um consenso sobre o aumento ou não de sua produção em plantas de feijão condicionadas ao estresse por *deficit* hídrico.

A escassez de água tem se tornado mais comum em diversos Estados brasileiros. Neste sentido, entender o comportamento da cultura do feijão diante de situações de estresse por *deficit* hídrico torna-se fundamental para que novas soluções sejam alcançadas e, consequentemente, reduções de produtividade sejam minimizadas.

O trabalho foi baseado na hipótese de que o cultivar de feijão IAC Imperador apresenta características que lhe conferem algum nível de tolerância à períodos com baixo teor de água no solo. Dessa forma, o cultivar demonstra capacidade de contornar situações de deficiência hídrica, a qual não causará prejuízos às funções fisiológicas, hormonais e reprodutivas das plantas do determinado genótipo.

O objetivo deste estudo foi avaliar e caracterizar variáveis de evapotranspiração, *status* hídrico, assimilação de carbono (fotossíntese), produção hormonal (etileno) e componentes de

produtividade de plantas de feijão do cultivar IAC Imperador, condicionadas a diferentes teores de água no solo nos estádios vegetativo ou reprodutivo da cultura.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 A cultura do feijão

2.1.1 Origem e cultivo

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma importante espécie da família Fabaceae, sendo originário do continente americano, onde foi domesticado a mais de 7.000 anos atrás, nas regiões da América Latina (KAPLAN, 1965; KAPLAN; KAPLAN, 1988; GEPTS; DEBOUCK, 1991). No Brasil, a cultura de feijão está distribuída em todas as regiões (Figura 1), sendo cultivada durante três diferentes safras: (a) primeira safra: outubro a maio; (b) segunda safra: janeiro a setembro; e (c) terceira safra: março a setembro.

Figura 1- Distribuição geográfica das regiões produtoras de feijão no país, destacando-se os estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Paraná e Bahia (CONAB, 2015)

O grão desta cultura é uma das maiores fontes de proteína na dieta de milhões de pessoas, principalmente na América Latina e Leste da África (GRAHAM; RANALLI, 1997).

Atualmente a espécie é cultivada por todo o globo de maneiras variadas e é encontrada tanto em áreas altamente mecanizadas e tecnificadas, como também em áreas de agricultura familiar com baixa adoção tecnológica.

De maneira geral, o sistema de produção utilizado no cultivo do feijão é influenciado pela distribuição da precipitação pluviométrica, temperatura local, densidade de plantas e hábito de crescimento do cultivar (GRAHAM; RANALLI, 1997). Populações de plantas podem variar intensamente devido aos diferentes tipos de crescimentos (ex.: 6 plantas.m⁻² em cultivares do tipo III e 48 plantas.m⁻² em cultivares do tipo I) (CIAT, 1976; GRAHAM; ROSAS, 1978).

2.1.2 Fatores limitantes de produção da cultura

Vários são os fatores limitantes ao aumento de produtividade na cultura do feijão, os quais variam conforme o sistema de produção adotado. Para produções em agricultura familiar, as maiores necessidades encontram-se na estabilização da produtividade sob condições frequentemente marginais (áreas degradadas, baixa quantidade e qualidade de insumos utilizados, etc.), uma vez que os recursos técnicos são utilizados de maneira limitada. Já para sistemas de produção altamente tecnificados, a maior necessidade está no aumento do potencial de produtividade dos materiais utilizados (GRAHAM; RANALLI, 1997).

Grande parte da produção mundial de feijão se encontra sob condições suscetíveis ao *deficit* hídrico durante o ciclo da cultura. Este fato torna-se importante pois a cultura de feijão é particularmente suscetível à seca durante o florescimento, com significativo abortamento de flores e vagens. De maneira geral, concomitante à falta de água, ocorre também a elevação da temperatura, fator ao qual o feijoeiro também é muito sensível durante o desenvolvimento reprodutivo. Os principais processos afetados negativamente pelas altas temperaturas são a interação entre pólen e estigma, crescimento do tubo polínico e fertilização (GROSS; KIGEL, 1994). Desta maneira, na maioria das situações de estresse hídrico os efeitos negativos sobre a cultura serão acentuados, pois além da falta de água, altas temperaturas também estarão prejudicando as plantas.

2.1.3 Morfologia, fisiologia e efeitos do deficit hídrico na cultura

A espécie é caracterizada como de cultivo anual e apresenta hábito de crescimento determinado ou indeterminado (VIEIRA, 1983). As variedades determinadas (tipo I) podem variar de 3-7 a 15-25 folhas trifolioladas na haste principal. Em relação às variedades de

hábito de crescimento indeterminado, três tipos são conhecidos: (a) tipo II, (b) tipo III e (c) tipo IV, onde o primeiro apresenta porte ereto e o último apresenta porte prostrado (GRAHAM; RANALLI, 1997). Os genes ligados ao florescimento da cultura são altamente influenciados pela luz (fotoperíodo) e pela temperatura, fazendo com que o período reprodutivo do feijoeiro seja descrito como fototérmico dependente (WHITE; KORNEGAY; CAJIAO, 1996).

O feijão faz parte das plantas cujo ciclo bioquímico da fotossíntese é descrito como C_3 (GEPTS; DEBOUCK, 1991). Plantas do ciclo C_3 são aquelas onde o primeiro composto estável formado durante o ciclo de Calvin-Benson é o 3-fosfoglicerato, além de não apresentarem a enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (responsável por transformar o fosfoenolpiruvato em malato) e tampouco anatomia Kranz (que permite uma compartimentalização do ciclo de Calvin-Benson na bainha vascular do mesófilo foliar, onde o malato é convertido à piruvato novamente na mitocôndria, liberando CO_2), presentes em plantas de ciclo C_4 . Dessa forma, as plantas do ciclo C_4 garantem que a RuBisCO (Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase) interaja somente com o CO_2 e que não haja fotorrespiração, ao contrário do que acontece com plantas de ciclo C_3 (TAIZ; ZEIGER, 2006).

Em estudo sobre caracterização dos parâmetros fotossintéticos *in vivo* do feijoeiro, Pimentel et al. (2011) concluíram que, a $25^\circ C$, o grupo Pérola no estágio fenológico R_5 e em ótima condição hídrica apresenta uma máxima taxa de assimilação de carbono (A_{max}) de $20 \mu mol[CO_2] m^{-2} s^{-1}$ em uma concentração atmosférica de dióxido de carbono igual à $380 \mu mol[CO_2] mol^{-1}$ de ar, saturando-se a $25 \mu mol[CO_2] m^{-2} s^{-1}$ em uma concentração atmosférica de gás carbônico entre 600 a $800 \mu mol[CO_2] mol^{-1}$ de ar e uma condutância estomática (g_s) máxima de $0,4 mol[H_2O] m^{-2} s^{-1}$. Os autores apontam também que os valores encontrados para tais parâmetros nessas condições foram próximos aos valores apresentados por variedades utilizadas nos Estados Unidos, que possuem centro de origem e base genética distintas das variedades utilizadas no Brasil.

Reduções na assimilação de carbono durante o decorrer do dia em plantas de feijão em condições ótimas de umidade do solo se devem, principalmente ao fechamento estomático. Ramalho et al. (2013) comprovaram tal fato ao expor três diferentes cultivares de feijão à atmosfera com concentração aumentada de CO_2 durante o período luminoso do dia, o que levou as plantas a manterem A_{max} , indicando que a elevação da concentração de CO_2 na atmosfera superou a baixa condutância estomática, e que a redução na fotossíntese durante

esse período se deve apenas ao fechamento estomático e não a processos de inibição bioquímica.

No mesmo experimento, Ramalho et al. (2013) expuseram os três diferentes cultivares de feijão a situações de seca moderada e atmosfera com concentração aumentada de CO₂. Tal condição impactou diretamente na A_{max}, o que demonstra que esses cenários induzirão a reduções não-estomáticas na fotossíntese. Entretanto, a redução na fotossíntese líquida foi menos drástica que na A_{max}, apontando para o decréscimo no fechamento estomático ainda como principal fator para redução da assimilação líquida de carbono (RAMALHO; LAURIANO; NUNES, 2000; GRASSI; MAGNANI, 2005; RAMALHO et al., 2013).

Ramalho et al. (2013) ainda apontam para o fato de que as reduções na condutância estomática nas plantas sob condição de seca moderada foram seguidas de um grande aumento da concentração interna de CO₂. Portanto, além da baixa condutância estomática, a redução dos valores da fotossíntese pode ser devido à: baixa condutância do mesófilo e limitações fotoquímicas e bioquímicas (redução na quantidade e/ou atividade da RuBisCO e outras enzimas, e decréscimo da regeneração de RuBP devido à redução do fornecimento de ATP e NADPH ao ciclo fotossintético de redução do carbono).

Segundo Fancelli e Dourado Neto (1999), o início do período reprodutivo do feijão é o mais crítico ao *deficit* hídrico, com reduções na emissão de novos trifólios e perdas de produtividade que variam de 15 a 30%. Pastenes et al. (1998) observaram em experimento com dois cultivares diferentes de feijão sob estresse por *deficit* hídrico que o paraheliotropismo pode ser uma importante característica de leguminosas para se evitar superaquecimento das folhas e a fotoinibição. Nesse experimento, os autores demonstraram que os tratamentos irrigados (controles) apresentaram maior assimilação de CO₂ ao meio dia que os tratamentos sob estresse por *deficit* hídrico, e, portanto, também apresentam maior condutância estomática e transpiração. Por outro lado, os tratamentos submetidos ao estresse por *deficit* hídrico apresentaram maior fechamento dos trifólios, enquanto que os tratamentos controles apresentaram-se mais abertos. Dessa forma, as temperaturas foliares tanto dos tratamentos irrigados como daqueles sob estresse não apresentaram diferenças significativas. Assim, os autores concluíram que apesar da menor condutância estomática e consequentemente menor transpiração, o paraheliotropismo poderia favorecer a regulação da temperatura foliar dos tratamentos submetidos ao estresse.

Em Souza e Lima (2010), a restrição hídrica foi imposta em diversos estádios fenológicos de uma variedade de feijão, onde observou-se que a falta de água é mais prejudicial durante a fase vegetativa do que as fases posteriores. Houve redução significativa

no número de vagens por planta e no número de grãos por vagem quando a cultura foi submetida ao *deficit* hídrico no estágio vegetativo quando comparado com os demais tratamentos com *deficit* ao longo do período reprodutivo. Consequentemente, aquele tratamento também foi o que resultou em menor produtividade, sendo que o tratamento que recebeu restrição hídrica durante apenas a maturação foi o que obteve o menor impacto na produtividade.

2.2 Estresse, condutância estomática e fotossíntese

Estresse pode ser definido como qualquer fator ambiental capaz de induzir alterações em processos fisiológicos ou funcionais das plantas de forma a prejudicá-las (LEVITT, 1982).

O balanço entre a abertura e fechamento estomático é vital durante o ciclo das plantas. A condutância estomática é dependente de fatores como densidade estomática, tamanho e idade da folha, concentração subestomática de CO₂, turgor das células-guarda e epidérmicas, além da sinalização quanto à percepção do ambiente circundante (JONES, 1992). O fechamento estomático é uma resposta primária ao *deficit* hídrico em condições de campo, o que limita a difusão de CO₂ para dentro das folhas. O fechamento estomático pode se dar em resposta tanto da redução do turgor da folha e redução do potencial hídrico da mesma ou pela baixa umidade relativa do ar (CHAVES et al., 2002).

Reynolds-Henne et al. (2010), em experimento sobre interação entre temperatura, seca e abertura estomática em legumes observaram dois padrões distintos de resposta dependendo da intensidade do estresse e concluíram que, para estresses “moderados” (causados apenas pelo *deficit* hídrico isolado, sem efeito de altas temperaturas), o fechamento estomático ou a condutância estomática irregular ocorrem, dando prioridade, dessa forma, as relações hídricas da planta. Já em estresses “agudos” (causados principalmente por altas temperaturas e *deficit* hídrico concomitantes), as plantas apresentaram aumento da condutância estomática, indicando uma priorização da proteção ao aparato fotossintético contra as altas temperaturas.

Lawlor e Cornic (2002) relataram que existem dois tipos diferentes de comportamento em relação ao decréscimo no conteúdo relativo de água (CRA) em folhas de plantas C₃ para assimilação de carbono. No tipo 1, há duas fases distintas, sendo a primeira classificada como fase estomática (100 a 75% de CRA) e que pode ser superada com alterações na concentração atmosférica de CO₂, e a segunda classificada como inibição metabólica (abaixo de 75% CRA) onde a assimilação de carbono vai se tornando progressivamente menos reversível com o aumento de CO₂ atmosférico. No tipo 2 não há uma distinção clara entre as fases acima e abaixo de 75% CRA.

De acordo com Lawlor (2002), os seguintes fatores são determinantes na taxa de assimilação de carbono em plantas: (a) captura de luz (fotossistema II): transporte de elétrons e redução dos aceptores que levam à síntese de NADPH e ATP; (b) síntese da ribulose 1,5 bisfosfato: determinada pela capacidade e atividade do ciclo fotossintético de redução do carbono e fornecimento de ATP e NADPH; (c) carboxilação da ribulose 1,5 bisfosfato catalisada pela RuBisCO: determinada pelo fornecimento de ribulose 1,5 bisfosfato, CO₂ e regulação metabólica; (d) fornecimento de CO₂ no ciclo fotossintético de redução do carbono: determinado pelo CO₂ atmosférico e condutância estomática; (e) consumo de carbono assimilado: determinado pela exportação de carbono do cloroplasto, taxas de síntese de sacarose e amido, e consumo dos assimilados na respiração e fotorrespiração; e (f) consumo de elétrons (transferência para drenos alternativos, particularmente oxigênio): energia dissipada por receptores não fotoquímicos.

A redução das taxas fotossintéticas em situações de estresse pode ser resultado de fatores estomáticos ou não-estomáticos (bioquímicos) (WISE; ORTIZLOPEZ; ORT, 1992; YORDANOV; VELIKOVA; TSONEV, 2003). A planta reage ao *deficit* de água no sistema fechando seus estômatos para evitar perda ainda maior de água pela transpiração (CORNIC, 1994; LAWLOR, 1995). Como consequência, a difusão de CO₂ para dentro da planta é restringida (CHAVES, 1991; FLEXAS et al., 2006).

Zlatev e Yordanov (2004) observaram que, em plantas jovens de feijão, não houve redução da concentração interna de CO₂ apesar da limitação estomática da fotossíntese. De acordo com os autores, isso acontece em razão do aumento na resistência mesofílica ao transporte de CO₂ e/ou intensificação do processo respiratório, o que aumentaria o ponto de compensação de CO₂.

O ponto de compensação fotossintética aumenta quando da perda inicial do conteúdo de água da folha, apresentando-se maior ao passo que o conteúdo de água na folha é reduzido abaixo de 80% (LAWLOR, 1976; LAUER; BOYER, 1992; TEZARA et al., 1999). No entanto, a difusão restrita de CO₂ para dentro da folha, pode não ser o único fator responsável por reduzir as taxas de assimilação de carbono em plantas sob estresse por *deficit* hídrico. Quando expostas a concentrações elevadas de CO₂ (1500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de ar), não houve restauração das taxas de fotossíntese líquida em plantas, o que sugere que deve haver inibição de processos bioquímicos que afetam a ATP sintase e atividade da RuBisCO, por exemplo (TEZARA et al., 1999; HAUPT-HERTING; FOCK, 2000).

Atualmente há um consenso de que redução na taxa fotossintética em situações de estresse por baixo teor de água no solo é devido às limitações estomáticas e não-estomáticas

(SHANGGUAN; SHAO; DYCKMANS, 1999). Limitações não-estomáticas são atribuídas à reduzida eficiência da carboxilação (JIA; GRAY, 2003), redução da regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato (TEZARA; LAWLOR, 1995), reduzida quantidade de RuBisCO funcional (KANECHI et al., 1995) ou inibição da atividade funcional do fotossistema II.

A fotossíntese pode ser afetada em plantas sob estresse não somente pela redução da condutância estomática e degradação do aparato fotossintético, mas também pelo hormônio etileno. Em estudo realizado por Tholen et al. (2008), os autores relatam que mutantes de tabaco insensíveis ao etileno apresentaram menor quantidade de RuBisCO e menor capacidade fotossintética.

2.3 Estresse e etileno

Um dos tópicos responsável por grandes questionamentos em literaturas relacionadas a plantas sob estresse por *deficit* hídrico pode estar relacionado à produção de etileno (C₂H₄) em plantas que se encontram nessa condição (MORGAN; DREW, 1997; HSIAO, 1973). Um bom exemplo sobre a complexidade do assunto pode ser observado em experimentos conduzidos por Xu e Qi (1993), onde a redução gradual e lenta da umidade do solo em plantas de soja não causaram aumento nos níveis de etileno ou de seu precursor, o ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico (ACC), nas mesmas, enquanto que a redução rápida e aguda da umidade do solo promoveu aumento de ambos. Assim, pode-se deduzir que um dos fatores determinantes na produção do etileno se refere ao quão rápido ocorre o decréscimo do potencial hídrico da planta (MORGAN; DREW, 1997).

De acordo com o exposto, cabe uma distinção entre os dois termos que muitas vezes são tratados como sinônimos para situações de baixa umidade do solo. Estresse por seca deve ser utilizado quando se deseja referir ao período sem irrigação ou chuva em plantas cultivadas em um grande volume de solo, suficiente para que o potencial da água no solo decline de forma gradual e lenta por vários dias. Já o estresse por *deficit* hídrico deve ser utilizado quando se deseja descrever a rápida desidratação de plantas devido ao período sem irrigação em um pequeno volume de solo, o que levará a um baixo teor de água no solo em um curto período de tempo (MORGAN; DREW, 1997).

Ao analisar os teores de etileno produzidos por plantas de feijão expostas ao *deficit* hídrico, Morgan et al. (1990) observaram que os valores do gás nessas plantas foram muito inferiores aos obtidos em plantas que foram submetidas a condições ótimas de umidade do solo. Os autores também mensuraram os teores do hormônio após irrigação dos vasos sob *deficit* hídrico e não observaram aumento na produção de C₂H₄.

Assim, se o *deficit* hídrico gradual não causa aumento significativo na produção de etileno, como poderia ser explicada a abscisão foliar, floral e de frutos em plantas sob tais condições de estresse? Morgan et al. (1990) apontam que a sensibilidade ao etileno nesse caso pode influenciar mais esses eventos, uma vez que plantas submetidas a estresse por *deficit* hídrico se mostraram mais sensíveis às aplicações de etileno exógeno (MCMICHAEL et al., 1972; MCMICHAEL et al., 1973; EL-BELTAGY; HALL, 1974).

Na Figura 2 é apresentado o ciclo de produção de etileno em plantas (MORGAN; DREW, 1997). O efeito do estresse em plantas é resultante de dois tipos de percepção diferentes nesses organismos. O primeiro deles se trata da detecção e quantificação da intensidade do estresse, levando ou não a produção de etileno. O segundo refere-se à percepção do hormônio no sítio de ação e sua transdução, tornando seus efeitos visíveis (MORGAN; DREW, 1997).

Segundo Narayana, Lalonde e Saini (1991), em seus estudos em trigo também não há produção de etileno em plantas sob estresse por *deficit* hídrico. Os autores ressaltam ainda que pode até mesmo haver redução na capacidade de produção de etileno nas plantas submetidas a baixos potenciais hídricos e que os resultados variam muito de acordo com a metodologia utilizada.

Por outro lado, Apelbaum e Yang (1981) também em estudos com trigo, utilizaram metodologia descrita por Wright (1977), na qual as folhas destacadas são expostas à rápida desidratação, observaram aumento na produção de etileno devido a desidratação de folhas de trigo, atingindo um pico máximo aos 9% de perda da massa de matéria fresca inicial da folha, decaindo posteriormente. Tal comportamento foi acompanhado pelo aumento na concentração de ACC nas folhas. Entretanto, não observaram aumento nas concentrações de S-adenosilmetionina (SAM), o qual é o precursor do ACC, o que levou os autores a apontarem que o aumento da quantidade de etileno foi devido ao aumento da produção de ACC, o qual por sua vez foi causado por uma síntese *de novo* de ACC sintase, responsável pela conversão de SAM em ACC.

Morgan e Drew (1997), com base no que foi descrito por Apelbaum e Yang (1981), Wright (1977), Aharoni (1978) e Morgan et al. (1990), afirmam que está claro que a rápida desidratação de folhas destaca acarreta aumento na biossíntese de etileno.

Apesar de vários estudos indicarem a não produção ou até mesmo redução das quantidades de etileno em plantas sob estresse, a causa para tal fato ainda não está muito clara. De acordo com Klassen e Bugbee (2004), em uma revisão sobre síntese e sensibilidade de grandes culturas ao etileno, apesar das centenas de artigos sobre o assunto, a literatura

sobre o efeito do estresse por *deficit* hídrico na produção de etileno é inconsistente e que, essa discrepância é em grande parte devido às metodologias utilizadas serem inadequadas. Estudos que envolvem a dissecação de folhas destacadas sugerem que o estresse por *deficit* hídrico aumenta a produção de etileno, enquanto estudos de plantas intactas mostram redução na síntese de etileno. O consenso atual é que o efeito do estresse por *deficit* hídrico na produção de etileno depende do grau do mesmo em que as plantas estão submetidas.

Figura 2- Esquema ilustrativo da biossíntese do etileno em plantas. O processo começa com a conversão de metionina em SAM (S-adenosilmetionina) pela enzima SAMS (SAM sintase). SAM é então convertido a ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) pela enzima ACCS (ACC sintase), que finalmente é convertido a Etileno pela enzima ACCO (ACC oxidase). O ACC pode também ser convertido a MACC (ácido 1-[malonilamino]ciclopropano-1-carboxílico) ou GACC (ácido 1[gamma-L-glutamilamino]-ciclopropano-1-carboxílico). Síntese *de novo* de ACCS e ACCO podem ocorrer, aumentando a produção de etileno. Adaptado de Morgan e Drew (1997)

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local

O experimento foi conduzido em casa de vegetação (ANEXO A) do Laboratório de Plantas Sob Estresse pertencente à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (Esalq), Universidade de São Paulo (USP), Piracicaba, SP (22°42' S, 47°30' W). O clima da região pertence ao tipo Cwa - tropical de altitude com estiagem de inverno segundo a classificação de W. Köppen. Nesta região a precipitação média anual é de 1.328,1 mm, com temperatura média anual em torno de 21,6°C (CEPAGRI, 2015). A temperatura e a umidade relativa do ar dentro da casa de vegetação foram monitoradas por meio de sensores acoplados a um datalogger (Campbell Scientific, Utah, USA) (ANEXO B).

3.2 Tratamentos

O experimento foi composto por sete tratamentos organizados em um delineamento inteiramente ao acaso com seis repetições. Os tratamentos foram feitos de forma a realizar combinações entre três diferentes níveis de estresse por *deficit* hídrico (2, 4 e 6 dias sem irrigação) em dois diferentes estádios fenológicos (V₅ e R₆), além do tratamento controle com irrigação diária. O tratamento controle foi mantido com umidade do solo igual a 100% da capacidade de campo, assim como os demais tratamentos quando não estiveram no período de cessamento da irrigação para indução do estresse por *deficit* hídrico. A Tabela 1 apresenta a descrição de todos os tratamentos.

Tabela 1- Descrição dos tratamentos componentes do experimento

Tratamento	Descrição
T ₁	Controle (irrigação diária)
T ₂	2 dias sem irrigação a partir de 25 DAS ¹ (V ₅)
T ₃	4 dias sem irrigação a partir de 25 DAS ¹ (V ₅)
T ₄	6 dias sem irrigação a partir de 25 DAS ¹ (V ₅)
T ₅	2 dias sem irrigação a partir de 35 DAS ¹ (R ₆)
T ₆	4 dias sem irrigação a partir de 35 DAS ¹ (R ₆)
T ₇	6 dias sem irrigação a partir de 35 DAS ¹ (R ₆)

¹Dias após a semeadura.

A variedade utilizada foi a IAC Imperador, de ciclo precoce e crescimento determinado (tipo 1) (CHIORATO et al., 2012), lançada em 2013 pelo Instituto Agrônomo de Campinas (detentor da variedade), e descrita como tolerante ao estresse por *deficit* hídrico

pelos melhoristas responsáveis por seu lançamento, apesar de não haver nenhum trabalho publicado que tenha validado tal característica.

Foram utilizados vasos de fundo perfurado, de 9 L, com diâmetro de 0,24 m e profundidade de 0,25 m. O substrato usado foi uma mistura de nitossolo coletado dentro de área utilizada para agricultura e posteriormente peneirado (ANEXOS C e D), misturado com areia em uma proporção de 1:1, cujas características físicas e químicas são apresentadas nas Tabelas 2 e 3.

Tabela 2- Resultados da análise química de macronutrientes, pH, matéria orgânica (M.O.) e capacidade de trocas catiônica (CTC) do substrato que foi utilizado no experimento

cations (CTC) do substrato que foi utilizado no experimento												
pH	M.O	P	K	Ca	Mg	H+Al	Al	Soma bases	CTC	Saturação de	S	
CaCl ₂	Resina									Bases	Al	SO ₄
	g dm ⁻³	mg dm ⁻³	----- mmol _c dm ⁻³ -----						V%	m%	mg dm ⁻³	
5,2	7	15	2,7	18	7	22	15	28	50	56	35	8

Tabela 3- Resultados da análise química de micronutrientes, e física do substrato que foi utilizado no experimento

								Areia	
Cu	Fe	Zn	Mn	B	Argila	Silte	Total	Grossa	Fina
----- DTPA -----				(água quente)	<0,002mm	0,053-0,002mm		2,00-0,210mm	0,210-0,053mm
----- mg dm ⁻³ -----					-- g kg ⁻¹ --				
2,3	21	2,2	15,6	0,47	179	21	800	470	330

O substrato teve seu pH corrigido para 6,5 com a adição de 1.050 kg ha⁻¹ de calcário 3:1 (MgCO₃:CaCO₃). A adubação utilizada foi calculada com base no volume de 9 L do vaso, adicionando-se 1.600 kg ha⁻¹ de adubo com formulação 0-20-20 e 45 kg ha⁻¹ de ureia dez dias após a calagem.

A mistura do substrato, bem como do calcário e do adubo foram feitas em betoneira pertencente ao Departamento de Produção Vegetal da Esalq, onde cada mistura da betoneira resultava em substrato suficiente para quatro vasos. Em cada vaso foi colocada a mesma massa úmida de substrato. Trinta amostras do substrato preparado, cada uma respectiva à um ciclo de mistura na betoneira, foram coletadas para determinação do teor de água e massa de substrato real para cada vaso, nomeando-se cada vaso de acordo com a amostra retirada da betoneira (ex.: V4B17, vaso 4 da amostra da betoneira 17). Para evitar a perda de substrato pelos orifícios dos vasos, colocou-se tecido poroso no fundo de cada um dos recipientes.

Todos os vasos foram encharcados na noite anterior à semeadura e pesados antes do amanhecer para determinação da quantidade de água retida, uma vez que a massa real de substrato em cada vaso foi calculada (com base nas trinta amostras de umidade do solo

retiradas da betoneira). A semeadura foi realizada no dia 27 de agosto de 2014, semeando-se nove sementes, tratadas com piraclostrobina + fipronil + tiofanato-metílico (2 mL kg⁻¹ de semente), sendo que após a emergência das plântulas foi realizado desbaste para que restassem três plantas por vaso. A escala fenológica de desenvolvimento utilizada no experimento foi a mesma proposta por Fernández, Gepts e López (1982) (Tabela 4). As adubações de cobertura com ureia foram parceladas em cinco aplicações durante o ciclo da cultura, num total de 200 kg ha⁻¹. Também foram realizadas três aplicações de beta-ciflutrina + imidacloprido (1 L ha⁻¹) em V₄, R₅ e R₇ para controle de *Bemisia tabaci*.

Tabela 4- Escala fenológica de desenvolvimento da cultura de feijão (FERNÁNDEZ; GEPTS; LÓPEZ, 1982)

Estádio fenológico	Descrição ¹	Fase
V ₀	Início da germinação	Vegetativa
V ₁	Emergência	
V ₂	Folhas primárias abertas	
V ₃	Primeiro trifólio aberto	
V ₄	Segundo trifólio aberto	
V _n	n-ésimo trifólio aberto	
R ₅	Primeiro racemo floral nos nós inferiores (pré-floração)	Reprodutiva
R ₆	Primeira flor aberta (floração)	
R ₇	Formação da vagem	
R ₈	Enchimento de grãos	
R ₉	Ponto de maturidade fisiológica	

¹ A caracterização do estágio fenológico é definida quando 50% ou mais da parcela ou amostra apresenta as características descritas

A irrigação da cultura para manutenção da capacidade de campo a 100% foi realizada com base na diferença de massa dos vasos do tratamento 1 na manhã após todos os vasos serem encharcados e a massa diária dos mesmos às 19 horas, descontando-se também o valor semanal de massa úmida das plantas desses tratamentos (oriundas de vasos adicionais). Foram adicionados dois vasos por tratamento para avaliação destrutiva de massa vegetal ao final de cada período sem irrigação (tratamentos 2 a 7), no intuito de se determinar a quantidade de água restante do vaso, servindo de referência para retornar à umidade do solo dos demais vasos do tratamento para 100% da capacidade de campo.

3.3 Avaliações

3.3.1 Evapotranspiração da cultura

Para determinação da evapotranspiração da cultura (ET_c , mm dia⁻¹), utilizou-se o seguinte procedimento para o tratamento controle (T_1), onde as etapas (a) e (b) foram as mesmas utilizadas para irrigação dos vasos:

- (a) determinou-se a massa (M_1 , g) dos vasos na ‘capacidade de campo’ (manhã após todos os vasos serem encharcados),
- (b) determinou-se a massa (M_2 , g) dos vasos no fim de cada dia (pôr do sol),
- (c) determinou-se diferença de massa entre M_1 e M_2 ($M_1 - M_2$, g) e utilizou-se a equação abaixo para determinação da evapotranspiração potencial da cultura (ET_c , mm dia⁻¹):

$$ET_c = 40.(M_1 - M_2) / (t \cdot \rho_w \cdot \pi \cdot D^2) \quad (1)$$

em que ρ_w se refere à massa específica da água (g cm⁻³), D ao diâmetro do vaso (cm) e t ao tempo (1 dia).

3.3.2 Etileno

As mensurações da produção de etileno foram feitas através do método dos discos de folhas que foram retirados às 9 horas da manhã nos mesmos dias da análise das variáveis fotossintéticas e do potencial hídrico das plantas, em função dos tratamentos que foram avaliados no dia determinado, conforme Tabela 5.

A metodologia utilizada foi descrita por Narayana, Lalonde e Saini (1991) e é uma adaptação da metodologia desenvolvida por Wright (1977). O procedimento consistiu-se na retirada de uma folha trifoliolada de cada uma das seis repetições de cada tratamento, as quais foram empilhadas para retirada de um total de trinta e seis discos (seis repetições de seis discos). Logo após, os discos foram armazenados em tubos plásticos de centrifugação de fundo cônico de 15 mL com tampas seladas com silicone (ANEXO F) por 2 horas.

O número de discos e a duração do armazenamento dos mesmos foram previamente determinados através de um teste onde 6 discos de folhas por tubo por 2 horas resultaram na melhor viabilidade para análise. As determinações das quantidades de etileno foram feitas por cromatografia gasosa. Gás padrão de etileno foi utilizado para elaboração da curva padrão e gás de arraste utilizado para a análise foi o nitrogênio. Após duas horas de armazenamento dos discos de folhas dentro dos tubos, injetou-se 1 mL da atmosfera gasosa presente nos tubos no cromatógrafo (TraceGC Thermo Scientific, Waltham, USA).

Tabela 5- Disposição das avaliações de produção de etileno, *status* hídrico da planta e trocas gasosas do experimento

Avaliação	Tratamentos avaliados	DAS ¹
I	T ₁ e T ₂	27
II	T ₁ e T ₃	29
III	T ₁ e T ₄	31
IV	T ₁ e T ₅	37
V	T ₁ e T ₆	39
VI	T ₁ e T ₇	41

¹ Dias após a semeadura.

3.3.3 *Status* hídrico das plantas

Para avaliar o potencial hídrico das folhas foi utilizado o equipamento SAPS II 3115 (Soil moisture - Santa Barbara, CA, USA) (SCHOLANDER et al., 1965) (ANEXO E). Uma folha trifoliolada foi coletada em cada repetição de cada tratamento, em um total de seis repetições. Da mesma forma que na avaliação de etileno, os potenciais hídricos das folhas do feijão foram mensurados dois a dois (Tabela 5). As leituras foram realizadas ao meio dia, juntamente com as leituras de IRGA, no intuito de que as duas avaliações mostrassem a situação das plantas em um mesmo horário do dia.

3.3.4 Trocas gasosas

As avaliações de variáveis fotossintéticas foram realizadas com equipamento IRGA (*infra-red gas analyzer* - ADC Scientific Lcpro+, Hertfordshire, UK) (ANEXO F). Foram avaliadas as seguintes variáveis: (a) temperatura da folha, (b) condutância estomática, (c) transpiração e (d) assimilação de carbono.

As mensurações foram feitas no período das 11:00 às 12:00 horas, onde as plantas de feijão submetidas a cada tratamento sob estresse hídrico foram avaliadas em dias diferentes, sendo que as plantas do tratamento controle foram avaliadas em todas as ocasiões. Portanto, foram realizadas no total seis avaliações durante o decorrer da cultura, conforme descrito na Tabela 5. A PPFD (*photosynthetic photon flux density*) utilizada para as avaliações com o IRGA foi de 2.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, o que corresponde à PPDE de Piracicaba (SP) ao meio dia (RIBEIRO et al., 2004). Nos seis vasos de cada tratamento realizou-se leituras em um trifólio fotossinteticamente ativo e completamente expandido e registrou-se cinco leituras por trifólio. O equipamento foi estabilizado a cada leitura de um novo trifólio.

3.3.5 Componentes de produção

Os componentes de produção avaliados foram: (a) número de vagens por planta, (b) número de grãos por vagem, e (c) massa de grãos.

Ao final do ciclo da cultura coletou-se as vagens de cada planta presente em cada vaso dos tratamentos, contabilizou-se o número total de vagens do vaso e determinou-se a média pelo número de plantas de cada vaso. Após isso, foram contabilizados o número de grãos por vagem de cada vaso e ao final, mensurou-se a massa dos grãos de cada vaso para se fazer uma média da massa de cada grão por tratamento. As avaliações de massa foram feitas com balança de precisão de 0,01 grama.

3.4 Análise estatística

Como os estádios vegetativo e reprodutivo da cultura não foram submetidos ao mesmo tempo ao *deficit* hídrico, as análises foram realizadas da seguinte maneira: (i) variáveis de trocas gasosas, *status* hídrico das plantas e etileno foram analisadas por meio do teste de t ($\alpha = 0,05$); (ii) variáveis referentes aos componentes de produtividade, realizou-se ANOVA ($\alpha = 0,05$). Todos os dados foram submetidos aos testes de Arlinto-Darling, Breusch Pagan e Bartlet para se verifica se os resíduos atendiam aos pressupostos dos testes de t ou de ANOVA. Todas as análises foram realizadas por meio do *software* R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2013).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Evapotranspiração da cultura e demais variáveis meteorológicas

As plântulas de feijão germinaram no dia 03/09/2014 (7 DAS – dias após a semeadura) e a maturidade fisiológica foi atingida no dia 17/10/2017 (51 DAS). Apesar de ser considerada como um cultivar de ciclo curto (75 dias) (CHIORATO et al., 2012), a maturação precoce das plantas deveu-se ao fato de temperaturas médias acima de 25°C terem sido registradas a partir do dia 08/10/2014 (Figura 3), fazendo com que as plantas apresentassem um encurtamento de seus ciclos.

Figura 3- Dados meteorológicos relativos ao período de condução do experimento, provenientes de estação meteorológica localizada dentro da casa de vegetação. São apresentadas a temperatura média diária (T, °C), umidade relativa do ar média diária (UR, %), evapotranspiração diária da cultura (ETcD, mm dia⁻¹), evapotranspiração acumulada da cultura no momento das imposições das restrições hídricas nas fases vegetativa e reprodutiva (ETcA, mm) e evapotranspiração acumulada da cultura durante o ciclo (ETcAT, mm). Os retângulos identificam o início do período de restrição hídrica (25 e 35 DAS – dias após a semeadura) e as avaliações de 2 dias (27 e 37 DAS), 4 dias (29 e 39 DAS) e 6 dias (31 e 41 DAS) sem irrigação nas fases reprodutivas (25-31 DAS) e reprodutiva (35-41 DAS)

A Figura 3 apresenta também as médias diárias de temperatura e umidade relativa do ar durante os períodos sem irrigação, bem como a evapotranspiração (ETc) acumulada da cultura de tais períodos por plantas do tratamento controle (T1), além da ETc acumulada da cultura durante o período de desenvolvimento da cultura e ETc diária da cultura. O valor da ETC acumulada da cultura do tratamento controle (T1) durante o ciclo de desenvolvimento da

espécie no experimento foi referente à 365,8 mm. Considerando-se tal valor como 100% da irrigação utilizada para que as plantas permanecessem na capacidade de campo, os tratamentos 2, 3, 4, 5, 6 e 7 apresentaram reduções na ETc acumulada da cultura durante o desenvolvimento das plantas na ordem de 5,4%, 11,9%, 14,9%, 5,3%, 11,6% e 16,1%, respectivamente.

4.2 Temperatura da folha

A variável temperatura da folha, mensurada através do equipamento IRGA, mostra variações entre os tratamentos com irrigação diária e os tratamentos submetidos a diferentes intervalos de irrigação. A temperatura das folhas das plantas de todos os tratamentos foi maior do que a temperatura do ar no momento da mensuração (meio dia) (Figura 4).

Figura 4- Temperaturas foliares (Tf, °C) de plantas de feijão de todos os sete tratamentos do experimento e temperatura do ar (Ta, °C), ambas mensuradas ao meio dia

Esperava-se que os tratamentos com irrigação diária (T_1), por apresentarem maior condutância estomática e transpiração (Tabelas 9 e 10), tivessem consequentemente menor temperatura foliar. Entretanto, um comportamento típico de plantas como feijão e soja chamado paraheliotropismo pode ter exercido efeito sobre o resultado, fazendo com que as plantas de feijão submetidas aos tratamentos sob estresse hídrico apresentassem menores temperaturas (Tabela 6).

De acordo com Pastenes et al. (1998), o paraheliotropismo pode ser importante para se evitar um superaquecimento das folhas e a fotoinibição em plantas de feijão. Os autores demonstraram que plantas sob tratamentos irrigados apresentaram maior condutância estomática e transpiração que as sob estresse por *deficit* hídrico. Por outro lado, as plantas dos tratamentos sob estresse apresentaram maior grau de inclinação dos trifólios, enquanto as dos tratamentos controle apresentaram-se mais abertos ao meio dia. Dessa forma, as temperaturas foliares tanto dos tratamentos controle como dos sob estresse não apresentaram diferenças significativas, levando os autores a apontarem que apesar da menor condutância estomática, o paraheliotropismo poderia ter favorecido a regulação da temperatura foliar das plantas dos tratamentos sob estresse.

Tabela 6- Temperaturas foliares (Tf, °C) de plantas de todos os sete tratamentos do experimento mensurados ao meio dia. Os valores de temperatura da folha das plantas de cada tratamento sob estresse (T₂ a T₇) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T₁) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes

Tratamento	Descrição	Tf	
T ₁	Irrigação diária	42,8	* ¹
T ₂	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	43,1	
T ₁	Irrigação diária	43,8	ns ²
T ₃	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	43,5	
T ₁	Irrigação diária	36,6	*
T ₄	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	33,8	
T ₁	Irrigação diária	33,4	*
T ₅	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	31,6	
T ₁	Irrigação diária	38,9	*
T ₆	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	35,2	
T ₁	Irrigação diária	39,3	*
T ₇	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	33,1	

¹ Diferenças significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

² Diferenças não significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

4.3 Status hídrico das plantas

Os resultados encontrados para a variável de potencial hídrico (Ψ , -MPa) das folhas apontam um comportamento variável dependendo do tratamento (Figura 5 e Tabela 7). Para as plantas dos tratamentos 2, 3, 4, 6 e 7, quando comparadas com as plantas do tratamento controle, apresentaram um Ψ igual ou superior ao último. Apenas as plantas do tratamento 5 apresentaram um Ψ menor que as plantas de T₁. Para os tratamentos com maior período sem irrigação (T₄ e T₇), as plantas apresentaram Ψ estatisticamente superior ao tratamento controle.

Figura 5- Potencial hídrico de folhas (Ψ , -MPa) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento, mensuradas ao meio dia

Ao observar-se a Figura 6 e a Tabela 8, onde são apresentados os resultados de condutância estomática (CE), pode-se compreender melhor as possíveis razões para os resultados apresentados na Tabela 7. Nota-se que logo no início da restrição hídrica (T_2 e T_5), os valores de CE ao meio dia são muito baixos, ao passo que o tratamento controle (T_1) apresenta valores altos de condutância estomática. Tal fato revela que, ao primeiro sinal de restrição hídrica, o cultivar demonstra uma característica de controle da perda de água pela folha, o que ocasiona na manutenção da turgescência da folha e resulta, deste modo, em valores maiores de potenciais hídricos quando comparados aos tratamentos com irrigação diária. Dessa forma, essa característica permite que a planta mantenha sua turgescência e se demonstre mais resistente a períodos com menores teores de umidade do solo, conferindo à mesma tolerância a períodos de *deficit* hídrico. Tal afirmação corrobora com constatação de Sinclair e Ludlow (1986) que sugeriram que baixos valores de condutância estomática são importantes para o teor de água nas folhas e, dessa forma, o grau sensibilidade dos estômatos ao teor de água no solo é um comportamento muito desejável no melhoramento de genótipos de maior tolerância ao *deficit* hídrico.

Segundo Bray (2001), a manutenção do potencial hídrico da folha em situações de baixo teor de água no solo se caracteriza como uma tolerância a seca. Tal fato pode ser resultado também de um ajuste osmótico das células do mesófilo da folha para manutenção da

turgescência, onde substâncias chamadas osmólitos (açúcares, prolina e glicina-betaína) se acumulam em tais células e aumentam a sua capacidade de absorção de água pela redução do potencial osmótico. A autora também destaca que a produção de tais substâncias é diretamente dependente do genótipo da planta, onde plantas mais tolerantes ao *deficit* hídrico podem produzir maiores quantidades tais substâncias do que plantas não tolerantes.

Tabela 7- Potencial hídrico de folhas (Ψ , MPa) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento, mensuradas ao meio dia. Os valores de potencial hídrico das folhas das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes

Tratamento	Descrição	Ψ	
T_1	Irrigação diária	-0,9	ns ¹
T_2	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	-0,9	
T_1	Irrigação diária	-1,3	* ²
T_3	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	-1,0	
T_1	Irrigação diária	-0,9	ns
T_4	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	-0,7	
T_1	Irrigação diária	-0,7	*
T_5	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	-1,0	
T_1	Irrigação diária	-1,4	*
T_6	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	-0,9	
T_1	Irrigação diária	-1,2	*
T_7	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	-0,8	

¹ Diferenças não significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

² Diferenças significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

4.4 Condutância estomática, transpiração e assimilação de carbono

Para as variáveis condutância estomática, transpiração e assimilação de carbono (fotossíntese), mensurados através de equipamento *IRGA*, observou-se variação entre as plantas do tratamento com irrigação diária (T_1) e as dos demais tratamentos (Figura 6).

Pode-se observar que os resultados de fotossíntese das plantas dos tratamentos com irrigação diária (T_1) mensurados ao meio dia corroboram com resultados encontrados por Pimentel et al. (2011), que apresenta taxas de $20 \mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para a espécie.

Figura 6- Condutância estomática (CE, $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração (T, $\text{mmol}[\text{H}_2\text{O}] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e fotossíntese (F, $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento mensuradas ao meio dia

Para essas três variáveis, houve redução significativa a partir de apenas 2 dias sem irrigação (Tabelas 8, 9 e 10). Ou seja, um pequeno período de restrição hídrica acarretou em uma redução drástica tanto na condutância estomática, como na transpiração e na assimilação de carbono. Tal fato pode ser observado também através da Figura 7, que aponta os percentuais de redução na condutância estomática, na transpiração e na fotossíntese das plantas dos tratamentos 2 a 7 quando relacionados aos valores do tratamento controle (T_1).

Valores negativos de fotossíntese também podem ser observados na Figura 6 e na Tabela 10. Tais valores negativos referentes aos tratamentos 6 e 7 demonstram que no momento da mensuração da variável, o consumo de carbono (respiração) era maior que a taxa de assimilação do mesmo, resultando em uma fotossíntese líquida negativa.

Diversos são os trabalhos que mostram os mesmos resultados encontrados neste experimento. Trujillo, Rivas e Castrillo (2013) em experimento com dois cultivares e três níveis de irrigação, observaram redução na condutância estomática das plantas de feijão submetidos a baixos teores de água no solo para ambas os cultivares. Após reidratação, as duas variedades apresentaram recuperação do parâmetro avaliado. Santos et al. (2009), em experimento com cinco diferentes cultivares de feijão e dois níveis de irrigação, observaram

reduções na condutância estomática e na taxa fotossintética para todas as variedades, com posterior restauração dos parâmetros após reidratação das plantas.

Figura 7- Porcentagens de reduções de condutância estomática (CE), transpiração (T) e fotossíntese (F) das plantas dos tratamentos T₂ ao T₄ (fase vegetativa) e dos tratamentos T₅ ao T₇ (fase reprodutiva) quando comparados ao tratamento controle (T₁)

Ramalho et al. (2013), em experimento com três cultivares de feijão e dois níveis de irrigação, observaram grande redução na fotossíntese das plantas, bem como na condutância estomática e transpiração para os três cultivares. Também Kumar et al. (2006), em experimento com cinco cultivares e dois níveis de irrigação, observaram grande redução nas mesmas três variáveis, tanto no florescimento como no enchimento de grãos em todas as cinco cultivares avaliadas. Reduções nas taxas fotossintéticas e na condutância estomática de dois cultivares de feijão sob *deficit* hídrico também foram verificadas por Lizana et al. (2006).

A redução da fotossíntese líquida em plantas em condições de baixo teor de água no solo pode ser explicada pela baixa concentração interna de CO₂, prejudicando o funcionamento da RuBisCO (CORNIC et al., 1992) ou por inibição direta das enzimas fotossintéticas como a RuBisCO (HAUPT-HERTING; FOCK, 2000) ou ATP sintase (TEZARA et al., 1999; NOGUÉS; BAKER, 2000).

Tabela 8- Condutância estomática (CE, $\text{mmol}_{[\text{H}_2\text{O}]} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas de feijão em função da fase de desenvolvimento e da irrigação (ou *deficit* hídrico) mensuradas ao meio dia. Os valores de condutância estomática das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes

Tratamento	Descrição	CE	
T_1	Irrigação diária	0,199	* ¹
T_2	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,045	
T_1	Irrigação diária	0,283	*
T_3	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,019	
T_1	Irrigação diária	0,936	*
T_4	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,018	
T_1	Irrigação diária	0,604	*
T_5	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	0,125	
T_1	Irrigação diária	0,047	*
T_6	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	0,004	
T_1	Irrigação diária	0,034	*
T_7	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	0,006	

¹Diferenças significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

Tabela 9- Transpiração (T, $\text{mmol}_{[\text{H}_2\text{O}]} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento mensuradas ao meio dia. Os valores de transpiração das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes

Tratamento	Descrição	T	
T_1	Irrigação diária	7,89	* ¹
T_2	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	2,65	
T_1	Irrigação diária	10,41	*
T_3	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	1,08	
T_1	Irrigação diária	7,70	*
T_4	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,47	
T_1	Irrigação diária	4,52	*
T_5	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	1,31	
T_1	Irrigação diária	1,90	*
T_6	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	0,14	
T_1	Irrigação diária	1,53	*
T_7	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	0,16	

¹Diferenças significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

A limitação da fotossíntese pelo fechamento estomático em situações de estresse por *deficit* hídrico é considerada um efeito primário, o qual é seguido por mudanças de adequação nas reações fotossintéticas e limitações no mesófilo foliar (CHAVES, 1991; LAWLOR, 2002; ZLATEV; YORDANOV, 2004). Entretanto, a condutância estomática pode ser o fator mais

dominante na limitação fotossintética em situações de estresse por *deficit* hídrico do que limitações não estomáticas em algumas espécies (MEDRANO et al., 2002).

Tabela 10- Fotossíntese (F , $\mu\text{mol}[\text{CO}_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento mensuradas ao meio dia. Os valores de assimilação de carbono das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes

Tratamento	Descrição	F	
T_1	Irrigação diária	8,41	* ¹
T_2	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,81	
T_1	Irrigação diária	11,20	*
T_3	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,25	
T_1	Irrigação diária	18,87	*
T_4	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	0,81	
T_1	Irrigação diária	14,58	*
T_5	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	4,12	
T_1	Irrigação diária	2,98	ns ²
T_6	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	-0,14	
T_1	Irrigação diária	0,78	ns
T_7	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	-0,06	

¹ Diferenças significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

² Diferenças não significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

4.5 Produção de etileno

Para a produção de etileno pelas plantas, pode-se observar que as plantas sob estresse hídrico não apresentaram aumento da produção do hormônio quando comparadas com as plantas do tratamento controle (T_1) (Figura 8). Tal fato pode ser observado também através da Figura 9, onde apenas as plantas do tratamento 2 apresentou produção de etileno aproximadamente 10% maior que o controle, sendo que os demais tratamentos apresentaram sempre redução de produção do hormônio quando comparados ao tratamento 1.

Na Tabela 11, pode-se observar que não houve aumento estatisticamente significativo na produção de etileno pelas plantas de nenhum dos tratamentos sob estresse por deficiência hídrica quando comparados ao tratamento controle (T_1). Para as plantas dos tratamentos T_3 , T_6 e T_7 , houve redução estatisticamente significativa da produção do hormônio em comparação com as plantas do tratamento controle. Dessa forma, não é possível apontar que haja aumento da produção de etileno em plantas de feijão sob *deficit* hídrico.

Figura 8- Produção de etileno (C₂H₄, ppm kg⁻¹ h⁻¹) de plantas de feijão de todos os tratamentos do experimento

Figura 9- Porcentagem de redução na produção de etileno (C₂H₄) das plantas dos tratamentos T₂ ao T₄ (fase vegetativa) e dos tratamentos T₅ ao T₇ (fase reprodutiva) quando comparados com o tratamento controle

Tabela 11- Produção de etileno (C_2H_4 , ppm.kg⁻¹.h⁻¹) de plantas de feijão de todos os tratamentos do experimento. Os valores de produção de etileno das plantas de cada tratamento sob estresse (T_2 a T_7) foram comparados com os valores das plantas do tratamento controle (T_1) respectivo ao dia de cada avaliação. Os tratamentos sob estresse não foram comparados entre si, uma vez que foram avaliados em dias diferentes

Tratamento	Descrição	C_2H_4	
T_1	Irrigação diária	2,69	ns ¹
T_2	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	3,01	
T_1	Irrigação diária	3,82	ns
T_3	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	2,17	
T_1	Irrigação diária	8,05	* ²
T_4	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V_6	1,28	
T_1	Irrigação diária	2,94	ns
T_5	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	2,32	
T_1	Irrigação diária	4,43	*
T_6	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	2,01	
T_1	Irrigação diária	3,09	*
T_7	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R_5	1,46	

¹ Diferenças não significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

² Diferenças significativas pelo teste de t ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$)

Esse resultado, no entanto, não é contraditório, uma vez que na literatura não existem resultados que apontem uma consistente resposta no que se refere ao real comportamento desse hormônio em plantas sob estresse por deficiência hídrica. Morgan et al. (1990) também demonstraram que não há aumento do hormônio em plantas submetidas a baixos teores de água no solo. Os autores avaliaram as trocas gasosas de plantas de feijão em um sistema fechado e mensuraram os níveis de etileno da atmosfera gasosa do sistema. Nem durante o período sob estresse, e tampouco após a reidratação, as plantas apresentaram aumento nos níveis de etileno.

A mesma situação também foi observada para outras espécies de plantas. Em trigo, Narayana, Lalonde e Saini (1991) mostraram que também não houve aumento da produção de etileno em plantas sob baixos teores de água no solo e que em algumas situações, pode até mesmo haver redução na capacidade de produção de etileno nas plantas submetidas a baixos potenciais hídricos.

Ainda segundo Narayana, Lalonde e Saini (1991), a metodologia utilizada influencia altamente o resultado da produção de etileno. Quando se analisou a produção de etileno em plantas dentro de um sistema fechado ou se retirou discos de folhas de plantas sob *deficit* hídrico, os resultados não apontaram aumento na produção de etileno pela planta. Entretanto, quando se utilizou metodologia descrita por Wright (1977), que consiste na retirada de discos

de folhas de plantas em condições ótimas de teor de água no solo e se desidrata tais discos para simulação do estresse por *deficit* hídrico, é verificado então aumento nos níveis de produção do hormônio.

Uma das possíveis explicações para o decréscimo dos teores de etileno em plantas sob estresse por *deficit* hídrico é inibição da produção de ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico, precursor do hormônio) pela produção de ácido abscísico (ABA) (HOFFMAN et al., 1982).

Sharp (2002), em uma revisão sobre o assunto, apontou que o ABA endógeno poderia desempenhar importante função na inibição da produção de etileno, resultando na manutenção do crescimento da raiz e da parte aérea de plantas sob estresse. Spollen et al. (2000), em experimento com plântulas mutantes de milho que eram deficientes na produção de ABA, observaram que as mesmas apresentaram altas taxas de produção de etileno quando em estresse por *deficit* hídrico, e consequentemente possuíam morfologia distinta do sistema radicular. Por outro lado, a aplicação exógena de ABA nas plântulas mutantes restaurava a normalidade das raízes e inibia o efeito do etileno.

4.6 Componentes de produção e produtividade

Para os componentes de produção (massa de grãos, número de vagens por planta e número de grãos por vagem), pode-se observar que não houve diferença estatisticamente significativas (Tabela 12). Em relação à produtividade por planta, em razão de não ter havido nenhuma diferença estatística entre os tratamentos para componentes de produção, consequentemente também não houve diferenças significativas entre os tratamentos sob estresse por *deficit* hídrico quando comparados entre si e com o controle com irrigação diária (Tabela 13).

Tabela 12- Massa de grãos (M_G , g.grão⁻¹), número de vagens por planta (V_P , vagens.planta⁻¹) e número de grãos por vagem (G_V , grão.vagem⁻¹) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento ao final do ciclo. Os resultados de todos os tratamentos foram comparados entre si

T	Descrição	M_G		V_P		G_V	
T ₁	Irrigação diária	0,064	ns	2,7	ns	2,3	ns ¹
T ₂	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	0,047		3,8		2,2	
T ₃	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	0,057		2,8		1,0	
T ₄	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	0,049		1,6		0,7	
T ₅	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,041		3,1		1,9	
T ₆	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,062		1,9		2,4	
T ₇	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,044		2,7		1,0	

¹ Diferenças não significativas pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$).

Tabela 13- Produtividade de grãos (P, g.planta⁻¹) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento ao final do ciclo. Os resultados de todos os tratamentos foram comparados entre si

Tratamento	Descrição	P (g.planta ⁻¹)	
T ₁	Irrigação diária	0,440	ns ¹
T ₂	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	0,387	
T ₃	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	0,149	
T ₄	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico V ₆	0,088	
T ₅	2 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,283	
T ₆	4 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,258	
T ₇	6 dias sem irrigação a partir do estágio fenológico R ₅	0,198	

¹ Diferenças não significativas pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5% ($\alpha=0,05$).

Considerando-se a produção de T₁ como 100%, observa-se redução gradativa de produtividade, onde os maiores decréscimos em V₅ e R₆ ocorreram no tratamento com 6 dias sem irrigação (Figura 10). Os resultados apontam que, conforme descrito pelo mantenedor do material genético, o cultivar apresentou tolerância a períodos de seca e não houve prejuízo na produtividade devido ao estresse por *deficit* hídrico.

Gallegos e Shibata (1989) demonstraram comportamentos distintos de cultivares de feijão sob *deficit* hídrico em duas safras seguidas. Na safra de 1981, a falta de irrigação por 15 dias em dois diferentes cultivares de feijão levou a reduções significativas de produtividade, massa de sementes, sementes por vagem e vagens por planta. Já em 1982, os autores verificaram um comportamento diferente do ano anterior, onde houve somente redução estatisticamente significativa ao comparar-se os tratamentos sob estresse com o tratamento controle na variável produtividade, mas não houve diferença significativa para vagens por planta, sementes por vagem e massa média de semente entre os tratamentos para nenhuma dos três cultivares testados nessa safra.

Boutraa e Sanders (2001) também observaram diferenças em componentes de produção e produtividade de duas variedades de feijão testadas. As plantas dos tratamentos que receberam menor quantidade de água apresentaram menor produtividade, vagens por planta e sementes por vagem, mas não apresentaram diferenças em relação à massa média de sementes.

Figura 10- Produtividade de grãos (P, g.planta⁻¹) de plantas de feijão pertencentes aos tratamentos do experimento ao final do ciclo

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho apresentou a primeira caracterização fisiológica e hormonal do cultivar IAC Imperador, o qual foi lançado em 2012 e já é um dos cultivares mais utilizados em Estados como o Paraná. Tais resultados apontaram para o fato de que o cultivar realmente apresenta características desejáveis para tolerância à períodos de veranico, validando a hipótese do trabalho e dos melhoristas responsáveis pela criação da cultivar, e auxiliando na divulgação deste novo genótipo que pode ser uma opção para cultivo de feijão em condição de sequeiro.

Diversos são os trabalhos com descrições completas e aprofundadas sobre o comportamento de variáveis fotossintéticas de feijão sob estresse por *deficit* hídrico. Este estudo demonstrou resultados de tais variáveis para esse cultivar (descrita como tolerante à seca) muito similares aos resultados obtidos em outros cultivares disponíveis na literatura. Contudo, os decréscimos de assimilação de carbono observados durante os três períodos sem irrigação não parecem serem oriundos de efeitos não-estomáticos irreversíveis, como degeneração do aparato fotossintético, por exemplo. Dessa forma, após a irrigação, houve normalização das atividades funcionais de assimilação de carbono pela planta, não resultando em perdas na produção.

Entretanto, chama a atenção os resultados de produção de etileno obtidos no experimento. Apesar de existirem diversos trabalhos na literatura sobre a redução ou o não aumento da produção do hormônio em plantas de feijão sob estresse por *deficit* hídrico, também é possível encontrar vários artigos onde se mostra resultados de aumento de produção de etileno em plantas dessa espécie submetidas ao estresse. Contudo, ainda não há informações contundentes sobre os possíveis motivos para a causa da redução da produção de etileno em plantas sob estas condições. Assim, demonstra-se a necessidade de que mais estudos sejam realizados para determinar as possíveis causas da redução do etileno em plantas sob condições de estresse por *deficit* hídrico.

6 CONCLUSÕES

O cultivar IAC Imperador demonstrou características importantes para tolerância ao *deficit* hídrico e apresentou bom desenvolvimento durante seu ciclo, mesmo quando submetido a períodos com baixos teores de água no solo.

Um curto período sem irrigação já acarreta em perdas de assimilação de carbono, uma vez que houve redução da condutância estomática, transpiração e taxa fotossintética a partir de dois dias sem irrigação.

Não se verificou aumento nas taxas de etileno produzidas pelas plantas de feijão quando submetidas aos tratamentos de estresse hídrico. As plantas que foram submetidas aos maiores períodos sem irrigação (T₄ e T₇, ou seja, 6 dias sem irrigação) apresentaram reduções nos níveis de etileno quando comparadas às plantas dos tratamentos com irrigação diária.

Não houve diferença quanto aos componentes de produção e tampouco quanto à produtividade da cultura de feijão entre os tratamentos.

O cultivar IAC Imperador apresentou características que o torna menos sensível à deficiência hídrica, podendo ser uma alternativa a produtores de feijão em cultivo de sequeiro.

REFERÊNCIAS

- AHARONI, N. Relationship between leaf water status and endogenous ethylene in detached leaves. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 61, p. 658-662, 1978.
- APELBAUM, A; YANG, S.F. Biosynthesis of stress ethylene induced by water deficit. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 68, p. 594-596, 1981.
- BOUTRAA, T; SANDERS, F.E. Influence of water stress on grain yield and vegetative growth of two cultivars of bean (*Phaseolus vulgaris*). **Journal of Agronomy and Crop Science**, Hoboken, v. 187, p. 251-257, 2001.
- BRAY, E.A. Plant response to water-deficit stress. **Encyclopedia of Life Science**, Nova Iorque, v. 1, p. 1-5, 2001.
- CEPAGRI: Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura. Campinas, 2015.
Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outrasinformacoes/clima_muni_297.html>. Acesso em: 13 jun. 2015.
- CHAVES, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, p. 1-16, 1991.
- CHAVES, M.M; PEREIRA, J.S; MAROCO, J; RODRIGUES, M.L; RICARDO, C.P.P; OSORIO, M.L; CARVALHO, I; FARIA, T; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p. 907-916, 2002.
- CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL. **Annual Report of Bean Breeding**, Cali, v.1, p. 47-67, 1976.
- CHIORATO, A.F; CARBONELL, S.A.M; CARVALHO, C.R.L.; BARROS, V.L.N.P; BORGES, W.L.B; TICELLI, M; GALLO, P.B; FINOTO, E.L; SANTOS, N.C.B. IAC Imperador: early maturity “carioca” bean cultivar. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 12, p. 297-300, 2012.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos**. Décimo segundo levantamento. Brasília, 139 p. 2015.
- CORNIC, G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: BAKER, N.R.; BOYER, J.R. (Ed.), **Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field**. Milton Park: Bios Scientific Publishers, 1994. p. 297-313.
- CORNIC, G; GHASHGHAIE, J; GENTY, B; BRIANTAIS, J.M. Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. **Photosynthetica**, Praha, v. 27, p. 295-309, 1992.
- EL-BELTAGY, A.S; HALL, M.A. Effect of water stress upon endogenous ethylene levels in *Vicia faba*. **New phytologist**, Londres, v. 6, p. 175-180. 1974.

FANCELLI, A.L; DOURADO NETO, D. Estresses de agua e temperatura na cultura do feijão. In: FANCELLI, A.L; DOURADO NETO, D. (Ed.) **Feijão irrigado: estratégias básicas de manejo**. Piracicaba: Publique, 1999. p. 155-169.

FERNÁNDEZ, F; GEPTS, P; LÓPEZ, G.M. Etapas de desarrollo de la planta de frijole común. **Centro Internacional de Agricultura Tropical**, Cali, v. 26, p. 1-5. 1982.

FLEXAS, J; RIBAS-CARBO, M; BOTA, J; GALMES, J; HENKLE, M; MARTINEZ-CANELLAS, S; MEDRANO, H. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. **New Phytologist**, Londres, v. 172, p. 73-82, 2006.

GALLEGOS, J.A.A; SHIBATA, J.K. Effect of water stress on growth and yield of indeterminate dry-bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. **Field Crops Research**, Amsterdã, v. 20, p. 81-93. 1989.

GEPTS, P; D. DEBOUCK. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: VAN SCHOONHOVEN, A.; VOYSEST, O. (Ed.), **Common bean: Research for crop improvement**. Cali: CIAT, 1991. p. 7-53.

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

GRAHAM, P.H; ROSAS, J.C. Nodule development and nitrogen fixation in cultivars of *Phaseolus vulgaris* as influenced by planting density. **Journal of Agricultural Science**, Londres, v. 90, p. 19-29, 1978.

GRASSI, G; MAGNANI, F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 28, p. 834-849, 2005.

GROSS, Y; KIGEL, J. Differential sensitivity to high temperature stages in the reproductive development of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Field Crops Research**, Amsterdã, v. 36, p. 11, 1994.

HAUPT-HERTING, S; FOCK, H.P. Exchange of oxygen and its role in energy dissipation during drought stress in tomato plants. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 110, p. 489-495, 2000.

HOFFMAN, N.E; YANG, S.F; MCKEON, T. Identification of 1-(malonylamino)cyclopropane-1-carboxylic acid as a major conjugate of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor in higher-plants. **Biochemistry and Biophysics Research Communication**, Nova Iorque, v. 104, p. 765-770, 1982.

HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 24, p. 519-570, 1973.

JIA, Y; GRAY, V.M. Interrelationships between nitrogen supply and photosynthetic parameters in *Vicia faba* L. **Photosynthetica**, Praha, v. 41, p. 605-610, 2003.

JONES, H.G. **Plants and microclimate**. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 423 p.

KANECHI, M; KUNITOMO, E; INAGAKI, N; MAEKAWA, S. Water stress effects on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis in sunflower leaves. In: MATHIS, P (Ed.). **Photosynthesis: from Light to Biosphere**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. v. 1, p. 597-600.

KAPLAN, L. Archeology and domestication in American *Phaseolus* beans. **Economy Botany**, Baltimore, v. 19, p. 10, 1965.

KAPLAN, L; KAPLAN, L.N. *Phaseolus* in archeology. In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic resources of *Phaseolus*: Their maintenance, domestication, evolution and utilization**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 125-142.

KLASSEN, S.P; BUGBEE, B. Ethylene synthesis and sensitivity in crop plants. **Hortscience**, Alexandria, v. 39, p. 1546-1552, 2004.

KUMAR, A; OMAE, H; EGAWA, Y; KASHIWABA, K; SHONO, M. Influence of irrigation level, growth stages and cultivars on leaf gas exchange characteristics in snap bean (*Phaseolus vulgaris*) under subtropical environment. **Japan Agricultural Research Quarterly**, Tóquio, v. 41, p. 201-206, 2006.

LAUER, M.J; BOYER, J.S. Internal CO₂ measured directly in leaves – abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 98, p. 1310-1316, 1992.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p. 871-885, 2002.

LAWLOR, D.W. The effects of water deficit on photosynthesis. In: SMIRNOFF, N. (Ed.): **Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation**. Milton Park: Bios Scientific Publishers, 1995. p. 129-160.

LAWLOR, D.W. Water stress-induced changes in photosynthesis, photorespiration, respiration and CO₂ compensation concentration of wheat. **Photosynthetica**, Praha, v. 10, p. 378-387, 1976.

LAWLOR, D.W; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 25, p. 275-294, 2002.

LEVITT, J. Stress terminology. In: TURNER, N.C.; KRAMER, P.J. (Ed.), **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. Nova Iorque: Wiley-Interscience, 1982. p. 437-439.

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

- MCMICHAEL, B.L; JORDAN, W.R; POWELL, R.D. An effect of water stress on ethylene production by intact cotton petioles. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 49, p.658-660, 1972.
- MCMICHAEL, B.L; JORDAN, W.R; POWELL, R.D. Abscission processes in cotton: induction by plant water deficit. **Agronomy Journal**, Madison, v. 65, p. 202-204, 1973.
- MEDRANO, H; ESCALONA, J. M; BOTA, J; GIULIAS, J; FLEXAS, J. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, p. 895-905, 2002.
- MORGAN, P.W; DREW, M.C. Ethylene and plant responses to stress. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 100, p. 620-630, 1997.
- MORGAN, P.W; HE, C.J; DEGREEF, J.A; DEPROFT, M.P. Does water deficit stress promote ethylene synthesis by intact plants. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 94, p. 1616-1624, 1990.
- NARAYANA, I; LALONDE, S; SAINI, H.S. Water-stress-induced ethylene production in wheat - a fact or artifact. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 96, p. 406-410, 1991.
- NOGUÉS, S; BAKER, N.R. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, p. 1309-1317, 2000.
- PASTENES, C; PORTER, V.H; BAGINSKY, C; HORTON, P. Photosynthetic responses of beans to water stress in the field. In: GARAB, G (Ed.). **Photosynthesis: Mechanisms and Effects**. Budapest: Springer Science, 1998. v.1-5, p. 2561-2564.
- PIMENTEL, C; OLIVEIRA, R.F; RIBEIRO, R.V; SANTOS, M.G; MACHADO, E.C. Photosynthetic characteristics of *Phaseolus vulgaris* L. **Hoehnea**, São Paulo, v. 38, p. 273-279, 2011.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Viena: R Foundation for Statistical Computing, 2013.
- RAMALHO, J.C; ZLATEV, Z.S; LEITAO, A.E; PAIS, I.P; FORTUNATO, A.S; LIDON, F.C. Moderate water stress causes different stomatal and non-stomatal changes in the photosynthetic functioning of *Phaseolus vulgaris* L. genotypes. **Plant Biology**, Nova Iorque, v. 16, p. 133-146, 2013.
- RAMALHO, J.C; LAURIANO, J.A; NUNES, M.A. Changes in photosynthetic performance of *Ceratonia siliqua* in summer. **Photosynthetica**, Praha, v. 38, p. 393-396, 2000.
- REYNOLDS-HENNE, C.E; LANGENEGGER, A; MANI, J; SCHENK, N; ZUMSTEG, A; FELLER, U. Interactions between temperature, drought and stomatal opening in legumes. **Environmental Experimental Botany**, Oxford, v. 68, p. 37-43, 2010.
- RIBEIRO, R.V; SANTOS, M.G; SOUZA, G.M; MACHADO, E.D; OLIVEIRA, R.F; ANGELOCCI, L.R; PIMENTEL, C. Environmental effects on photosynthetic capacity of bean genotypes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 39, p. 615-623, 2004.

- SANTOS, M. G; RIBEIRO, R. V; MACHADO, E. C; PIMENTEL, C. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common vean genotypes under mild water deficit. **Biologia Plantarum**, Praha, v. 53, p. 229-236, 2009.
- SCHOLANDER, P.F; HAMMEL, H.T; BRASTREET, E.D; HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, Nova Iorque, v. 148, p. 339-346, 1965.
- SHANGGUAN, Z; SHAO, M; DYCKMANS, J. Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 154, p. 753-758, 1999.
- SHARP, R.E. Interaction with ethylene: changing views on the role of abscisic acid in root and shoot growth responses to water stress. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 25, p. 211-222, 2002.
- SINCLAIR, T. R; LUDLOW, M. M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 13, p. 329-341, 1986.
- SOUZA, A. R; LIMA, M.D.B. Influência da supressão da irrigação em estádios de desenvolvimento do feijoeiro cv. Carioca comum. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 26, p. 550-557, 2010.
- SPOLEN, W.G; LENOBLE, M.E; SAMUELS, T.D; BERNSTEIN, N; SHARP, R.E. Absciscic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 122, p. 967-976, 2000.
- TAIZ, L; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2006. 764 p.
- TEZARA, W; LAWLOR, D.W. Effects of water stress on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. In: MATHIS, P (Ed.): **Photosynthesis: from Light to Biosphere**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. v. 4, p. 625-628.
- TEZARA, W; MITCHELL, V.J; DRISCOLL, S.D; LAWLOR, D.W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, Nova Iorque, v. 401, p. 914-917, 1999.
- THOLEN, D; PONS, T.L; VOESENEK, L.A.C.J; POORTER, H. The role of ethylene perception in the control of photosynthesis. **Plant Signaling Behavior**, Filadelfia, v. 3, p. 1, 2008.
- TRUJILLO, I; RIVAS, M; CASTRILLO, M. Leaf recovery responses during rehydration after water deficit in two vean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars. **Journal of Plant Interaction**, Milton Park, v. 8, p. 360-369, 2013.
- VIEIRA, C. **A cultura do feijão**. 2^a ed. Viçosa: Imprensa Universitária, Universidade Federal de Viçosa, 1983. 146 p.
- WHITE, J.W; KORNEGAY, J; CAJIAO, C. Inheritance of temperature sensitivity of the photoperiod response in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Dordrecht, v. 91, p. 5-8, 1996.

WISE, R.R; ORTIZLOPEZ, A; ORT, D.R. Spatial-distribution of photosynthesis during drought in field-grown and acclimated and nonacclimated growth chamber-grown cotton. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 100, p. 26-32, 1992.

WRIGHT, S.T.C. The relationship between leaf water potential and the levels of abscisic acid and ethylene in excised wheat leaves. **Planta**, Berlim, v. 134, p. 6, 1977.

XU, C.C; QI, Z. Effect of drought on lipoxygenase activity, ethylene and ethane in leaves of soybean plants. **Acta Botanica Sinica**, Nova Iorque, v. 35, p. 6, 1993.

YORDANOV, I.; VELIKOVA, V.; TSONEV, T. Plant responses to drought and stress tolerance. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, Sofia, v. 19, p. 27-31, 2003.

ZLATEV, Z.; YORDANOV, I. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in common bean plants. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, Sofia, v. 30, p. 15, 2004.

ANEXOS

ANEXO A

Figura 11- Casa de vegetação do Laboratório de Plantas Sob Estresse da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (Esalq) da Universidade de São Paulo (USP), local onde foi instalado o experimento

ANEXO B

Figura 12- Datalogger instalado dentro da casa de vegetação para mensuração de temperatura e umidade do ambiente durante a condução do experimento

ANEXO C

Figura 13- Coleta de solo utilizado no experimento em área agricultável do Departamento de Produção Vegetal (LPV) da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (Esalq) da Universidade de São Paulo (USP)

ANEXO D

Figura 14- Procedimento de peneiramento do solo coletado em área agricultável para posterior mistura com areia para formação do substrato utilizado no experimento

ANEXO E

Figura 15- Câmara de Scholander (a direita) e *IRGA* (a esquerda) utilizados nas avaliações de potencial hídrico da folha e variáveis fotossintéticas, respectivamente

ANEXO F

Figura 16- Cilindro para corte de discos de folhas e tubos plásticos de centrifugação de fundo cônico de 15 mL com tampas seladas com silicone utilizados na avaliação de produção de etileno