

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO – IF GOIANO - CÂMPUS RIO VERDE PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROQUÍMICA Rodovia Sul Goiana, km 01, Zona Rural – Rio Verde - GO CEP: 75.901-970. Fones: (64) 3620-5643. Fax: (64) 3620-5640

LEGADO DA SECA NA SOJA: QUAL O ALCANCE DA MEMÓRIA INTERGERACIONAL NA TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO?

Autor: João Vitor Ferreira dos Santos Silva Orientadora: Dr^a. Fernanda dos Santos Farnese Coorientador: Dr. Roberto Gomes Vital Coorientador: Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva

RIO VERDE – GO Fevereiro - 2025



INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO – IF GOIANO - CÂMPUS RIO VERDE PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROQUÍMICA Rodovia Sul Goiana, km 01, Zona Rural – Rio Verde - GO CEP: 75.901-970. Fones: (64) 3620-5643. Fax: (64) 3620-5640

LEGADO DA SECA NA SOJA: QUAL O ALCANCE DA MEMÓRIA INTERGERACIONAL NA TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO?

Mestrando: João Vitor Ferreira dos Santos Silva Orientadora: Dr^a. Fernanda dos Santos Farnese Coorientador: Dr. Roberto Gomes Vital Coorientador: Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva

Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM AGROQUÍMICA, ao Programa de Pós-Graduação em Agroquímica do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde – Área de concentração: Agroquímica Ambiental.

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema Integrado de Bibliotecas do IF Goiano - SIBi

S586	Silva, João Vitor Ferreira dos Santos LEGADO DA SECA NA SOJA: QUAL O ALCANCE DA MEMÓRIA INTERGERACIONAL NA TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO? / João Vitor Ferreira dos Santos Silva. Rio Verde 2025.
	53f. il.
	Orientadora: Prof ^a . Dra. Fernanda dos Santos Farnese. Coorientador: Prof. Dr. Roberto Gomes Vital. Dissertação (Mestre) - Instituto Federal Goiano, curso de 0231034 - Mestrado em Agroquímica - Rio Verde (Campus Rio Verde). 1. Estresse hídrico. 2. Resiliência vegetal. 3. Produtividade agrícola. 4. Ciências Agrárias. 5. Agroquímica. I. Título.



TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610, de 19 de fevereiro de 1998, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano a disponibilizar gratuitamente o documento em formato digital no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

IDENTIFICAÇÃO DA PRODUÇÃO TÉCNICO-CIENTÍFICA

Tese (doutorado) Dissertação (mestrado) Monografia (especialização) TCC (graduação)

Produto técnico e educacional - Tipo:

Artigo científico Capítulo de livro Livro Trabalho apresentado em evento

Matrícula:

Título do trabalho:

Nome completo do autor:

RESTRIÇÕES DE ACESSO AO DOCUMENTO

Documento confidencial: Não Sim, justifique:

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano:/O documento está sujeito a registro de patente?SimNãoO documento pode vir a ser publicado como livro?SimNão

DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA

O(a) referido(a) autor(a) declara:

• Que o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;

• Que obteve autorização de quaisquer materiais inclusos no documento do qual não detém os direitos de autoria, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;

• Que cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

Local	, , Data
Joan Viton Legouina, up Jonto Siho Assinatura do autor e/ou detentor dos direitos autoralis Febrando, S. Enerce	

Ciente e de acordo:

Assinatura do(a) orientador(a)



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Declaração nº 20/2025 - SREPG/CMPR/CPG-RV/DPGPI-RV/CMPRV/IFGOIANO

PRÓ-REITORIA DE PESQUISA, PÓS-GRADUAÇÃO E INOVAÇÃO

ATA Nº/117

BANCA EXAMINADORA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Aos vinte e sete dias do mês de fevereiro do ano de dois mil e vinte e cinco, às 09h00min (nove horas), reuniram-se os componentes da banca examinadora em sessão pública realizada por videoconferência, para procederem a avaliação da defesa de Dissertação, em nível de mestrado, de autoria de JOÃO VITOR FERREIRA DOS SANTOS SILVA, discente do Programa de Pós-Graduação em Agroquímica do Instituto Federal Goiano - Campus Rio Verde. A sessão foi aberta pela presidente da Banca Examinadora, Prof.^a Dr.^a Fernanda dos Santos Farnese, que fez a apresentação formal dos membros da Banca. A palavra, a seguir, foi concedida ao autor para, em 30 min., proceder à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu o examinado, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se a avaliação da defesa. Tendo-se em vista as normas que regulamentam o Programa de Pós-Graduação em Agroquímica, e procedidas às correções recomendadas, a Dissertação foi APROVADA, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de MESTRE (a) NO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROQUÍMICA, na área de concentração em Agroquímica, pelo Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do PPGAq da versão definitiva da Dissertação, com as devidas correções. Assim sendo, a defesa perderá a validade se não cumprida essa condição, em até 60 (sessenta) dias da sua ocorrência. A Banca Examinadora recomendou a publicação dos artigos científicos oriundos dessa dissertação em periódicos após procedida as modificações sugeridas. Cumpridas as formalidades da pauta, a presidência da mesa encerrou esta sessão de defesa de Dissertação de Mestrado, e para constar, foi lavrada a presente Ata, que, após lida e achada conforme, será assinada eletronicamente pelos membros da Banca Examinadora.

Membros da Banca Examinadora

Nome	Instituição	Situação no Programa
Fernanda dos Santos Farnese	IF Goiano - Campus Rio Verde	Presidente
Leticia Ferreira de Sousa	IF Goiano - Campus Rio Verde	Membro externo
Roberto Gomes Vital	IF Goiano - Campus Rio Verde	Membro interno
Fabia Barbosa da Silva	IF Goiano - Campus Rio Verde	Membro externo

Documento assinado eletronicamente por:

- Fernanda dos Santos Farnese, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO, em 27/02/2025 11:01:23.
- Leticia Ferreira de Sousa, 2023202344060002 Discente, em 27/02/2025 15:10:13.
- Roberto Gomes Vital, 2023102343860002 Discente, em 28/02/2025 20:07:05.
- Fabia Barbosa da Silva, 2020202341360019 Discente, em 16/04/2025 16:29:18.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 26/02/2025. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/ e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 681017 Código de Autenticação: 2041fa639a



INSTITUTO FEDERAL GOIANO Campus Rio Verde Rodovia Sul Goiana, Km 01, Zona Rural, 01, Zona Rural, RIO VERDE / GO, CEP 75901-970 (64) 3624-1000

"With great power comes great responsibility" Stan Lee

"The world we observe is merely an appearance; in reality, it does not even exist" Erwin Schrödinger

AGRADECIMENTOS

Quero agradecer a Deus por me dar forças, sabedoria e dedicação para correr atrás desse sonho. Foram inúmeras as vezes em que pensei em parar e desistir, pois essa realidade parecia estar fora do meu alcance.

Gostaria de agradecer aos meus familiares, que acreditaram neste sonho, me auxiliaram e ajudaram a superar momentos difíceis. Agradeço especialmente aos meus pais, Vanúbia Ferreira dos Santos Vieira e Leandro de Abreu Silva, e aos meus avós, Joacir Ferreira dos Santos e Valdevino Caixeta dos Santos, que sempre me apoiaram e foram meu porto seguro durante anos. Meus agradecimentos também às minhas irmãs, Eduarda Ferreira dos Santos Vieira e Geovana Ferreira Galvão, e em especial à minha prima, Isadora Silva Fonseca.

À minha orientadora, Dr^a. Fernanda dos Santos Farnese, pela orientação e confiança, e aos meus coorientadores, Dr. Roberto Gomes Vital e Dr. Paulo Eduardo de Menezes Silva, pelo apoio e ajuda durante a execução deste trabalho, deixo meu profundo agradecimento.

Gostaria de fazer um agradecimento especial ao Jober Condé Evangelista Freitas e ao Roberto Gomes Vital pela amizade, ajuda e cumplicidade. Pelos momentos de descontração e acolhimento, sem vocês, jamais teria conseguido realizar este trabalho.

Agradeço também ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Laboratório de Estudos Aplicados em Fisiologia Vegetal (LEAF) do IF Goiano, pelos materiais, reagentes e equipamentos necessários para a condução do trabalho, supervisionado pelos professores Drs. Fernanda dos Santos Farnese e Paulo Eduardo de Menezes Silva.

Por fim, agradeço aos meus grandes amigos de caminhada acadêmica, Gabriel, Victor Hugo e Ian. Aos meus colegas de profissão, Kamila, Elisa, Joviane e Leonardo, que sempre me incentivaram durante essa jornada dupla de trabalhar e realizar este grande projeto. Um agradecimento especial também aos meus amigos Sebastião, Andressa, Murilo e Matheus, pelo apoio constante.

Agradeço às fundações de amparo à Pesquisa, as quais financiaram o presente estudo e permitiram sua execução, financiando equipamentos, reagentes e bolsas: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Goiás – Fapeg (202310267000543 e 202310267001375), Capes (bolsa - 88887.833351/2023-00), CNPq (401043/2024-0) e IF Goiano/PROPPI (Edital 19/21).

BIOGRAFIA DO AUTOR

João Vitor Ferreira dos Santos Silva, filho de Vanúbia Ferreira dos Santos Vieira e Leandro de Abreu Silva, nasceu em 21 de fevereiro de 2000, na cidade de Iporá, Goiás. Graduou-se em Licenciatura em Química pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde, em 2022. Em março de 2023, ingressou no Programa de Pós-Graduação em Agroquímica, nível Mestrado, no Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde, sob a orientação da Dra. Fernanda dos Santos Farnese e coorientação dos Drs. Roberto Gomes Vital e Paulo Eduardo de Menezes Silva, na linha de pesquisa em Agroquímica Ambiental.

1	INTR	ODUÇÃO	14
2	Mater	ial e métodos	17
	2.1 (Geração parental	19
	2.2	Geração F1	
	2.3	Geração F2	
3	Anális	ses	
	3.1.1	Trocas gasosas	
	3.1.2	Potencial hídrico (Ψ _w)	
	3.1.3	Condutividade hidráulica de planta (K _{plant})	
	3.1.4	Condutividade hidráulica foliar (K _{leaf})	24
	3.1.5	Condutividade hidráulica do caule (K _{stem})	24
	3.1.6	Curvas pressão-volume	24
	3.1.7	Conteúdo de água do caule, raiz e folha	
	3.1.8	Análises Bioquímicas	
	3.1.9	Caracterização estomática	
	3.1.10	Potencial osmótico foliar	
	3.1.11	Análises estatísticas	
4	Resul	tados	27
	4.1 (Geração parental	27
	4.2 (Geração F1	
	4.2.1	Potencial hídrico (Ψ _w)	
	4.2.2	Trocas gasosas	
	4.2.3	Condutividade hidráulica do caule (K _{stem}), folha (K _{leaf}) e planta (K _{plant})	
	4.2.4	Curvas pressão-volume	
	4.2.5	Caracterização estomática	
	4.2.6	Massa seca raiz e folhas	
	4.2.7	Conteúdo de água, caule e raiz	
	4.2.8	Dados Bioquímicos	
	4.2.9	Potencial osmótico	39
	4.3 1	Parâmetros fisiológicos geração F2	39
5	Discu	ssão	41
	5.1 I	mpacto de ciclos de seca na geração parental (P)	41
	5.2 N	Memória intergeracional na soja	
6	Concl	usões	46
7	REFE	RÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS

Figura 01. A imagem representa os diferentes tratamentos aplicados às plantas de soja ao longo de três gerações (Parental, F1 e F2). Na geração parental (P), os tratamentos foram: T1 – Controle (CT), com plantas irrigadas a 100% da capacidade de campo; T2 – Déficit hídrico (1DH), com plantas submetidas ao déficit hídrico (35% da capacidade de campo) no estágio V5; e T3 – Déficit hídrico (2DH), com déficit hídrico em dois estágios (V5 e R5). Na geração F1, derivada das sementes da geração parental, os tratamentos foram: T1 – CTCT, com plantas irrigadas em ambas as gerações (P e F1); T2 – DHCT, com déficit hídrico apenas na geração parental; T3 – CTDH, com déficit hídrico apenas na geração f1; e T4 – DHDH, com déficit hídrico nas duas gerações (P e F1). Para a geração F2, originada das sementes da geração F1, os tratamentos aplicados foram: T1 – CTCTCT, com irrigação total em todas as gerações (P, F1 e F2); T2 – DHCTCT, com déficit hídrico apenas na geração parental; T3 – DHDHCT, com déficit hídrico nas gerações parental e F1; T4 – CTDHCT, com déficit hídrico na geração F1; e T4 – DHDH, com déficit hídrico nas gerações parental e F1; T4 – CTDHCT, com déficit hídrico apenas na gerações parental e F1; T4 – CTDHCT, com déficit hídrico nas gerações parental e F1; T4 – CTDHCT, com déficit hídrico na geração F1; T5 – DHCTDH, com déficit hídrico nas gerações parental e F2; T6 – CTCTDH, com déficit hídrico apenas na geração F2; T7 – CTDHDH, com déficit hídrico nas gerações F1 e F2; e T8 – DHDHDH, com déficit hídrico em todas as três gerações (P, F1 e F2).

Figura 02. A imagem apresenta o delineamento experimental da geração parental (P), com três tratamentos distintos. No Tratamento 1 (T1) – Controle (CT), as plantas foram irrigadas regularmente, mantendo cerca de 100% da capacidade de campo durante todo o ciclo. No Tratamento 2 (T2) – Déficit hídrico (1DH), as plantas foram submetidas a um ciclo de déficit hídrico, reduzindo a irrigação a 35% da capacidade de campo no estágio vegetativo V5. Já no Tratamento 3 (T3) – Déficit hídrico (2DH), as plantas enfrentaram dois ciclos de seca, com irrigação reduzida a 35% da capacidade de campo nos estágios V5 e reprodutivo R5. Este delineamento permite avaliar as respostas fisiológicas e estruturais das plantas de soja em diferentes condições de disponibilidade hídrica.

Figura 03. A imagem apresenta o delineamento experimental da geração F1, cujas plantas foram originadas das sementes da geração parental e submetidas a diferentes condições hídricas. No Tratamento 1 (T1) – CTCT, as plantas foram irrigadas regularmente, mantendo cerca de 100% da capacidade de campo em ambas as gerações (Parental e F1). No Tratamento 2 (T2) – DHCT, as plantas passaram por déficit hídrico apenas na geração parental, sendo irrigadas normalmente na geração F1. Já no Tratamento 3 (T3) – CTDH, as plantas foram irrigadas durante a geração parental, mas submetidas a déficit hídrico (35% da capacidade de campo) na geração F1. Por fim, no Tratamento 4 (T4) – DHDH, as plantas foram submetidas ao déficit hídrico nas duas gerações (Parental e F1), passando por condições de baixa disponibilidade de água durante todo o experimento. Este delineamento permite avaliar como o histórico de seca em gerações anteriores afeta a resposta das plantas na geração seguinte.

Figura 04. A imagem ilustra o delineamento experimental aplicado às plantas da geração F2, originadas das sementes da geração F1. No Tratamento 1 (T1) – CTCTCT, as plantas foram irrigadas regularmente, mantendo cerca de 100% da capacidade de campo em todas as gerações (P, F1 e F2). No Tratamento 2 (T2) – DHCTCT, as plantas passaram por déficit hídrico somente na geração parental, sendo irrigadas nas gerações F1 e F2. O Tratamento 3 (T3) – DHDHCT envolveu plantas expostas ao déficit hídrico nas gerações parental e F1, mas irrigadas na geração F2. No Tratamento 4 (T4) – CTDHCT, o déficit hídrico foi aplicado apenas na geração F1, enquanto as demais gerações foram irrigadas. No Tratamento 5 (T5) – DHCTDH, o déficit hídrico foi imposto nas gerações parental e F2, com irrigação na geração F1. O Tratamento 6 (T6) – CTCTDH abrange plantas com irrigação nas gerações parental e F1, mas submetidas ao déficit hídrico na geração F2. Já o Tratamento 7 (T7) – CTDHDH expôs as plantas ao déficit hídrico nas gerações F1 e F2, mas com irrigação na geração s parental. Por fim, no Tratamento 8 (T8) – DHDHDH, as plantas foram submetidas ao déficit hídrico em todas as três gerações (P, F1 e F2). Este delineamento permite investigar os efeitos cumulativos e transgeracionais do déficit hídrico no desenvolvimento das plantas.

Figura 5. Relações hídricas em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Foi avaliado o Potencial Hídrico ao meio-dia (Ψ_{md}). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P \leq 0,05).

Figura 6. Trocas Gasosas em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Foram avaliadas as seguintes variáveis: Taxa de Assimilação Líquida de Carbono (A) (A), Condutância Estomática (gsw) (B), Razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (Ci/Ca) (C), Transpiração (E) (D), Eficiência de uso da água (A/E) (E) e Eficiência de Carboxilação (A/Ci) (F). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P $\leq 0,05$).

Figura 7. Transporte de água: Condutividade hidráulica do caule (K_{stem}), folha (K_{leaf}) e planta (K_{plant}) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram

submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

Figura 8. Curvas de pressão-volume em plantas submetidas a diferentes condições de irrigação: CTCT (plantas que não passaram por seca em nenhuma geração), DHCT (plantas que passaram por seca na geração parental, mas não na geração F1), CTDH (plantas que passar por seca na geração F1) e DHDH (plantas que passaram por seca em ambas as gerações). Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

Figura 9. Massa seca de raiz (A) e folha (B) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

Figura 10. Curvas de pressão-volume em plantas submetidas a diferentes condições de irrigação: CTCT (plantas que não passaram por seca em nenhuma geração), DHCT (plantas que passaram por seca na geração parental, mas não na geração F1), CTDH (controle na geração parental, com um ciclo de seca na geração F1) e DHDH (um ciclo de seca tanto na geração parental quanto na F1). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

Figura 11. Atividade das enzimas APX (A), POX (B), SOD (C), CAT (D) e níveis de MDA (E) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

Figura 12 – Potencial osmótico em folhas de plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Parâmetros de potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am} (MPa)) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{md} (MPa)), Taxa de Assimilação Líquida de Carbono (A (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹)), Condutância Estomática (gsw (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (Ci/Ca), Transpiração (E (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Eficiência de uso da água (A/E), Eficiência de Carboxilação (A/Ci), potencial osmótico na reidratação completa (Π_0 (MPa)), o ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP} (Mpa)), conteúdo de água saturada (SWC), conteúdo relativo de água (RWC_{TLP}) e módulo de elasticidade (ε_{Mpa}) em plantas controle que não passaram por ciclos de seca, plantas que passaram por um ciclo de seca (1DH) e plantas que passaram por dois ciclos de seca (2DH). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

Tabela 2. Caracterização estomática na face foliar abaxial e adaxial em plantas de Glycine max, submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P $\leq 0,05$). Abreviações: tamanho do estômato (*S*), densidade estomática (*D*), condutividade estomática máxima (g_{wmax}) e tamanho do par de células-guarda (a_{gc}),

Tabela 3. A tabela apresenta dados de parâmetros fisiológicos, tais como, potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am} (MPa)) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{md} (MPa)), Taxa de Assimilação Líquida de Carbono (A (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹)), Condutância Estomática (gsw (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (Ci/Ca), Transpiração (E (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Eficiência de uso da água (A/E), Eficiência de Carboxilação (A/Ci), medidos em plantas de soja submetidas a diferentes regimes hídricos ao longo de três gerações: (CTCTCT) plantas controle nas três gerações; (CTDHCT) plantas controle na geração parental, submetidas ao déficit hídrico na geração F1 e novamente controle na geração F2; (DHCTCT) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração parental e irrigadas nas gerações F1 e F2; (DHDHCT) plantas expostas ao déficit hídrico na geração parental e na geração F1, mas irrigadas na geração F2; (CTCTDH) plantas controle nas duas primeiras gerações e submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTDHDH) plantas controle na deficit hídrico na geração parental e submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTDHDH) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTDHDH) plantas controle na duas primeiras gerações e submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTDHDH) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração parental, irrigadas na geração F1 e F2; (DHCTDH) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração parental, irrigadas na geração F1 e novamente submetidas à seca na geração F2; e (DHDHDH) plantas submetidas ao déficit hídrico nas três gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P ≤ 0,05).

LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS, ABREVIAÇÕES E UNIDADES

- A Taxa fotossintética líquida
- A/Ci Eficiência de carboxilação
- A/E Eficiência do uso da água
- ANOVA Análise de variância
- APX Peroxidase do ascorbato
- CAT Catalase
- CC Capacidade de campo
- Ci Concentração interna de CO₂
- CO2 Dióxido de carbono
- CT Controle
- D Densidade estomática
- DH Déficit hídrico
- E Taxa transpiratória foliar
- g_s condutância estomática
- gwmax Condutividade estomática máxima
- Kleaf Condutividade hidráulica foliar
- K_{plant} Condutividade hidráulica da planta
- Kstem Condutividade hidráulica caulinar
- L Comprimento da célula de guarda
- MDA Malondialdeído
- MSH Margem de Segurança Hidráulica
- P Área dos poros
- PLC Porcentagem de Perda de Condutividade
- POX Peroxidase
- ROS Espécies reativas de oxigênio
- RWC Teor relativo de água
- S Tamanho dos estômatos
- SOD Superóxido Dismutase
- Tukey Teste de Comparações Múltiplas de Tukey
- W Largura da célula-guarda
- Ψ_w Potencial hídrico
- Ψ_{am} Potencial hídrico da antemanhã
- Ψ_{md} Potencial hídrico do meio-dia
- ψ_s Potencial osmótico nas folhas

RESUMO

A seca é um dos principais desafios enfrentados pela agricultura moderna, impactando significativamente a produtividade das culturas. Este estudo investigou a capacidade da soja (Glycine max) de desenvolver memória de estresse hídrico ao longo de múltiplas gerações, avaliando respostas fisiológicas, bioquímicas e anatômicas em plantas submetidas a diferentes regimes de déficit hídrico. O experimento foi conduzido ao longo de três gerações (Parental, F1 e F2) para avaliar a persistência e os impactos intergeracionais dessa memória. Os resultados demonstraram que a exposição repetida à seca influenciou parâmetros como potencial hídrico, condutância estomática e trocas gasosas, evidenciando adaptações que contribuíram para maior eficiência no uso da água. No entanto, em alguns casos, a repetição do estresse resultou em respostas desadaptativas, tornando as plantas mais vulneráveis em gerações subsequentes. Além disso, observou-se que a intensidade e o momento do déficit hídrico foram determinantes para a manutenção ou perda da memória do estresse, sugerindo que a adaptação ao estresse hídrico pode ser tanto benéfica quanto prejudicial, dependendo do histórico ambiental da planta. Esses achados ressaltam a importância de estratégias de manejo agrícola que levem em conta a memória intergeracional da seca, bem como o desenvolvimento de cultivares mais resilientes às mudanças climáticas. Compreender como a memória da seca influencia a resposta das plantas pode ser um passo fundamental para mitigar os impactos do estresse hídrico na produção agrícola.

Palavras-chave: estresse hídrico, resiliência vegetal, produtividade agrícola.

ABSTRACT

Drought is one of the main challenges faced by modern agriculture, significantly impacting crop productivity. This study investigated the ability of soybean (Glycine max) to develop stress memory over multiple generations by assessing physiological, biochemical, and anatomical responses in plants subjected to different water deficit regimes. The experiment was conducted over three generations (Parental, F1, and F2) to evaluate the persistence and intergenerational impacts of this memory. The results demonstrated that repeated exposure to drought influenced parameters such as water potential, stomatal conductance, and gas exchange, revealing adaptations that contributed to greater water use efficiency. However, in some cases, repeated stress resulted in maladaptive responses, making plants more vulnerable in subsequent generations. Additionally, it was observed that the intensity and timing of the water deficit were crucial for the maintenance or loss of stress memory, suggesting that adaptation to water stress can be both beneficial and detrimental, depending on the plant's environmental history. These findings highlight the importance of agricultural management strategies that consider intergenerational drought memory, as well as the development of more resilient cultivars to cope with climate change. Understanding how drought memory influences plant responses can be a key step in mitigating the impacts of water stress on agricultural production.

Keywords: water stress, plant resilience, agricultural productivity.

1 INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, a superfície da Terra tem se aquecido de forma crescente, resultando em um clima inconstante que pode gerar mudanças climáticas extremas e, muitas vezes, inesperadas, como períodos de seca cada vez mais frequentes (Rossi et al., 2023). A seca é um evento climático que afeta todos os ecossistemas, sendo caracterizada por um período em que a precipitação é inferior à média de longo prazo, resultando na escassez de água (Tomasella et al., 2023). Períodos de seca podem acarretar grandes impactos na agricultura, na produção de energia hidrelétrica e no abastecimento de água (Anderson et al., 2016). No Brasil, conforme demonstrado pelo Sistema Brasileiro de Monitoramento de Secas (Monitor de Secas, 2024), em agosto de 2024, na Região Centro-Oeste do Brasil, o agravamento dos indicadores e as anomalias negativas de precipitação resultaram no avanço da seca moderada no norte de Mato Grosso e nas regiões norte e sul de Mato Grosso do Sul. Além disso, registrou-se o avanço da seca grave no sul, oeste e noroeste de Goiás, no sul e oeste de Mato Grosso e no nordeste e oeste de Mato Grosso do Sul. Esses resultados não representam um evento isolado. De fato, nos últimos cinco anos, Goiás enfrentou um cenário de seca marcado por variações de intensidade e distribuição geográfica, refletindo o impacto das mudanças climáticas na região. Em 2020, 2021 e 2023 a seca grave afetou principalmente o Sudeste e várias áreas centrais do estado, com impactos de longo prazo em grande parte do território. Esse panorama evidencia que, ao longo dos anos, os impactos da seca se tornaram mais abrangentes, exigindo ações coordenadas de mitigação e adaptação para minimizar as consequências sociais, econômicas e ambientais no estado (Monitor de Secas, 2024).

A agricultura é uma das áreas mais impactadas pela seca em escala global, causando insegurança alimentar, econômica e instabilidade social (Cui et al., 2021). A soja, uma das leguminosas mais produzidas e consumidas mundialmente, cultivada principalmente em regiões tropicais, subtropicais e temperadas, exige um grande volume de água para seu crescimento e desenvolvimento e, por isso, quando afetada pela seca, pode ter sua produtividade reduzida em até 50%, causando prejuízos significativos aos produtores e à população em geral (Arya et al., 2021). No Brasil, segundo a CONAB (CONAB-Brazilian National Food Supply Agency [Companhia Nacional do Abastecimento], 2024), na safra de soja 2023/24 o Mato Grosso, responsável por 27% da produção nacional, enfrentou instabilidades climáticas durante o plantio, com chuvas irregulares e altas temperaturas. Assim como em outros estados, o plantio foi atrasado pela demora na regularização das precipitações, e as lavouras sofreram com altas temperaturas e veranicos até o final de dezembro, o que resultou no replantio de uma parte considerável das áreas já semeadas. As adversidades climáticas observadas na maioria das regiões resultaram em uma redução de 7,23 milhões de toneladas em

relação ao período em relação à safra 2022/23, ainda que a área de plantio tenha aumentado em 1,27 milhão de hectares.

O fornecimento limitado de água influencia negativamente a fisiologia, o metabolismo e a produtividade das plantas (Lai et al., 2024). A secagem do solo é classificada como um dos fatores primários na redução da transpiração, influenciando o fluxo contínuo de água no sistema solo-plantaatmosfera durante períodos de seca e modificando os gradientes de potencial hídrico, sendo o potencial hídrico da folha (ψ_{folha}) completamente dependente tanto do potencial hídrico no solo (ψ_{solo}) quanto das condutividades hidráulicas dos diferentes elementos, como solo, interface raiz-solo, raiz, xilema e folha (Abdalla & Ahmed, 2021). O estudo proposto por Sperry & Love (2015), onde foi utilizado um modelo hidráulico para observar a regulamentação dos estômatos em plantas expostas a seca, demostrou que a regulação negativa dos estômatos em condições de seca previne uma redução excessiva do potencial hídrico da folha, impedindo que este atinja níveis associados a uma taxa crítica de transpiração. De modo geral, a adaptação das plantas ao déficit hídrico começa com a ativação de processos como o fechamento dos estômatos, regulado pelo ácido abscísico, e o ajuste osmótico, que ocorre por meio do acúmulo de diferentes compostos osmoprotetores (Vital et al., 2022).

O aumento na geração de espécies reativas de oxigênios (ROS) é uma alteração muito comum em plantas expostas à seca e resulta em uma série de danos às principais macromoléculas celulares, como os lipídeos de membrana (Tardieu et al., 2024). O malondialdeído (MDA), um subproduto da peroxidação lipídica, é amplamente utilizado como marcador bioquímico de estresse oxidativo (Xia et al., 2014). As plantas apresentam sistemas de eliminação de ROS, os quais incluem mecanismos enzimáticos e não enzimáticos, sendo que as principais enzimas que atuam na defesa contra danos oxidativos incluem superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD) e catalase (CAT), entre outras (Fu et al., 2023; Tardieu et al., 2024; Xia et al., 2014). Em um estudo realizado por Dong et al., (2019), demonstrou-se que a exposição à seca inibiu o crescimento em altura e na área foliar, especialmente sob condições de estresse severo e prolongado, além disso, observou-se uma redução no conteúdo de clorofila e um aumento nos danos oxidativos, onde foi investigado os efeitos do estresse hídrico em diferentes estágios de crescimento da soja e a recuperação após a reidratação.

A extensão e a intensidade dos danos causados pelo estresse hídrico dependem da espécie vegetal e da intensidade e números de secas a que as plantas são expostas (Santos, 2021). Diferentes estudos tem evidenciado que a exposição recorrente à ciclos de déficit hídrico pode aumentar a efetividade da resposta ao estresse. Segundo Medina et al., (2023), após retornar à irrigação, as plantas que passaram por estresse hídrico recorrente (dois ciclos de seca) se recuperam e apresentaram um rendimento efetivo superior às plantas que enfrentaram o estresse hídrico apenas uma vez. Esses resultados indicam a capacidade das plantas de soja em se recuperar e manter seu desempenho

produtivo mesmo após períodos de estresse hídrico, demonstrando a existência de "memória à seca" que contribui para a sua adaptabilidade e resistência. Outro estudo realizado por Sintaha et al. (2022) demostrou que a pré-exposição à seca altera a expressão gênica e aumenta a tolerância ao déficit hídrico, aumentando em 14% a sobrevivência das folhas quando a planta foi exposta ao estresse pela segunda vez. As respostas desencadeadas pela seca podem, inclusive, serem repassadas à progênie, processo conhecido como memória intergeracional (transmitida diretamente da linhagem parental para a primeira geração da progênie) e transgeracional (quando a memória é passada para além da primeira geração) (Oberkofler et al., 2021). Nesses processos, as plantas-filhas comumente se tornam mais resistentes a possíveis estresses futuros do que a linhagem parental (Megha et al, 2022). A transmissão da memória está relacionado a alterações epigenéticas, tais como modificações no padrão de acetilação e/ou metilação do DNA e nas histonas (Alves de Freitas Guedes et al., 2019). Apesar desses resultados promissores, no entanto, o efeito contrário também já foi observado, tendo sido constatado que a exposição de plantas a estresses recorrentes aumenta a sensibilidade ao agente estressor. Nesse caso o termo mais comumente utilizado é "legado da seca" e, quando resulta em respostas desadaptativas, pode ser vantajoso recorrer a mecanismos de redefinição (Alves de Freitas Guedes et al., 2019). Este último processo, em que a memória não é consolidada, é chamado de reinicialização e é possível porque as alterações epigenéticas, apesar de poderem ser herdadas, são reversíveis (Guedes et al., 2019; Bilichak & Kovalchuk, 2016; Crisp et al., 2016).

A memória intergeracional já foi observada para algumas cultivares de soja. Por exemplo, a exposição da soja a temperaturas elevadas durante o enchimento de grãos reduziu significativamente a taxa de germinação na geração seguinte, especialmente sob condições extremas de temperatura (Alsajri et al., 2022). Da mesma forma, a restrição hídrica nas plantas-mãe resultou em sementes com menor qualidade e menor capacidade de germinar e crescer em condições de déficit hídrico, indicando que o ambiente parental molda a resiliência dos descendentes (Wijewardana et al., 2019). Esses efeitos estão associados a mudanças fisiológicas e bioquímicas, como alterações no armazenamento de reservas nas sementes e possíveis modificações epigenéticas, que podem regular a expressão de genes envolvidos na resposta ao estresse. Ainda não se sabe, no entanto, se essa memória intergeracional perdura ao longo de vida da planta para além da germinação da semente, nem quais variáveis fisiológicas estão envolvidas nesse processo ou durante quanto tempo essa memória persiste entre os descendentes. No entanto, mesmo sem respostas tão claras, a memória tem sido proposto como um mecanismo promissor para a obtenção de cultivares mais tolerantes aos estresses (Auge et al., 2023; Liu et al., 2022) o que torna essencial que estudos aprofundados sejam realizados a fim de confirmar ou refutar essa possibilidade. Com base nestes fatos, neste trabalho analisamos as respostas ao estresse em plantas de soja submetidas à seca ao longo de três gerações, visando identificar a

existência da memória à seca, os seus efeitos fisiológicos e manutenção ao longo das gerações. A hipótese deste estudo é que a exposição repetida de plantas de soja a períodos de seca estimula tanto a formação de uma memória de estresse quanto adaptações transgeracionais. Supõe-se que, ao longo de uma mesma geração, plantas expostas a sucessivos ciclos de seca possam apresentar respostas mais rápidas e eficazes a novos eventos de estresse, e que essa habilidade é repassada e se mantém na progênie.

2 Material e métodos

O experimento foi conduzido na casa de vegetação do Laboratório de Estudos Aplicados a Fisiologia Vegetal (LEAF), situado no Instituto Federal Goiano, Campus Rio Verde - GO, Brasil (17°48'18.33" de latitude sul e 50°54'0.04" de longitude oeste e 748 m de altitude), entre os meses de setembro de 2023 a novembro de 2024. A soja foi utilizada como planta modelo para estudo dos efeitos intergeracionais da seca devido à sua importância para a economia nacional e à baixa taxa de polinização cruzada (próxima a 1%). Com efeito, a fertilização das flores de soja geralmente ocorre um dia antes ou no próprio dia da abertura da flor, o que garante que alterações observadas nas próximas gerações (aqui chamadas de geração F1 e F2) não são consequência de variabilidade genética resultante da fecundação cruzada. Foram utilizadas sementes de soja da cultivar DM 73i75 RSF IPRO, fornecidas pela empresa DONMARIO Sementes para o plantio da primeira geração (geração parental). As sementes foram inoculadas com Rhizobium e Azospirillum e posteriormente semeadas em substrato composto por solo e areia na proporção 2:1, foram utilizados vasos de PVC com capacidade para dez litros. A acidez do solo foi corrigida com calcário dolomítico e posteriormente adubado de acordo com a análise do solo e recomendação da cultura, para isso foi utilizado adubo organomineral formulação NPK 5-16-02. A determinação da capacidade de campo foi realizada por meio de uma curva de retenção de água no solo.

As plantas de soja foram cultivadas por três gerações: parental (P), F1 e F2.

Na geração parental foram impostos os seguintes tratamentos:

- T1 Controle (CT) plantas irrigadas próximas a 100% da capacidade de campo;
- T3 Déficit hídrico (1DH) plantas submetidas ao déficit hídrico (35% da CC) em V5;
- T3 Déficit hídrico (2DH) plantas submetidas ao déficit hídrico (35% da CC) em V5 e R5.

Para a segunda geração (geração F1), as sementes foram provenientes da geração parental e as plantas foram expostas ao déficit hídrico no estágio R1 (10 dias a 35% da CC) ou conduzidas

irrigadas próximo a 100% da capacidade de campo durante todo o ciclo, dando origem aos seguintes tratamentos:

T1 – CTCT – Plantas que não foram submetidas ao déficit hídrico em nenhuma das duas gerações (P) e (F1);

T2 - DHCT - Plantas submetidas ao déficit hídrico apenas na geração parental;

T3 – CTDH – Plantas submetidas ao déficit hídrico apenas na geração F1;

T4 – DHDH – Plantas submetidas ao déficit hídrico em ambas as gerações (P e F1).

Para terceira geração (geração F2), as sementes foram provenientes da geração F1 e as plantas foram expostas ao déficit hídrico no estágio R1 (10 dias a 35% da CC) ou conduzidas irrigadas próximo a 100% da capacidade de campo durante todo o ciclo, dando origem aos seguintes tratamentos:

T1 – CTCTCT – Plantas que não foram submetidas ao déficit hídrico em nenhuma das gerações (P,
 F1 e F2);

T2 - DHCTCT - Plantas submetidas ao déficit hídrico apenas na geração parental;

T3 – DHDHCT – Plantas submetidas ao déficit hídrico na geração parental e geração F1;

T4 - CTDHCT - Plantas submetidas ao déficit hídrico apenas na geração F1;

T5 – DHCTDH – Plantas submetidas ao déficit hídrico na geração parental e F2;

T6 – CTCTDH – Plantas submetidas ao déficit hídrico apenas na geração F2;

T7 – CTDHDH – Plantas submetidas ao déficit hídrico na geração F1 e F2.

T8 – DHDHDH – Plantas submetidas ao déficit hídrico nas três gerações, geração parental, F1 e F2.



Figura 01. A imagem representa os diferentes tratamentos aplicados às plantas de soja ao longo de três gerações (Parental, F1 e F2). Na geração parental (P), os tratamentos foram: T1 – Controle (CT), com plantas irrigadas a 100% da capacidade de campo; T2 – Déficit hídrico (1DH), com plantas submetidas ao déficit hídrico (35% da capacidade de campo) no estágio V5; e T3 – Déficit hídrico (2DH), com déficit hídrico em dois estágios (V5 e R5). Na geração F1, derivada das sementes da geração parental, os tratamentos foram: T1 – CTCT, com plantas irrigadas em ambas as gerações (P e F1); T2 – DHCT, com déficit hídrico apenas na geração parental; T3 – CTDH, com déficit hídrico apenas na geração F1; e T4 – DHDH, com déficit hídrico nas duas gerações (P e F1). Para a geração F2, originada das sementes da geração F1 e F2); T2 – DHCTCT, com déficit hídrico apenas na geração parental; T3 – CTCTCT, com irrigação total em todas as gerações (P, F1 e F2); T2 – DHCTCT, com déficit hídrico apenas na geração parental; T3 – CTDHCT, com déficit hídrico nas gerações parental e F1; T4 – CTDHCT, com déficit hídrico nas gerações parental e F1; T4 – CTDHCT, com déficit hídrico na geração F1; T5 – DHCTDH, com déficit hídrico nas gerações parental e F2; T6 – CTCTDH, com déficit hídrico apenas na geração F2; T7 – CTDHDH, com déficit hídrico nas gerações F1 e F2; e T8 – DHDHDH, com déficit hídrico em todas as três gerações (P, F1 e F2).

As condições de cultivo e as análises realizadas em cada geração estão descritas nas seções a seguir.

2.1 Geração parental

Na primeira etapa do experimento, realizada entre setembro de 2023 e fevereiro de 2024, para o plantio da geração parental, os vasos foram dispostos em uma bancada, e as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: controle (C), com plantas irrigadas continuamente para manter a umidade do solo próxima à capacidade de campo; 1 déficit hídrico (1DH), com plantas expostas a um ciclo de seca; e 2 déficits hídricos (2DH), com plantas submetidas a dois ciclos de seca. O déficit hídrico foi imposto por meio da suspensão da irrigação até que a umidade do solo atingisse 35% da água disponível em relação à capacidade de campo. As plantas permaneceram nessa condição de estresse hídrico por 10 dias, quando foram avaliados os parâmetros fisiológicos e biométricos. As plantas submetidas a apenas um ciclo de seca foram avaliadas no estágio reprodutivo (R5), enquanto aquelas que passaram por dois ciclos foram analisadas nos estágios vegetativo (V5) e reprodutivo (R5). Após as avaliações, as plantas foram reidratadas até que a umidade do solo retornasse à capacidade de campo, e a recuperação foi considerada completa quando as trocas gasosas se equipararam às das plantas controle. Durante o intervalo entre os ciclos de seca e ao término do período de estresse, as plantas permaneceram hidratadas até completarem seu ciclo, permitindo a coleta de sementes para o plantio da geração F1.



Figura 02. A imagem apresenta o delineamento experimental da geração parental (P), com três tratamentos distintos. No Tratamento 1 (T1) – Controle (CT), as plantas foram irrigadas regularmente, mantendo cerca de 100% da capacidade de campo durante todo o ciclo. No Tratamento 2 (T2) – Déficit hídrico (1DH), as plantas foram submetidas a um ciclo de déficit hídrico, reduzindo a irrigação a 35% da capacidade de campo no estágio vegetativo V5. Já no Tratamento 3 (T3) – Déficit hídrico (2DH), as plantas enfrentaram dois ciclos de seca, com irrigação reduzida a 35% da capacidade de campo nos estágios V5 e reprodutivo R5. Este delineamento permite avaliar as respostas fisiológicas e estruturais das plantas de soja em diferentes condições de disponibilidade hídrica.

2.2 Geração F1

A segunda etapa do experimento ocorreu entre março de 2024 e junho de 2024, utilizando sementes produzidas pela geração parental para o plantio da segunda geração (F1). Foram utilizadas sementes coletadas no controle (CT) ou nas plantas que passaram por dois ciclos de seca (DH). Os tratamentos aplicados foram: (CTCT), (DHCT), (CTDH) e (DHDH) (Figura 3). Para cada tratamento, a primeira letra significa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto a segunda letra indica a condição de cultivo da geração F1. O estresse hídrico foi novamente imposto suspendendo-se a irrigação até que a umidade do solo atingisse 35% da água disponível em relação à capacidade de campo. As plantas permaneceram sob essa condição por 10 dias, sendo então avaliados parâmetros fisiológicos, bioquímicos e biométricos. No caso das plantas expostas a apenas um ciclo de seca, as avaliações ocorreram no estágio reprodutivo (R1). Após as análises, a irrigação foi retomada até que a umidade do solo atingisse novamente a capacidade de campo, sendo a

recuperação confirmada quando as trocas gasosas retornaram aos níveis observados nas plantas controle. Durante o período entre os ciclos de seca e ao final do estresse, as plantas foram mantidas hidratadas até completarem seu ciclo, possibilitando a colheita de sementes para o plantio da geração F2.



Figura 03. A imagem apresenta o delineamento experimental da geração F1, cujas plantas foram originadas das sementes da geração parental e submetidas a diferentes condições hídricas. No Tratamento 1 (T1) – CTCT, as plantas foram irrigadas regularmente, mantendo cerca de 100% da capacidade de campo em ambas as gerações (Parental e F1). No Tratamento 2 (T2) – DHCT, as plantas passaram por déficit hídrico apenas na geração parental, sendo irrigadas normalmente na geração F1. Já no Tratamento 3 (T3) – CTDH, as plantas foram irrigadas durante a geração parental, mas submetidas a déficit hídrico (35% da capacidade de campo) na geração F1. Por fim, no Tratamento 4 (T4) – DHDH, as plantas foram submetidas ao déficit hídrico nas duas gerações (Parental e F1), passando por condições de baixa disponibilidade de água durante todo o experimento. Este delineamento permite avaliar como o histórico de seca em gerações anteriores afeta a resposta das plantas na geração seguinte.

2.3 Geração F2

A terceira e última etapa do experimento foi realizada entre agosto de 2024 e novembro de 2024, utilizando sementes produzidas pela geração F1, para o plantio da terceira geração (F2). As plantas foram submetidas a oito diferentes combinações de tratamentos: CTCTCT, CTDHCT, DHCTCT, DHDHCT, CTCTDH, CTDHDH, DHCTDH e DHDHDH (Figura 4). Para cada tratamento, a primeira letra significa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), a segunda letra indica a condição de cultivo da geração F1 e, finalmente, a terceira letra indica a condição de cultivo da geração F1 e, finalmente, a terceira letra indica a condição até que a umidade do solo chegasse a 35% da água disponível. As plantas permaneceram nessa condição por 10 dias, e os parâmetros fisiológicos, bioquímicos e biométricos foram avaliados. As plantas submetidas a um único ciclo de seca foram analisadas no estágio reprodutivo (R1).



Figura 04. A imagem ilustra o delineamento experimental aplicado às plantas da geração F2, originadas das sementes da geração F1. No Tratamento 1 (T1) – CTCTCT, as plantas foram irrigadas regularmente, mantendo cerca de 100% da capacidade de campo em todas as gerações (P, F1 e F2). No Tratamento 2 (T2) – DHCTCT, as plantas passaram por déficit hídrico somente na geração (P, F1 = F2).

parental, sendo irrigadas nas gerações F1 e F2. O Tratamento 3 (T3) – DHDHCT envolveu plantas expostas ao déficit hídrico nas gerações parental e F1, mas irrigadas na geração F2. No Tratamento 4 (T4) – CTDHCT, o déficit hídrico foi aplicado apenas na geração F1, enquanto as demais gerações foram irrigadas. No Tratamento 5 (T5) – DHCTDH, o déficit hídrico foi imposto nas gerações parental e F2, com irrigação na geração F1. O Tratamento 6 (T6) – CTCTDH abrange plantas com irrigação nas gerações parental e F1, mas submetidas ao déficit hídrico na geração F2. Já o Tratamento 7 (T7) – CTDHDH expôs as plantas ao déficit hídrico nas gerações F1 e F2, mas com irrigação na geração sa parental. Por fim, no Tratamento 8 (T8) – DHDHDH, as plantas foram submetidas ao déficit hídrico em todas as três gerações (P, F1 e F2). Este delineamento permite investigar os efeitos cumulativos e transgeracionais do déficit hídrico no desenvolvimento das plantas.

3 Análises

3.1.1 Trocas gasosas

Para avaliar o funcionamento fisiológico das plantas, os parâmetros de trocas gasosas, como a taxa de assimilação líquida do carbono (*A*), a condutância estomática (gs), a taxa transpiratória (*E*) e a relação entre a concentração interna e a concentração ambiente de CO₂ (Ci/Ca), foram determinados no início da manhã (08:00h às 09:30h) com o uso de um analisador de gases por infravermelho (LI-6800, Licor Inc., Nebraska, EUA).

3.1.2 Potencial hídrico (Ψ_w)

O potencial hídrico foliar foi determinado em folhas individuais de cada um dos tratamentos ao final do período de déficit hídrico, utilizando uma bomba de pressão do tipo Scholander, tanto na antemanhã (entre 04:30 h e 05:30 h) (Ψ_{am}) quanto ao meio-dia (Ψ_{md}).

3.1.3 Condutividade hidráulica de planta (K_{plant})

A condutividade hidráulica da planta foi avaliada em plantas mantidas a 100% do volume de campo, seguindo o método proposto por (Sperry et al., 2003). A partir disso, a transpiração diária da planta (*Ed*) foi calculada gravimetricamente (Silva et al., 2013) e depois dividida pelo gradiente entre o potencial hídrico do solo e o potencial hídrico foliar conforme a seguinte fórmula:

$$K_{plant} = Ed / (\Psi_{solo} - \Psi_{folha})$$

3.1.4 Condutividade hidráulica foliar (K_{leaf})

Para medir a variação diurna na condutância hidráulica foliar (k_{leaf}) de folhas expostas ao sol, foi utilizado o método de fluxo evaporativo in situ (in situ EFM) na espécie analisada. O valor de k_{leaf} foi calculado da seguinte forma (Simonin et al., 2015):

$$k_{leaf} = E / \Delta \Psi_{stem-leaf}$$

onde *E* é a taxa de transpiração (mmol m⁻² s⁻¹), e $\Delta \Psi_{\text{caule-folha}}$ é a diferença entre o potencial hídrico do xilema do caule (Ψ_{caule} ; MPa) e da folha potencial hídrico (Ψ_{folha} ; MPa) (Simonin et al., 2015).

3.1.5 Condutividade hidráulica do caule (K_{stem})

A condutividade hidráulica de segmentos caulinares (K*stem*) de soja foi determinada com o auxílio de um sistema de fluxo, seguindo a metodologia proposto por Torres-Ruiz et al. (2014). Onde, foi monitorada constantemente a massa de solução fluindo por unidade de tempo através dos segmentos, com o uso de pipetas volumétricas. Este valor, juntamente com a pressão aplicada e o comprimento do segmento utilizado, foram utilizados para a obtenção da condutividade hidráulica (*K*) baseando-se na seguinte fórmula:

K (Kg m s⁻¹ MPa⁻¹) = fluxo (Kg s⁻¹) x comprimento do caule (m)/pressão aplicada MPa)

Os valores de K foram utilizados para o cálculo da condutividade hidráulica específica do caule (K_{stem}).

3.1.6 Curvas pressão-volume

Inicialmente, a coleta do material foi realizada no final da tarde do dia anterior às medições. As folhas das plantas selecionadas foram colhidas e deixadas para reidratar ao longo da madrugada, assegurando condições ideais para as análises. No procedimento experimental, para cada folha, um saco plástico previamente pesado e identificado foi preparado. Na manhã seguinte, utilizando uma navalha, um corte foi feito na base do pecíolo para remover a folha do caule. A área foliar de cada folha foi medida neste momento. Em seguida, o potencial hídrico (Ψ folha) foi determinado com o auxílio de uma bomba de Scholander. A folha foi então colocada dentro do saco plástico e pesada em uma balança de precisão. Após isso, a folha foi retirada do saco e deixada para desidratar na bancada. Depois da desidratação, a folha foi ensacada novamente e deixada em equilíbrio por pelo menos 10 minutos. O potencial hídrico foi medido novamente e a folha ensacada foi pesada mais uma vez.

Esses procedimentos foram repetidos, garantindo intervalos de medição de 0,3 a 0,5 MPa, até que o Ψ folha atingisse pelo menos 5 pontos de linearidade após o ponto de perda de turgor.

3.1.7 Conteúdo de água do caule, raiz e folha

O teor de água nas folhas, no caule e nas raízes foi calculado como a diferença entre a massa fresca e a massa seca de cada órgão, normalizada pela área correspondente de cada um.

Conteúdo de água: 100 x (massa fresca - massa seca) / massa seca

3.1.8 Análises Bioquímicas

3.1.8.1 Enzimas do metabolismo antioxidante

Foram determinadas as atividades das enzimas antioxidantes Superóxido Dismutase (SOD), Catalase (CAT), Peroxidase (POX) e Peroxidase do Ascorbato (APX). Para isso, aproximadamente 0,30g de amostras foliares foram maceradas com nitrogênio líquido e homogeneizadas em tampão fosfato de potássio 0,1 M, pH 6,8, EDTA 0,1 mM e polivinilpirrolidona (PVPP) 1% para (SOD, EC 1.15.1.1), (POX, EC 1.11.1.7) e (APX, EC 1.11.1.11) (Peixoto et al., 1999; Carlberg e Mannervik, 1985). A seguir, os homogenatos foram submetidos a centrifugação a 12.000 g por 15 min, a 4°C, sendo os sobrenadantes utilizados como extrato enzimático bruto. Os seguintes meios de reação foram utilizados: tampão fosfato de sódio 50 mM, pH 7,8, metionina 13 mM, azul de p-nitro tetrazólio (NBT) 75 µm, EDTA 0,1 mM e riboflavina 2 µm, para SOD (Giannopolitis e Ries, 1977); tampão fosfato de potássio 50 mM e H2O2 12,5 mM, para CAT (Peixoto et al., 1999); tampão fosfato de potássio 25 mM, pH 6,8, pirogalol 20 mM e H₂O₂ 2 mM, para POX (Peixoto et al., 1999); tampão fosfato de potássio 50 mM, pH 6,0, ácido ascórbico 0,8 mM e H2O2 1 mM, para APX (Peixoto et al., 1999). Para determinação da SOD as amostras foram iluminadas por 5 min e absorbância foi lida a 560 nm. Uma unidade de SOD foi definida como a quantidade de enzima necessária para reduzir em 50% a fotorredução do NBT (Giannopolitis e Ries, 1977). As atividades das enzimas POX e APX foram estimadas pela leitura da absorbância durante o primeiro minuto de reação, nos comprimentos de onda de 420 e 290 nm, respectivamente (Peixoto et al., 1999).

3.1.8.2 Danos celulares

A concentração de aldeído malônico (MDA) foi determinada estimando-se as substâncias reativas ao ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) e expresso em equivalentes de aldeído malônico (Cakmak & Horst, 1991). O tecido foliar (0,25 g) foi macerado na presença de nitrogênio líquido e

homogeneizado com 0,1% (p/v) de ácido tricloroacético (TCA) e 20% de insolúvel polivinilpirrolidona. O homogenato foi centrifugado a 15.000 x g por 15 min a 4°C e adicionada uma alíquota de 0,5 ml do sobrenadante a 1,5 ml de 0,5% de ácido 2-tiobarbitúrico (TBA) (preparado em 20% de TCA). As amostras foram homogeneizadas e a reação colorimétrica conduzida a 90 °C por 20 min após incubação em banho-maria. A seguir, as amostras foram imersas em banho de gelo e clarificadas através de centrifugação a 15000 x g por 15 min a 4 °C. A absorbância das amostras foi lida em espectrofotômetro a 532 nm e a absorbância inespecífica (660 nm) descontada. A peroxidação de lipídios foi estimada como conteúdo total de substâncias reativas ao TBA e expressa como equivalentes de MDA. O coeficiente de extinção molar do MDA (155 mM⁻¹ cm⁻¹) foi utilizado para os cálculos e os resultados expressos como nmol de MDA g⁻¹ MS.

3.1.9 Caracterização estomática

A técnica de impressão epidérmica foi empregada para avaliar a densidade e o tamanho dos estômatos, conforme descrito por McDonald (1977). Para isso, utilizou-se cola instantânea (Super Bonder®), que foi aplicada em lâminas de vidro. Ambas as faces da epiderme das folhas foram pressionadas contra a cola por alguns segundos, permitindo a transferência dos detalhes epidérmicos. As impressões obtidas foram capturadas por meio de um fotomicroscópio com aumentos de 100 e 200 µm. Em seguida, as análises relacionadas à densidade estomática e às dimensões dos estômatos foram realizadas utilizando o software Image J.

3.1.10 Potencial osmótico foliar

O potencial osmótico foliar (Ψ_s) e radicular ($\Psi_{sradicular}$) foi determinado utilizando um osmômetro de pressão de vapor (VAPRO 5600), conforme Pask et al. (2012).

3.1.11 Análises estatísticas

Foi realizado um teste de ANOVA em todos os dados, seguido pelo teste Tukey para comparação das médias, utilizando um nível de significância de 5%. Além disso, foram conduzidas análises de redes de correlação para identificar estruturas de correlação e padrões de ligação entre as variáveis avaliadas e a tolerância da soja à seca. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa estatístico Sisvar.

4 Resultados

4.1 Geração parental

A geração parental da soja, exposta a um (1DH) ou a dois (2DH) ciclos de seca apresentaram alterações em diversos aspectos relacionados às relações hídricas. O potencial hídrico, tanto na antemanhã (Ψ_{am}) quanto ao meio-dia (Ψ_{md}), diminuíram com a exposição ao déficit hídrico, independentemente do número de ciclos aos quais as plantas foram expostas (Tabela 1).

Em relação aos parâmetros de trocas gasosas, por outro lado, foi possível evidenciar maiores danos nas plantas expostas a apenas um ciclo de seca, as quais apresentaram menor taxa de assimilação líquida de carbono (A), menor condutância estomática (g_s) e menor eficiência de carboxilação da Rubisco (A/Ci) em comparação com o controle. Nas plantas expostas a dois ciclos de estresse observou-se atenuação do efeito do agente estressor sobre os processos de trocas gasosas (Tabela 1). Os demais parâmetros de trocas gasosas mantiveram-se inalterados entre todos os tratamentos.

Conforme os resultados do potencial hídrico, os parâmetros de trocas gasosas também foram influenciados pela seca (Tabela 1). Não foram observadas alterações na razão Ci/Ca ou na eficiência no uso da água (A/E).

Por fim, a restrição hídrica não apresentou grande impacto nos dados da curva de pressãovolume, onde apenas o conteúdo saturado de água se alterou durante os tratamentos, sendo maior em 1DH e 2DH. Os valores do potencial osmótico na reidratação completa Π_0 (MPa), ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP} (Mpa)), o conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor (RWC_{TLP}) e o módulo de elasticidade (e) não diferiram entre si (Tabela 1). **Tabela 1**. Parâmetros de potencial hídrico na antemanhã (Ψ_{am} (MPa)) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{md} (MPa)), Taxa de Assimilação Líquida de Carbono (A (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹)), Condutância Estomática (gsw (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (Ci/Ca), Transpiração (E (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Eficiência de uso da água (A/E), Eficiência de Carboxilação (A/Ci), potencial osmótico na reidratação completa (Π_o (MPa)), o ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP} (Mpa)), conteúdo de água saturada (SWC), conteúdo relativo de água (RWC_{TLP}) e módulo de elasticidade (ε_{Mpa}) em plantas controle que não passaram por ciclos de seca, plantas que passaram por um ciclo de seca (1DH) e plantas que passaram por dois ciclos de seca (2DH). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

Tratamento	Ψam	Ψmd	A	g	Ε	Ci/Ca	A/E	A/Ci	Po	Y_{TLP}	SWC	RWC _{TLP}	е
CONTROLE	-0,479 ±0,03 a	-0,939 ± 0,07 a	13,380 ± 0,67 a	0,238±0,01 a	4,543 ± 0,11 a	0,726 ± 0,01 a	2,948 ± 0,15 a	0,049 ± 0,00 a	-1,105±0,03 a	-1,266 ± 0,04 a	$2,128 \pm 0,12$ b	90,178±1,01 a	9,125 ± 053 a
1 DH	-0,758 ± 0,05 b	-1,497 ± 0,14 b	7,990 ± 0,57 c	0,144 ± 0,03 b	2,948 ± 0,45 b	0,714 ± 0,05 a	2,876 ± 0,44 a	0,029 ± 0,00 b	-1,061±0,05 a	-1,282 ± 0,04 a	2,747±0,09 a	88,932±2,58 a	7,977 ± 1,92 a
2 DH	-0,746 ± 0,05 b	-1,454 ± 0,13 b	10,769 ± 0,59 b	0,189 ± 0,02 ab	3,931 ± 0,39 ab	0,719 ± 0,02 a	2,775 ± 0,13 a	0,039±0,00 ab	-1,048±0,04 a	-1,280 ± 0,03 a	2,773 ± 0,12 a	90,315±0,65 a	10,503 ± 0,57 a

4.2 Geração F1

4.2.1 Potencial hídrico (Ψ_w)

O estresse ao qual a geração parental foi submetida impactou a resposta das plantas na Geração F1. Com efeito, embora tanto as plantas CTDH (controle na geração parental, com um ciclo de seca na geração F1) quanto DHDH (um ciclo de seca tanto na geração parental quanto na F1) tenham apresentado queda no potencial hídrico, essa queda foi mais intensa quando a geração parental também foi submetida à seca (Fig. 5).



Figura 5. Potencial Hídrico ao meio-dia (Ψ_{md}) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

4.2.2 Trocas gasosas

Embora em condição irrigada o tratamento da geração parental não tenha influenciado as trocas gasosas, não sendo observadas diferenças entre os controles (CTCT e DHCT), para as plantas na seca foi possível observar mais uma vez um efeito de memória intergeracional nos dados. A taxa de assimilação líquida de carbono (A) foi reduzida nos dois tratamentos submetidos à seca em comparação ao tratamento controle (Fig. 6). No entanto, o tratamento DHDH apresentou valores de A significativamente menores do que o tratamento CTDH (Fig. 6A). Esse padrão não se refletiu para as demais variáveis, sendo que a condutância estomática (gs) (Fig. 6B), a razão Ci/Ca (Fig. 6C) e a transpiração (E) (Fig. 6D), embora menores do que nos controles, não foram diferentes entre CTDH e DHDH. Quanto à eficiência de uso da água (A/E) (Fig. 6E), apenas o tratamento DHDH se diferiu dos controles, embora tenha sido estatisticamente igual ao CTDH (Fig. 6F). Por fim, a eficiência de Carboxilação (A/Ci) foi similar entre todos os tratamentos avaliados.



Figura 6. Trocas Gasosas em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Foram avaliadas as seguintes variáveis: Taxa de Assimilação Líquida de Carbono (*A*) (A), Condutância Estomática (g_s) (B), Razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (*Ci/Ca*) (C), Transpiração (*E*) (D), Eficiência de uso da água (*A/E*) (E) e Eficiência de Carboxilação (*A/C*i) (F). Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

4.2.3 Condutividade hidráulica do caule (Kstem), folha (Kleaf) e planta (Kplant)

O evento de restrição hídrica teve um impacto significativo na condutividade hidráulica do caule (K_{stem}). Os tratamentos controle CTCT e DHCT apresentaram os maiores valores de K_{stem} , sem diferença estatística entre eles. Por outro lado, as plantas submetidas aos tratamentos CTDH e DHDH, que passaram por ciclos de seca, apresentaram uma redução significativa na condutividade hidráulica, sendo que esses dois tratamentos não diferiram entre si (Fig. 7A).

A condutividade hidráulica da folha (K_{leaf}) foi fortemente influenciada pela restrição hídrica nos tratamentos CTDH (controle na geração parental, com um ciclo de seca na geração F1) e DHDH (um ciclo de seca tanto na geração parental quanto na F1). Apesar disso, não foram observadas diferenças estatísticas entre esses dois tratamentos. Por outro lado, no tratamento controle, como esperado, as plantas que não foram submetidas a nenhuma restrição hídrica apresentaram valores significativamente maiores de condutividade hidráulica da folha (Fig. 7B).

A condutividade hidráulica das raízes até as folhas (K_{plant}) foi significativamente reduzida nos tratamentos CTDH (controle na geração parental, com um ciclo de seca na geração F1) e DHDH (um ciclo de seca tanto na geração parental quanto na F1), embora não tenham apresentado diferenças estatísticas entre si. Por outro lado, os tratamentos controle CTCT (plantas que não passaram por seca em nenhuma geração) e DHCT (plantas que passaram por seca na geração parental, mas não na geração F1) exibiram maiores valores de condutividade hidráulica, também sem diferenças estatísticas entre eles (Fig. 7C).



Figura 7. Transporte de água: Condutividade hidráulica do caule (K_{stem}), folha (K_{leaf}) e planta ($K_{plan}t$) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

4.2.4 Curvas pressão-volume

Os parâmetros avaliados na curva de pressão-volume apresentaram respostas diferenciadas entre os tratamentos. O potencial osmótico na reidratação completa (Π_0 (MPa)) e o potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP} (Mpa)) não mostraram diferenças significativas entre os tratamentos CTCT, DHCT, CTDH e DHDH (Fig. 8A e Fig. 8E, respectivamente). O conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor (RWC_{TLP}) foi maior no tratamento DHCT, seguido por CTCT e DHDH, enquanto CTDH apresentou o menor valor (Fig. 8B). O conteúdo de água saturada (SWC) foi mais baixo no tratamento CTCT em comparação aos demais, enquanto DHCT, CTDH e DHDH não diferiram estatisticamente (Fig. 8C). A elasticidade da parede celular (ϵ) foi mais elevada em DHCT, seguido por CTCT, enquanto os menores valores foram observados em CTDH e DHDH (Fig. 8D). Por fim, a capacitância total (C_{FT}) foi significativamente maior em DHCT, intermediária em CTCT e menor nos tratamentos CTDH e DHDH, que não diferiram entre si (Fig. 8F).



Figura 8. Curvas de pressão-volume em plantas submetidas a diferentes condições de irrigação: CTCT (plantas que não passaram por seca em nenhuma geração), DHCT (plantas que passaram por seca na geração parental, mas não na geração F1), CTDH (plantas que passar por seca na geração F1) e DHDH (plantas que passaram por seca em ambas as gerações). Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

4.2.5 Caracterização estomática

As características morfológicas das folhas, em relação aos estômatos, foram alteradas em resposta aos dez dias de seca, apresentando variações significativas entre os diferentes tratamentos analisados (Tabela 2). O tamanho dos estômatos (*S*) foi reduzido nos tratamentos submetidos ao déficit hídrico na geração F2, em ambas as faces foliares. A densidade estomática (*D*) também apresentou redução nos tratamentos CTDH e DHDH em ambas as faces da folha. Já os valores de condutividade estomática máxima (g_{wmax}) não exibiram diferenças estatisticamente significativas em nenhum dos tratamentos ou faces foliares. Por fim, o tamanho do par de células-guarda (a_{gc}) foi menor nos tratamentos que enfrentaram déficit hídrico na geração F2.

Tabela 2. Caracterização estomática na face foliar abaxial e adaxial em plantas de *Glycine max*, submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$). Abreviações: tamanho do estômato (S), densidade estomática (D), condutividade estomática máxima (g_{wmax}) e tamanho do par de células-guarda (a_{gc}).

	Tratamento	S	(µm ²)	D	(mm ⁻²)	gwmax (m	ol m ⁻² s- ¹)	Agc (mm ²)		
	CTCT	329,57	± 5,28 a	286,7	\pm 5,35 a	0,0052	\pm 0,01 a	0,0021	\pm 0,00 a	
Abaxial	DHCT	330,71	\pm 7,14 a	288,5	\pm 6,24 a	0,0064	$\pm 0,02$ a	0,0021	\pm 0,00 a	
	CTDH	214,14	\pm 16,76 b	277,8	$\pm 4,57$ b	0,0058	$\pm 0,03$ a	0,0013	± 0,00 b	
	DHDH	193,93	\pm 5,01 b	267,9	\pm 7,01 b	0,0056	$\pm0,02$ a	0,0012	\pm 0,00 b	
	Tratamento	S (µm ²)		$D (mm^{-2})$		gwmax (m	$m^{-2} s^{-1}$	$Agc (mm^2)$		
	CTCT	310,52	± 0,89 a	288,8	± 3,29 a	0,065	\pm 0,00 a	0,002	± 0,00 a	
Adaxial	DHCT	329,37	± 19,09 a	288,6	± 5,34 a	0,068	± 0,01 a	0,002	± 0,00 a	
	CTDH	191,87	± 11,36 b	131,2	± 1,97 b	0,061	\pm 0,02 a	0,001	± 0,00 b	
	DHDH	214,20	± 6,57 b	141,3	± 1,37 b	0,067	\pm 0,03 a	0,001	± 0,00 b	

4.2.6 Massa seca raiz e folhas

O evento de restrição hídrica teve um impacto significativo na massa seca da raiz (Fig. 9A). Os tratamentos controle CTCT e DHCT apresentaram os maiores valores de massa seca de raiz, sem diferença estatística entre eles. Por outro lado, as plantas submetidas aos tratamentos CTDH e DHDH, que passaram por ciclos de seca, apresentaram uma redução significativa na massa seca de raiz, sendo que esses dois tratamentos não diferiram entre si. Em relação à massa seca da folha (Fig. 9B), os tratamentos controle CTCT e DHCT exibiram os maiores valores, sem diferença estatística entre eles. Já os tratamentos CTDH e DHDH apresentaram os menores valores de massa seca da folha, indicando o impacto negativo da restrição hídrica nesses tratamentos, sendo que esses dois tratamentos também não diferiram entre si.



Figura 9. Massa seca de raiz (A) e folha (B) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Para cada tratamento, o primeiro par de letras da sigla representa a condição de cultivo da geração parental (CT – irrigada; ou DH – seca), enquanto o segundo par representa a condição a qual a geração atual foi submetida. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

4.2.7 Conteúdo de água, caule e raiz

A restrição hídrica influenciou de forma significativa o conteúdo de água nas folhas (Fig. 10A). Os tratamentos CTDH e DHDH apresentaram os maiores valores de conteúdo de água nas folhas, sem diferença estatística entre eles. Por outro lado, os tratamentos CTCT e DHCT exibiram valores significativamente menores, também sem diferença estatística entre si. No caso do conteúdo

de água do caule (Fig. 10B) e da raiz (Fig. 10C), não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos. Todos os grupos apresentaram valores similares, indicando que esses parâmetros não foram afetados pela restrição hídrica.



Figura 10. Conteúdo de água nas folhas (A), caule (B) e raiz (C) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

4.2.8 Dados Bioquímicos

A restrição hídrica influenciou as atividades bioquímicas analisadas. A atividade da enzima APX (Fig. 11A) foi maior nos tratamentos CTDH e DHDH, com o maior valor observado no tratamento DHDH. Os tratamentos CTCT e DHCT apresentaram valores menores, com o menor valor no tratamento CTCT, sendo esses dois estatisticamente iguais. Para a atividade da enzima POX (Fig. 11B), os tratamentos CTDH e DHDH também apresentaram os maiores valores, sem diferença estatística entre eles, enquanto os tratamentos CTCT e DHCT exibiram valores significativamente menores, sem diferença entre si. No caso da atividade da enzima SOD (Fig. 11C), houve diferença significativa entre os tratamentos. A atividade da enzima CAT (Fig. 11D) foi significativamente maior no tratamento DHDH, enquanto os tratamentos CTCT, DHCT e CTDH apresentaram valores mais baixos e estatisticamente semelhantes entre si. Por fim, os níveis de MDA (indicador de peroxidação lipídica, Fig. 11E) foram mais elevados nos tratamentos CTDH e DHDH, com o maior valor observado no tratamento DHDH. Os tratamentos CTCT e DHCT exibiram os menores valores, com diferença significativas em relação aos demais.



Figura 11. Atividade das enzimas APX (A), POX (B), SOD (C), CAT (D) e níveis de MDA (E) em plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca somente na geração F1 e (DHDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0,05$).

4.2.9 Potencial osmótico

O potencial osmótico nas folhas (ψ_s) foi fortemente afetado pela condição hídrica em diferentes tratamentos. O tratamento DHDH (um ciclo de seca tanto na geração parental quanto na F1) apresentou os valores mais baixos de potencial osmótico, indicando uma maior acumulação de solutos, possivelmente como uma resposta adaptativa ao estresse hídrico. Este valor foi significativamente menor em comparação aos demais tratamentos, como evidenciado pela letra "a" na comparação estatística. Por outro lado, nos tratamentos CTCT, DHCT e CTDH, que envolvem diferentes combinações de condições hídricas controladas e secas, os valores de ψ_s foram similares entre si, com diferenças estatisticamente não significativas, marcadas pela letra "b" na figura (Fig. 12).



Figura 12 – Potencial osmótico em folhas de plantas de soja submetidas a diferentes condições de irrigação: (CTCT) plantas que não foram submetidas à seca em nenhuma das gerações, (DHCT) plantas que foram submetidas à seca apenas na geração parental, (CTDH) plantas que foram submetidas à seca nas duas gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \le 0.05$).

4.3 Parâmetros fisiológicos geração F2

Para os parâmetros potencial hídrico antemanhã, potencial hídrico ao meio-dia, taxa fotossintética, condutância estomática, taxa transpiratória e eficiência de carboxilação, os tratamentos que não foram submetidos ao déficit hídrico na geração F2 (CTCTCT, CTDHCT, DHCTCT, DHDHCT) não apresentaram diferenças significativas entre si, exibindo valores superiores em

comparação aos tratamentos que passaram por seca na geração F2 (CTCTDH, CTDHDH, DHCTDH, DHDHDH), independentemente das condições hídricas das gerações anteriores. Por outro lado, os tratamentos que foram submetidos ao déficit hídrico na geração F2 (CTCTDH, CTDHDH, DHCTDH, DHDHDH) também não diferiram entre si, mas apresentaram valores inferiores aos tratamentos que não enfrentaram seca nessa geração. Em relação à eficiência do uso da água, foi observado um comportamento inverso. Os tratamentos submetidos à seca na geração F2 (CTCTDH, CTDHDH, DHCTDH, DHDHDH) mostraram maior eficiência no uso da água, sem diferenças significativas entre si, enquanto os tratamentos que não passaram por déficit hídrico (CTCTCT, CTDHCT, DHCTCT, DHDHCT) apresentaram valores menores, também sem variação significativa entre os grupos, a eficiência de carboxilação também seguiu os mesmos padrões dos demais resultados Esses resultados sugerem que a exposição ao estresse hídrico leva as plantas a ajustarem mecanismos que aumentam a eficiência no uso da água, mas com prejuízo para outros processos fisiológicos relacionados à assimilação de carbono (tabela. 3).

Tabela 3. A tabela apresenta dados de parâmetros fisiológicos, tais como, potencial hídrico na antemanhã (D_{am} (MPa)) e potencial hídrico ao meio-dia (Ψ_{md} (MPa)), Taxa de Assimilação Líquida de Carbono (A (µmol CO₂ m⁻² s⁻¹)), Condutância Estomática (gsw (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (Ci/Ca), Transpiração (E (mol H₂O m⁻² s⁻¹)), Eficiência de uso da água (A/E), Eficiência de Carboxilação (A/Ci), medidos em plantas de soja submetidas a diferentes regimes hídricos ao longo de três gerações: (CTCTCT) plantas controle nas três gerações; (CTDHCT) plantas controle na geração parental, submetidas ao déficit hídrico na geração F1 e novamente controle na geração F2; (DHCTCT) plantas expostas ao déficit hídrico na geração parental e irrigadas nas gerações F1 e F2; (DHDHCT) plantas controle nas duas primeiras gerações e submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTCTDH) plantas controle na geração F2; (CTDHDH) plantas controle na geração parental e na geração F1, mas irrigadas na geração F2; (CTDHDH) plantas controle na geração parental e submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTDHDH) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração F2; (CTDHDH) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração F1 e F2; (DHCTDH) plantas submetidas ao déficit hídrico na geração F2; e (DHDHDH) plantas submetidas ao déficit hídrico nas três gerações. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P ≤ 0,05).

Tratamento	Ψ_{am}		Ψ_{am} Ψ_{md}			A g_s			E Ci/Ca			A/E		A/Ci		
CTCTCT	-0,17	±0,01a	-0,78	±0,02 a	20,90	±1,52 a	0,86	±0,06 a	12,22	±0,48 a	0,86	±0,01 a	1,71	±0,12 b	0,06	±0,01 a
CTDHCT	-0,19	±0,01a	-0,75	±0,04 a	21,20	±0,97 a	0,78	±0,06 a	11,55	±0,51 a	0,85	±0,01 a	1,84	±0,08 b	0,06	±0,00 a
DHCTCT	-0,18	±0,01a	-0,77	±0,04 a	23,40	±1,02a	0,94	±0,04 a	12,79	±0,24 a	0,86	±0,01 a	1,83	±0,09 b	0,07	±0,00 a
DHDHCT	-0,19	±0,01a	-0,71	±0,02 a	21,27	±1,21 a	0,81	±0,12 a	11,54	±1,19 a	0,84	±0,02 a	1,92	±0,20 b	0,07	±0,00 a
CTCTDH	-0,28	±0,01b	-1,23	±0,16 b	10,26	±1,39 b	0,10	±0,03 b	2,24	±0,61 b	0,48	±0,06 b	5,21	±0,65 a	0,05	±0,00 b
CTDHDH	-0,33	±0,03b	-1,22	±0,11 b	9,32	±2,06 b	0,10	±0,03 b	2,16	±0,62 b	0,53	±0,04 b	4,68	±0,37 a	0,04	±0,01 b
DHCTDH	-0,28	±0,02b	-1,09	±0,07 b	9,20	±1,66 b	0,08	±0,02 b	1,92	±0,49 b	0,49	±0,04 b	5,08	±0,36 a	0,05	±0,01 b
DHDHDH	-0,24	±0,03b	-1,30	±0,05 b	12,78	±1,27 b	0,16	±0,03 b	3,44	±0,58 b	0,61	±0,03 b	3,90	±0,30 a	0,05	±0,00 b

5 Discussão

5.1 Impacto de ciclos de seca na geração parental (P)

Ciclos de seca podem prejudicar o rendimento e qualidade da soja e acarretam um perigo grave para a segurança alimentar global (Rasheed et al., 2022). Eventos de seca são prejudiciais à biomassa total da planta, condutância estomática, propriedades hidráulicas e fisiológicas e diversas outras características (Basal & Szabó, 2020). Na fase de enchimento de grãos, o estresse hídrico reduz a taxa de crescimento da soja, diminuindo a atividade fotossintética e perturbando a conversão dos assimilados em reservas de armazenamento (Wang et al., 2020). Para um melhor entendimento da função e o fluxo de água nas plantas e em seu ambiente imediato (solo e atmosfera), é de extrema importância compreender e utilizar o conceito de potencial hídrico. O potencial hídrico é medida da energia livre da água por unidade de volume e nos fornece o gradiente e taxa de fluxo da água no contínuo solo-planta-atmosfera (De Swaef et al., 2022). A diminuição do potencial hídrico na antemanhã nas plantas expostas a um (1DH) ou dois (2DH) ciclos de seca indica que o déficit hídrico afetou significativamente o status hídrico das plantas, independentemente do número de ciclos de estresse, refletindo, portanto, a menor disponibilidade de água no solo. A manutenção de um potencial hídrico adequado é crucial para a sobrevivência das plantas, pois afeta diretamente processos como a expansão celular, a abertura estomática e a fotossíntese (Chowdhury et al., 2016).

A alteração no potencial hídrico se refletiu também sobre as trocas gasosas das plantas, embora nesse caso tenha sido possível observar que plantas expostas a um ciclo de seca sofreram danos mais severos, com reduções significativas na taxa de assimilação líquida de carbono, na condutância estomática e na eficiência de carboxilação da Rubisco. O fechamento estomático representa uma das primeiras vias de resposta das plantas à seca, sendo uma aclimatação essencial para manter o potencial hídrico dentre de limites que sustentem o metabolismo vegetal (Alsdurf et al., 2013). Essa estratégia de conservação de água, no entanto, tem um custo significativo para a planta no que se refere à produção de carboidratos. De fato, ao fechar os estômatos, a planta limita a entrada de CO₂, diminuindo as taxas fotossintéticas (Zhao et al., 2020). A relação entre o fechamento estomático e a fotossíntese durante a seca é, portanto, um equilíbrio delicado entre a conservação de água e a manutenção da atividade fotossintética.

Além dos componentes difusivos, é possível que a exposição à seca tenha afetado a atividade de enzimas do processo fotossintético. A razão entre a concentração interna e a concentração ambiente de carbono (C_i/C_a) (Tabela 1) não se diferiu em nenhum dos tratamentos analisados, com isso, pode-se observar que mesmo com uma queda na condutância estomática (g_s) (Tabela 1) e transpiração (E) (Tabela 1) não houve diferença na concentração de carbono interno (C_i) do controle e das plantas que passaram por um ou dois ciclos de seca (1DH;2DH). Este fato pode ser explicado pelo acúmulo de CO₂ na planta, sendo esse acúmulo causado por interrupção de uma das etapas do ciclo do ciclo de Calvin-Benson, resultado esse que se assemelha aos estudos de (Júnior et al., (2019b), onde foi observado uma elevação na concentração interna de carbono (C_i) em plantas de fava branca, fenômeno relacionado ao fato do CO₂ não estar sendo fixado na etapa carboxilativa nas células do mesófilo (França et al., 2022). É interessante observar, ainda, que embora plantas 1DH e 2 DH não tenham apresentado diferenças no potencial hídrico e em g_s , esses tratamentos apresentaram diferentes taxas fotossintéticas. De forma similar, a razão A/C_i nas plantas 2DH esteve mais próxima do controle em comparação com os valores observados em 1DH. Esse fenômeno pode ser explicado por mecanismos de aclimatação diferencial, ou memória à seca, nos quais a exposição repetida ao estresse induz respostas adaptativas, como o ajuste na regulação estomática, a otimização da alocação de recursos e a ativação de vias de defesa antioxidante (Medina, da Rocha, et al., 2023).

A avaliação de parâmetros da curva pressão-volume (PV) em plantas em condição de restrição hídrica é fundamental para compreender as respostas de adaptação a esse estresse, uma vez que fornece informações sobre as relações hídricas das células vegetais. Estudos demonstram que a curva PV é amplamente utilizada para estimar o ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP}) e o potencial osmótico em plena turgidez (π o), parâmetros críticos para prever a resiliência da planta sob condições de seca (Ding et al., 2014; Krieg et al., 2019). Dentre todos os parâmetros analisados, somente o conteúdo de água saturada (SWC) apresentou maior valor nos tratamentos que passaram por um ciclo de seca (1DH) e dois ciclos de seca (2DH), se diferindo do tratamento controle que apresentou menor valor (Tabela 1). SWC reflete a quantidade total de água da folha sob total saturação por quantidade de massa seca (Masumoto et al., 2025). A longevidade de folhas com alto SWC é maior em condições de seca, devido à melhor manutenção do status hídrico (Bartlett et al., 2012) e, portanto, pode representar uma aclimatação da soja ao déficit hídrico.

Os resultados obtidos na geração parental demonstraram a existência da memória à seca nessa cultivar de soja, a qual se manifestou quando a seca foi imposta para a planta uma segunda vez. Resultados similares, analisando apenas uma geração de soja exposta a ciclos repetidos de déficit hídrico, já foram observados para outras cultivares de soja (Alves et al., 2024). Uma pergunta importante, no entanto, ainda persiste: essa memória é capaz de ser repassada à progênie e, em caso positivo, até quando dura essa memória?

5.2 Memória intergeracional na soja

As condições de cultivo da geração parental influenciaram a resposta da geração F1 à seca, sendo possível observar, nessa geração, o impacto da memória intergeracional. Dessa forma, as

plantas submetidas ao déficit hídrico na geração parental (P) e na geração F1 (Fig. 5), especialmente no tratamento DHDH, apresentaram redução significativa no potencial hídrico ao meio-dia (Ψmd), diferindo do tratamento CTDH. Diferentes fatores podem ter contribuído para que as plantas respondessem à seca de forma diferente. Uma das primeiras variáveis que pode influenciar sobremaneira o potencial hídrico consiste na do transporte de água nos tecidos vegetais devido a eventos de embolismo (Al-Yasi et al., 2020). Apesar disso, os parâmetros de condutividade hidráulica (K_{leaf}, K_{plant} e K_{stem}) não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos CTDH e DHDH (Figuras 7A, B e C), sugerindo que outros fatores fisiológicos influenciaram o menor Ψmd em DHDH. Além do transporte de água, outros fatores determinantes do status hídrico celular incluem absorção de água, o acúmulo e os processos envolvidos com a perda de água (Kim et al., 2012). Em relação aos processos de absorção e acúmulo de água, não foram observadas diferenças significativas na massa seca de raiz e nem no conteúdo de água e capacitância foliar entre os tratamentos CTDH e DHDH. De forma similar, a condutância estomática e a transpiração não diferiram entre os tratamentos em restrição hídrica, de forma que os processos envolvidos no transporte, acúmulo e perda de água aparentemente não foram fatores determinantes para a diferença observada no potencial hídrico.

Os tratamentos analisados neste estudo provocaram mudanças estomáticas em resposta à seca, evidenciando um mecanismo adaptativo das plantas para reduzir a perda de água. A diminuição do tamanho e da densidade dos estômatos em ambas as faces epidérmicas resultou na redução da condutância estomática máxima teórica, fator essencial para otimizar o uso da água em condições de déficit hídrico (Hasanuzzaman et al., 2023). Essas alterações estruturais contribuem para a manutenção do potencial hídrico foliar, prevenindo a desidratação excessiva dos tecidos e permitindo a continuidade do metabolismo fotossintético (Xu & Zhou, 2008). No entanto, o estudo indica que, apesar dessas adaptações morfoanatomias, não foi possível detectar um efeito claro da memória parental nesse parâmetro específico, sugerindo que a resposta estomática pode estar mais associada ao estresse hídrico imediato do que a um condicionamento prévio (Tabela 2). Assim, a redução na densidade e no tamanho dos estômatos deve ser interpretada como um ajuste rápido da planta à limitação de água, permitindo um uso mais eficiente dos recursos hídricos sem comprometer a assimilação de carbono (de Sousa et al., 2020).

Já foi observado que características foliares, particularmente aquelas avaliadas por meio de curvas pressão-volume, apresentam forte influência sobre o potencial hídrico vegetal (Leuschner et al., 2019). Embora a maioria dos parâmetros de curva p-v não tenham se alterado entre os tratamentos CTDH e DHDH, uma importante alteração foi observada no módulo de elasticidade, maior em DHDH do que em CTDH. O módulo de elasticidade (ε) (fig. 8D) é um parâmetro fisiológico crucial

que reflete a rigidez ou flexibilidade das células vegetais, influenciando diretamente a capacidade das plantas de manter o turgor e o potencial hídrico sob condições de estresse (Feng et al., 2016). Em plantas com maior módulo de elasticidade, as paredes celulares são mais rígidas, o que significa que elas resistem mais à deformação quando submetidas a mudanças no volume de água, o que pode levar a uma queda mais acentuada no potencial hídrico (Touchette et al., 2014). Em adição, as plantas no tratamento DHDH também apresentaram menor potencial osmótico. O ajustamento osmótico é o processo no qual a planta acumula solutos osmoprotetores em resposta ao estresse hídrico. Esses solutos, como carboidratos e prolina, auxiliam na manutenção do turgor celular e do equilíbrio hídrico (Al-Yasi et al., 2020). Embora o potencial osmótico também possa refletir menor conteúdo de água, é provável que esse não seja o caso, já que não houve diferença no conteúdo de água nas folhas entre os tratamentos CTDH e DHDH. Dessa maneira, o histórico de exposição à seca na geração parental parece ter sido o principal fator envolvido na diminuição do potencial osmótico e na alteração das propriedades da parede celular, com consequente aumento no módulo de elasticidade, fatores que, em conjunto, determinam o menor potencial hídrico em DHDH e apontam para uma estratégia mais agressiva das plantas em função da condição ambiente ao qual as plantas-mãe foram submetidas. Essa estratégia prioriza a maximização da absorção de água. À medida que o solo seca, o potencial hídrico do solo diminui, dificultando a absorção de água pelas plantas (Gavrilescu, 2021). A redução do potencial hídrico nas folhas e raízes é, portanto, uma resposta adaptativa que permite à planta manter um gradiente favorável para a manutenção dos processos de absorção de água em condições de déficit hídrico (Bhattacharya, 2021). Embora essa estratégia possa resultar em rápida depleção da água no solo, pode ser uma resposta importante para culturas que apresentam ciclos de vida curtos, como a soja (Alves et al., 2024).

As plantas submetidas ao tratamento DHDH na geração F1 apresentaram uma redução mais pronunciada na taxa de assimilação líquida de carbono (A) do que as plantas no tratamento CTDH (Figura 6A). A maior queda na capacidade fotossintética não pode ser atribuída à limitações difusivas, já que g_s não apresentou diferenças significativas em comparação ao tratamento CTDH (Figuras 6B e 6D). Esse resultado sugere que o comprometimento na fotossíntese pode estar relacionado a alterações internas das células, possivelmente nos cloroplastos, resultando em uma menor eficiência no processo de assimilação de carbono (Martin & Ruiz-Torres, 1992).Estudos indicam que a exposição repetida à seca pode comprometer a eficiência da fotossíntese, impactando o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Crisp et al., 2016). Além disso, essas respostas podem ser preservadas ou até intensificadas em gerações futuras. Pesquisas apontam que a recorrência do estresse pode levar a uma maior sensibilização a seus efeitos prejudiciais, resultando na redução da atividade fotossintética e em distúrbios no desenvolvimento vegetal (Auge et al., 2023). Embora os efeitos da memória de curto prazo, como a ativação do sistema de defesa diante de estresses bióticos, sejam bem compreendidos, os processos envolvidos na memória inter e transgeracional, especialmente em relação à fotossíntese, ainda necessitam de investigações mais aprofundadas para serem completamente esclarecidos (Jacques et al., 2021).

Em nosso estudo, foi constatado incremento nos níveis de MDA (Fig. 11E) nas plantas do tratamento DHDH. O acúmulo de MDA é um indicativo de estresse oxidativo e está associado a ocorrência de danos em membranas celulares (Sieprawska et al., 2024), o que pode prejudicar vários processos fisiológicos, incluindo a atividade fotossintética (Song et al., 2016; Hnilickova et al., 2021). É provável, portanto, que a menor taxa fotossintética em DHDH seja consequência de uma maior sensibilidade dessas plantas ao agente estressor, o que resultou em danos celulares mais extensos e, consequentemente, em decréscimo na fixação de carbono. Essa maior sensibilidade se reflete na ativação do sistema antioxidante que, apesar de mais robusto, não foi suficiente para impedir o aumento no MDA. Com efeito, no tratamento DHDH observou-se aumento na atividade das enzimas antioxidantes ascorbato peroxidase (APX), superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase (POX) (Fig. 11A, B, C e D). Embora incrementos na atividade enzimática também tenham ocorrido no tratamento CTDH em comparação com o controle, esse aumento foi menos expressivo do que o ocorrido em DHDH, com exceção da enzima POX. Curiosamente, a alteração na atividade das enzimas não ficou restrita aos tratamentos em déficit hídrico, sendo que aumentos na atividade da POX e tendência de aumento na APX também foram observadas nas plantas DHCT em comparação com CTCT (Fig. 11A e C). Convém salientar que ambos os tratamentos, DHCT e CTCT, foram cultivados em condições irrigadas, mas as sementes que originaram o tratamento DHCT são provenientes de uma geração parental exposta à seca. A necessidade de um sistema antioxidante mais robusto mesmo na planta irrigada na geração F1 reforça a hipótese de que a condição de cultivo da geração parental aumentou a ocorrência de danos oxidativos na progênie. Esses resultados são distintos do observado por Lukić et al., (2023), que demonstrou que mudanças no sistema antioxidante reduziram o dano oxidativo em descendentes que enfrentaram condições de estresse similares às das gerações anteriores.

Uma vez demonstrada a existência da memória intergeracional, ainda que como um legado negativo, resta responder até quando essas alterações perduram ao longo de gerações. Na geração F2, para todas as variáveis analisadas, foi possível constatar um efeito do déficit hídrico, diminuindo o potencial hídrico e as trocas gasosas. No entanto, nenhum efeito das condições ancestrais de cultivo foi observado. Esses resultados podem ser devido aos processos de reinicialização e descarte da memória (Sadhukhan et al., 2022), o qual se tornaram ativos na terceira geração e podem ter sido

influenciados pelo fato de que a memória intergeracional resultou em menor fitness para a planta exposta à seca. Alternativamente, é possível que um número maior de eventos de seca, como ocorreu na geração parental, seja necessário para que as características ambientais desencadeiem alterações que podem ser repassadas à progênie.

6 Conclusões

Os resultados obtidos neste estudo sobre os efeitos transgeracionais do déficit hídrico em plantas de soja demonstram que o estresse hídrico recorrente afeta de forma significativa a fisiologia, o metabolismo e a estrutura das plantas, tanto na geração que enfrenta diretamente o estresse quanto nas gerações seguintes. No entanto, embora dentro da geração parental a exposição a ciclos repetidos de seca resultaram em uma resposta adaptativa positiva, na geração F1 a condição de cultivo parental resultou em menor fitnees vegetal, limitando a aplicabilidade da memória como ferramenta para a obtenção de cultivares mais tolerantes. No entanto, na geração F2, não foram observados efeitos significativos das condições de cultivo ancestrais, sugerindo que a memória intergeracional pode ser limitada a uma geração subsequente, possivelmente devido a mecanismos de reinicialização epigenética ou à necessidade de estresses repetidos para a manutenção dessas respostas diferenciais. Esses resultados destacam a complexidade das respostas da soja ao déficit hídrico e a importância de investigar os mecanismos moleculares e fisiológicos subjacentes à memória intergeracional. Os resultados também reforçam a necessidade de adotar estratégias de manejo agrícola que levem em consideração o histórico hídrico das áreas cultivadas, visando minimizar os impactos negativos nas gerações futuras, sobretudo em um cenário de mudanças climáticas globais.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdalla, M., & Ahmed, M. A. (2021). Arbuscular Mycorrhiza Symbiosis Enhances Water Status and Soil-Plant Hydraulic Conductance Under Drought. Frontiers in Plant Science, 12. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.722954

Alsajri, F. A., Wijewardana, C., Bheemanahalli, R., Irby, J. T., Krutz, J., Golden, B., Reddy, V. R., & Reddy, K. R. (2022). *Morpho-Physiological, Yield, and Transgenerational Seed Germination Responses of Soybean to Temperature*. *Frontiers in Plant Science, 13*. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.839270

Alsdurf, J. D., Ripley, T. J., Matzner, S. L., & Siemens, D. H. (2013). *Drought-induced trans*generational tradeoff between stress tolerance and defence: Consequences for range limits? *AoB PLANTS*, 5. https://doi.org/10.1093/aobpla/plt038

Alves de Freitas Guedes, F., Menezes-Silva, P. E., DaMatta, F. M., & Alves-Ferreira, M. (2019a). *Using transcriptomics to assess plant stress memory. Theoretical and Experimental Plant Physiology*, *31*(1), 47–58. https://doi.org/10.1007/s40626-018-0135-0

Alves, R. D. F. B., Menezes-Silva, P. E., Loram-Lourenço, L., Abreu, I. M. P. G., Alencar, K. M., Sousa, L. F., Almeida, S. E. S., Aun, M. A., Silva, M. L. F., Vasconcelos-Filho, S. C., Silva, F. G., Sales, J. F., & Farnese, F. S. (2024). *Exploring the coordinated hydraulic plasticity across organs in soybean plants exposed to drought cycles*. *Environmental and Experimental Botany*, 226. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105871

Al-Yasi, H., Attia, H., Alamer, K., Hassan, F., Ali, E., Elshazly, S., Siddique, K. H. M., & Hessini, K. (2020). *Impact of drought on growth, photosynthesis, osmotic adjustment, and cell wall elasticity in Damask rose*. *Plant Physiology and Biochemistry*, *150*, 133–139. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.038

Anderson, M. C., Zolin, C. A., Sentelhas, P. C., Hain, C. R., Semmens, K., Tugrul Yilmaz, M., Gao, F., Otkin, J. A., & Tetrault, R. (2016). *The Evaporative Stress Index as an indicator of agricultural drought in Brazil: An assessment based on crop yield impacts*. *Remote Sensing of Environment*, *174*, 82–99. https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.11.034

Arya, H., Singh, M. B., & Bhalla, P. L. (2021). *Towards Developing Drought-smart Soybeans*.
In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 12). Frontiers Media S.A. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.750664

Auge, G., Hankofer, V., Groth, M., Antoniou-Kourounioti, R., Ratikainen, I., & Lampei, C. (2023). *Plant environmental memory: implications, mechanisms and opportunities for plant*

scientists and beyond. In *AoB PLANTS* (Vol. 15, Issue 4). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/aobpla/plad032

Bartlett, M. K., Scoffoni, C., & Sack, L. (2012). *The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. Ecology Letters*, *15*(5), 393–405. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x

Basal, O., & Szabó, A. (2020). *Physiology, yield and quality of soybean as affected by drought stress. Asian Journal of Agriculture and Biology*, 8(3), 247–252. https://doi.org/10.35495/AJAB.2019.11.505

Bhattacharya, A. (2021). Soil Water Deficit and Physiological Issues in Plants. In Soil Water Deficit and Physiological Issues in Plants. Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-33-6276-5

Bilichak, A., & Kovalchuk, I. (2016). *Transgenerational response to stress in plants and its application for breeding*. *Journal of Experimental Botany*, 67(7), 2081–2092. https://doi.org/10.1093/jxb/erw066

Cakmak, I., & Horst, W. J. (1991). *Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (Glycine max). Physiologia Plantarum, 83*(3), 463–468. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb00121.x

Chowdhury, J., Karim, M., Khaliq, Q., Ahmed, A., & Khan, M. (2016). *Effect of drought stress* on gas exchange characteristics of four soybean genotypes. Bangladesh Journal of Agricultural Research, 41(2), 195–205. https://doi.org/10.3329/bjar.v41i2.28215

CONAB, C. N. de A. (2024). ACOMPANHAMENTO DA SAFRA BRASILEIRA - SAFRA 2023/24 120 LEVANTAMENTO.

Crisp, P. A., Ganguly, D., Eichten, S. R., Borevitz, J. O., & Pogson, B. J. (2016a). *Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. Science Advances*, 2(2). https://doi.org/10.1126/sciadv.1501340

Cui, Y., Ning, S., Jin, J., Jiang, S., Zhou, Y., & Wu, C. (2021). Quantitative lasting effects of drought stress at a growth stage on soybean evapotranspiration and aboveground BIOMASS. Water (Switzerland), 13(1). https://doi.org/10.3390/w13010018

de Sousa, L. F., de Menezes-Silva, P. E., Lourenço, L. L., Galmés, J., Guimarães, A. C., da Silva, A. F., dos Reis Lima, A. P., Henning, L. M. M., Costa, A. C., Silva, F. G., & Farnese, F. dos S. (2020). *Improving water use efficiency by changing hydraulic and stomatal characteristics in*

soybean exposed to drought: the involvement of nitric oxide. Physiologia Plantarum, *168*(3), 576–589. https://doi.org/10.1111/ppl.12983

De Swaef, T., Pieters, O., Appeltans, S., Borra-Serrano, I., Coudron, W., Couvreur, V., Garre, S., Lootens, P., Nicolaï, B., Pols, L., Saint Cast, C., Šalagovič, J., Van Haeverbeke, M., Stock, M., & Wyffels, F. (2022). *On the pivotal role of water potential to model plant physiological processes*. *In Silico Plants*, *4*(1), 1–28. https://doi.org/10.1093/insilicoplants/diab038

Ding, Y., Zhang, Y., Zheng, Q. S., & Tyree, M. T. (2014). *Pressure-volume curves: Revisiting the impact of negative turgor during cell collapse by literature review and simulations of cell micromechanics. New Phytologist*, 203(2), 378–387. https://doi.org/10.1111/nph.12829

Dong, S., Jiang, Y., Dong, Y., Wang, L., Wang, W., Ma, Z., Yan, C., Ma, C., & Liu, L. (2019). *A study on soybean responses to drought stress and rehydration.* Saudi Journal of Biological Sciences, 26(8), 2006–2017. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.08.005

Feng, W., Lindner, H., Robbins, N. E., & Dinneny, J. R. (2016). Growing out of stress: The role of cell- and organ-scale growth control in plant water-stress responses. In Plant Cell (Vol. 28, Issue 8, pp. 1769–1782). American Society of Plant Biologists. https://doi.org/10.1105/tpc.16.00182

Fu, Y., Li, P., Mounkaila Hamani, A. K., Wan, S., Gao, Y., & Wang, X. (2023). *Effects of Single* and Combined Drought and Salinity Stress on the Root Morphological Characteristics and Root Hydraulic Conductivity of Different Winter Wheat Varieties. *Plants*, 12(14). https://doi.org/10.3390/plants12142694

Gavrilescu, M. (2021). *Water, soil, and plants interactions in a threatened environment*. In *Water (Switzerland)* (Vol. 13, Issue 19). MDPI. https://doi.org/10.3390/w13192746

Hasanuzzaman, M., Zhou, M., & Shabala, S. (2023). *How Does Stomatal Density and Residual Transpiration Contribute to Osmotic Stress Tolerance? In Plants* (Vol. 12, Issue 3). MDPI. https://doi.org/10.3390/plants12030494

Jacques, C., Salon, C., Barnard, R. L., Vernoud, V., & Prudent, M. (2021). *Drought stress memory at the plant cycle level: A review.* In *Plants* (Vol. 10, Issue 9). MDPI. https://doi.org/10.3390/plants10091873

Júnior, S. G. J., Moraes, J. G. L., da Silva, F. D. B., Silva, B. D. N., de Sousa, G. G., de Oliveira,L. L. B., & Mesquita, R. O. (2019). *Physiological responses of fava genotypes (Phaseolus*

lunatus L.) submitted to water stress cultivated in the state of Ceará. Revista Brasileira de Meteorologia, 34(3), 413–422. https://doi.org/10.1590/0102-7786343047

Kim, Y. C., Glick, B. R., Bashan, Y., & Ryu, C. M. (2012). Enhancement of plant drought tolerance by microbes. *In Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (Vol. 9783642326530, pp. 383–413). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_15

Krieg, C. P., Watkins, J. E., & McCulloh, K. A. (2019). *A new protocol for psychrometric pressure–volume curves of fern gametophytes. Applications in Plant Sciences*, 7(5). https://doi.org/10.1002/aps3.1248

Lai, Z., Zhang, K., Liao, Z., Kou, H., Pei, S., Dou, Z., Bai, Z., & Fan, J. (2024). Stem Hydraulic Conductance, Leaf Photosynthesis, and Carbon Metabolism Responses of Cotton to Short-Term Drought and Rewatering. Agronomy, 14(1). https://doi.org/10.3390/agronomy14010071

Leuschner, C., Wedde, P., & Lübbe, T. (2019). *The relation between pressure–volume curve traits and stomatal regulation of water potential in five temperate broadleaf tree species*. *Annals of Forest Science*, 76(2). https://doi.org/10.1007/s13595-019-0838-7

Liu, H., Able, A. J., & Able, J. A. (2022). *Priming crops for the future: rewiring stress memory*. In *Trends in Plant Science* (Vol. 27, Issue 7, pp. 699–716). Elsevier Ltd. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.015

Lukić, N., Schurr, F. M., Trifković, T., Kukavica, B., & Walter, J. (2023). *Transgenerational* stress memory in plants is mediated by upregulation of the antioxidative system. *Environmental* and *Experimental* Botany, 205. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105129

Martin, B., & Ruiz-Torres, N. A. (1992). Effects of Water-Deficit Stress on Photosynthesis, ItsComponents and Component Limitations, and on Water Use Efficiency in Wheat (TriticumaestivumL.)'.InPlantPhysiol(Vol.https://academic.oup.com/plphys/article/100/2/733/6085981

Masumoto, T., Hashimoto, Y., Ito, T., Takahashi, K., & Makita, N. (2025). *Pressure-volume curves of fine roots reveal intraspecific variation across different elevations in a subalpine forest. Journal of Plant Research*. https://doi.org/10.1007/s10265-025-01618-8

Medina, I. R., da Rocha, G. H., & Pereira, E. G. (2023). *Photosynthetic adjustments and proline concentration are probably linked to stress memory in soybean exposed to recurrent drought*. *Ciencia e Agrotecnologia*, 47. https://doi.org/10.1590/1413-7054202347015322

Medina, I. R., Rocha, G. H. da, & Pereira, E. G. (2023). *Photosynthetic adjustments and proline concentration are probably linked to stress memory in soybean exposed to recurrent drought. Ciência e Agrotecnologia*, 47, 12. https://doi.org/10.1590/1413-7054202347015322

Megha Sharma, Pankai Kumar, Mohammad ian, Vipasha Verma, Rajnish Sharma, B. B. (2022). *Understanding plant stress memory response for abiotic stress resilience: Molecular insights and prospects. Plant Physiology and Biochemistry*, *179*, 10–24.

Oberkofler, V., Pratx, L., & Bäurle, I. (2021). *Epigenetic regulation of abiotic stress memory: maintaining the good things while they last*. In *Current Opinion in Plant Biology* (Vol. 61). Elsevier Ltd. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102007

Rasheed, A., Mahmood, A., Maqbool, R., Albaqami, M., Sher, A., Sattar, A., Bakhsh, G., Nawaz, M., Hassan, M. U., Al-Yahyai, R., Aamer, M., Li, H., & Wu, Z. (2022). *Key insights to develop drought-resilient soybean: A review*. *Journal of King Saud University - Science*, *34*(5), 102089. https://doi.org/10.1016/j.jksus.2022.102089

Rossi, J. B., Ruhoff, A., Fleischmann, A. S., & Laipelt, L. (2023). *Drought Propagation in Brazilian Biomes Revealed by Remote Sensing. Remote Sensing*, 15(2). https://doi.org/10.3390/rs15020454

Sadhukhan, A., Prasad, S. S., Mitra, J., Siddiqui, N., Sahoo, L., Kobayashi, Y., & Koyama, H. (2022). *How do plants remember drought? In Planta* (Vol. 256, Issue 1). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. https://doi.org/10.1007/s00425-022-03924-0

Santos, S. M. (2021). *Estresse hídrico em plantas : uma revisão Water stress in plants : a review Estrés hídrico en las plantas : una revisión. Research, Society and Development, 2021, 1–7.*

Sieprawska, A., Rudolphi-Szydło, E., Skórka, M., Telk, A., & Filek, M. (2024). Assessment of the oxidative stress intensity and the integrity of cell membranes under the manganese nanoparticles toxicity in wheat seedlings. Scientific Reports, 14(1). https://doi.org/10.1038/s41598-024-53697-7

Silva, P. E. M., Cavatte, P. C., Morais, L. E., Medina, E. F., & DaMatta, F. M. (2013). The functional divergence of biomass partitioning, carbon gain and water use in Coffea

canephora in response to the water supply: Implications for breeding aimed at improving drought tolerance. Environmental and Experimental Botany, 87, 49–57. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.09.005

Simonin, K. A., Burns, E., Choat, B., Barbour, M. M., Dawson, T. E., & Franks, P. J. (2015). *Increasing leaf hydraulic conductance with transpiration rate minimizes the water potential drawdown from stem to leaf. Journal of Experimental Botany*, *66*(5), 1303–1315. https://doi.org/10.1093/jxb/eru481

Sintaha, M., Man, C.-K., Yung, W.-S., Duan, S., Li, M.-W., & Lam, H.-M. (2022). Drought Stress Priming Improved the Drought Tolerance of Soybean. Plants, 11(21), 2954. https://doi.org/10.3390/plants11212954

Song, X., Wang, Y., & Lv, X. (2016). *Responses of plant biomass, photosynthesis and lipid peroxidation to warming and precipitation change in two dominant species (Stipa grandis and Leymus chinensis) from North China Grasslands*. *Ecology and Evolution*, 6(6), 1871–1882. https://doi.org/10.1002/ece3.1982

Sperry, J. S., & Love, D. M. (2015). What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. In New Phytologist (Vol. 207, Issue 1, pp. 14–27). https://doi.org/10.1111/nph.13354

Sperry, J. S., Stiller, V., & Hacke, U. G. (2003). *Opportunities and Unresolved Issues*. *Agrono*. *J*, 1362–1370.

Tardieu, F., Simonneau, T., & Muller, B. (2024). *The Physiological Basis of Drought Tolerance in Crop Plants: A Scenario-Dependent Probabilistic Approach.* 47, 6. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817

Tomasella, J., Cunha, A. P. M. A., Simões, P. A., & Zeri, M. (2023). Assessment of trends, variability and impacts of droughts across Brazil over the period 1980–2019. Natural Hazards, 116(2), 2173–2190. https://doi.org/10.1007/s11069-022-05759-0

Touchette, B. W., Marcus, S. E., & Adams, E. C. (2014). Bulk elastic moduli and solute potentials in leaves of freshwater, coastal and marine hydrophytes. Are marine plants more rigid? AoB PLANTS, 6. https://doi.org/10.1093/aobpla/plu014

Vital, R. G., Müller, C., Freire, F. B. S., Silva, F. B., Batista, P. F., Fuentes, D., Rodrigues, A. A., Moura, L. M. F., Daloso, D. M., Silva, A. A., Merchant, A., & Costa, A. C. (2022).
Metabolic, physiological and anatomical responses of soybean plants under water deficit and

high temperature condition. Scientific Reports, 12(1). https://doi.org/10.1038/s41598-022-21035-4

Wang, C., Linderholm, H. W., Song, Y., Wang, F., Liu, Y., Tian, J., Xu, J., Song, Y., & Ren, G. (2020). *Impacts of drought on maize and soybean production in northeast China during the past five decades. International Journal of Environmental Research and Public Health*, *17*(7). https://doi.org/10.3390/ijerph17072459

Wijewardana, C., Raja Reddy, K., Jason Krutz, L., Gao, W., & Bellaloui, N. (2019). *Drought* stress has transgenerational effects on soybean seed germination and seedling vigor. *PLoS* ONE, 14(9). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214977

Xia, X. J., Gao, C. J., Song, L. X., Zhou, Y. H., Shi, K., & Yu, J. Q. (2014). *Role of H2O2 dynamics in brassinosteroid-induced stomatal closure and opening in Solanum lycopersicum. Plant, Cell and Environment, 37*(9), 2036–2050. https://doi.org/10.1111/pce.12275

Xu, Z., & Zhou, G. (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. Journal of Experimental Botany, 59(12), 3317–3325. https://doi.org/10.1093/jxb/ern185

Zhao, W., Liu, L., Shen, Q., Yang, J., Han, X., Tian, F., & Wu, J. (2020). *Effects of water stress on photosynthesis, yield, and water use efficiency in winter wheat. Water (Switzerland), 12*(8). https://doi.org/10.3390/W12082127