

## ESTRESSE AMBIENTAL NA CULTURA DA SOJA

Alessandra Maria de Lima Naoe<sup>1</sup>  
Joenes Mucci Peluzio<sup>2</sup>  
Josineide Pereira de Sousa<sup>3</sup>

### RESUMO

O presente trabalho traz uma abordagem sobre os principais mecanismos envolvidos nas respostas fisiológicas da soja quando submetida à estresse ambiental. Devido à grande importância econômica da soja como fonte proteica e de óleo, é necessário compreender como fatores abióticos influenciam em sua composição química. A disponibilidade hídrica e temperatura são considerados fatores ambientais de maior impacto na produção e definição da qualidade dos grãos. O déficit hídrico afeta processos fisiológicos na soja e leva a alteração do teor de óleo e proteínas no grão, especialmente quando associado às altas temperaturas. O regime hídrico tem sofrido alterações contínuas e tornado as chuvas mal distribuídas, coincidindo períodos de longas estiagens em épocas de safra. Por isso, existe a necessidade em ampliar os estudos sobre os mecanismos fisiológicos envolvidos nas respostas da planta nessas condições ambientais adversas para que seja possível a aplicação de tecnologias de manejo que permitam minimizar esses efeitos.

**Palavras-chave:** Proteína. Óleo. Fisiologia.

### ABSTRACT

The present work makes an approach on the main mechanisms involved in the physiological responses of soybean when subjected to environmental stress. Due to the great economic importance of soybean as a source of protein and oil, it is necessary to understand how abiotic factors influence its chemical composition. Availability hydric and temperature are considered environmental factors with the greatest impact on the production and definition of grain quality. The water deficit affects a series of physiological processes in soybean and leads to the alteration of the oil and protein content in the grain, especially when associated with high temperatures. The hydric regime has undergone continuous changes and made the rains scarcely distributed, coinciding periods of long droughts in times of harvest. Therefore, there is a need to broaden the studies on the physiological mechanisms involved in the plant responses in these adverse environmental conditions, so that it is possible to apply management technologies to minimize these effects.

**Keywords:** Oil. Protein. Physiological.

### INTRODUÇÃO

A soja representa uma das mais importantes culturas agrícolas na economia mundial, sendo amplamente utilizada como fonte proteica na alimentação animal, humana e na produção de óleo para indústria alimentícia e de biocombustível. De acordo com o Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA), para a safra de 2016/2017, estima-se uma produção global recorde de 333,2 milhões de toneladas, o que significa um aumento de 20,2 milhões de toneladas no volume colhido na safra 2015/16. Ainda de acordo com a USDA, os Estados Unidos se mantêm como maior produtor mundial do grão com 106,9 milhões de toneladas,

<sup>1</sup> Doutoranda no programa de pós graduação em Rede BIONORTE. Universidade Federal do Tocantins - Avenida NS 15, Norte, 109 - Plano Diretor Norte, Palmas - TO, 77001-090. Tel: 63 32328029. E-mail: alima@uft.edu.br

<sup>2</sup> Professor Adjunto da Universidade Federal do Tocantins, Doutor em Genética e Melhoramento pela Universidade Federal de Viçosa. E-mail: joenesp@uft.edu.br

<sup>3</sup> Pós-graduação em Química do Petróleo pela Universidade Federal de Lavras. Universidade Federal do Tocantins. E-mail: jps@uft.edu.br

seguido do Brasil com 96,2 milhões de toneladas.

Mesmo com todo avanço na produção do grão, no Brasil, há um cenário de queda de 0,8% para a safra 2016/2017, passando de 96,2 para 95,4 milhões de toneladas. Essa redução pode ser explicada pelas adversidades climáticas ocorridas nesse período, como as estiagens prolongadas e altas temperaturas (CONAB, 2016).

O grão da soja possui em média 40% de proteína e 20% de óleo e esses teores correlacionam-se negativamente (RODRIGUES et al., 2010). De acordo com Veiga et al. (2010) a composição química do grão pode variar em função de fatores genéticos e ambientais. Dentre os fatores ambientais, a disponibilidade hídrica, associada às épocas de semeadura, é considerada o fator de maior impacto na produção e qualidade dos grãos.

A água representa em média 90% do peso da planta de soja, atuando em todos os processos fisiológicos e bioquímicos, inclusive na biossíntese de óleo e proteínas na semente. Por isso, a disponibilidade hídrica no solo é fator determinante para o seu desenvolvimento (MORANDO et al., 2014). Outro aspecto importante associado ao déficit hídrico é a temperatura. Pípolo (2002) observou alterações na disponibilidade de nitrogênio para os grãos e, conseqüentemente, alteração no teor de proteínas em temperaturas elevadas.

Dessa forma, os programas de melhoramento buscam a seleção de genótipos que tolerem melhor condições de déficit hídrico e altas temperaturas, mantendo boa produtividade e qualidade dos grãos, e os efeitos ambientais são determinantes na expressão dessas características. Vale lembrar que além da proteína, hoje se busca óleos de boa qualidade, devido à sua inserção na cadeia produtiva dos bicompostíveis.

O presente estudo é uma revisão bibliográfica sobre lipídeos e proteínas em sementes de soja e como o efeito de fatores ambientais influencia a biossíntese desses compostos.

## 1. A CULTURA DA SOJA

A soja pertence à família *Leguminosae* e ao gênero *Glycine*, que compreende várias espécies, sendo a *Glycine max* (L.) Merrill a forma comercial cultivada atualmente (CARUSO, 1997). É uma planta que possui grande variabilidade genética, tanto no ciclo vegetativo como reprodutivo, sendo influenciada também por fatores ambientais (BORÉM 2005); (GAVA, 2014).

É uma espécie de dias curtos e bastante sensível ao fotoperíodo (BOORMMAN, 2009). Em regiões de baixa latitude e/ou cultivada em épocas do ano que se caracteriza por dias de curta duração em relação à luminosidade, ocorre a antecipação da floração e a redução do porte das plantas com perdas na produtividade.

A classificação dos estádios de desenvolvimento da cultura da soja proposto por Fehr e Caviness (1977) é utilizada para descrever como a planta se desenvolve. Essas informações possibilitam saber em qual fase de desenvolvimento a planta é mais suscetível à variações ambientais. Com isso, torna-se possível formular estratégias de manejo da cultura, como na aplicação de insumos e na irrigação. É importante destacar que cada estágio de desenvolvimento da cultura tem uma exigências hídrica e nutricional específicas.

Esse sistema divide o estágio fenológico da cultura em estágio cotiledonar

(VC) e estágio vegetativo (VE), que vai da germinação até o período que antecede a floração, e estágio reprodutivo (R), que tem início com a floração até o final do ciclo.

A exigência hídrica da cultura durante o ciclo varia de 450 a 800 mm dependendo de fatores como clima, manejo e variedade. A soja atinge a máxima exigência hídrica nas fases de floração e enchimento dos grãos (7 a 8 mm dia<sup>-1</sup>) (EMBRAPA, 1999). O estresse hídrico nestes períodos pode ocasionar problemas fisiológicos e consequente redução de produtividade (GAVA, 2014).

A cultura tem como exigência a faixa de temperatura ótima entre 20°C e 30°C. O crescimento vegetativo é baixo ou nulo em temperaturas abaixo de 10°C, e acima de 40°C ocorrem efeitos adversos no metabolismo, reduzindo o crescimento da planta, sendo agravado em condições de déficit hídrico (FARIAS et al., 2007; FERRARI et al., 2015).

Os principais Estados produtores trabalham com a safra de verão, uma vez que coincide com o período das chuvas. Uma exceção é a soja cultivada no período de entressafra, em condições de várzea irrigada, em regime de sub-irrigação, na região de Formoso do Araguaia, no Estado do Tocantins (PELUZIO, et al., 2005).

Além disso, Peluzio et al.(2005) e Santos et al. (2011) chamam a atenção para a produção de sementes na entressafra. Neste período, as baixas temperaturas noturnas, possibilitam a obtenção de sementes de boa qualidade, o que é interessante do ponto de vista econômico. Contudo, altas temperaturas associadas à veranicos durante as safra vem causando prejuízos aos agricultores, acumulando perdas em produtividade e qualidade nos grãos e sementes.

## 2. BIOSÍNTESE DE LIPÍDEOS

Os organismos vegetais possuem a capacidade de fixar dióxido de carbono e transformá-los em outros compostos por meio da fotossíntese. Na respiração ocorre a degradação desses compostos com produção de energia, esqueletos de carbono e assimilados que são utilizados para síntese de outros componentes celulares como proteínas e lipídeos (PÍPOLO, 2002).

Com relação à produção de lipídeos pelas plantas, existem dois tipos de biossíntese, os glicerolipídeos polares que formam as bicamadas lipídicas das membranas celulares, e os triacilgliceróis que são as gorduras e óleos de reserva (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Os lipídios de reserva são formas importantes de armazenamento de carbono em muitas sementes. Na maioria das sementes, os triacilgliceróis são armazenados no citoplasma das células do cotilédone ou endosperma, em organelas chamadas de oleossomos, também conhecidas como esferossomos ou corpos lipídicos (TAIZ; ZEIGER, 2004).

Os lipídeos são formados a partir de ácidos graxos que são ácidos carboxílicos com cadeias hidrocarbonadas de 4 a 36 átomos de carbono. Em alguns, essa cadeia é totalmente saturada e não ramificada, em outros contém uma ou mais insaturações (LEHNINGER et al., 1995). Na síntese de triacilgliceróis, as moléculas de ácidos graxos são unidas por ligações ésteres aos três grupos hidroxilas do glicerol.

Os ácidos graxos são sintetizados no estroma dos cloroplastos, especificamente nos plastídeos. Durante a fotossíntese, são formados complexos redutores como o NADH (Nicotinamida Adenina dinucleotídeo) e acetil-CoA, esse processo envolve a condensação cíclica de unidades de dois carbonos nas quais o

acetil-CoA é o precursor. A acetil-CoA, por sua vez, é formada a partir de carboidratos (sacarose) dando origem ao piruvato, que serve de substrato na glicólise fechando o ciclo do acetil-CoA. A partir daí a acetil-CoA dá origem a uma enzima com 3 carbonos chamada malonil-CoA, que serve como substrato para a biossíntese dos ácidos graxos. Essa reação envolve a biotina e o consumo de ATP, fornecidos pela fotossíntese (LEHNINGER, 2002).

A inserção de carbonos no substrato malonil-CoA envolve a adição sequencial de dois átomos de carbono por ciclo, provenientes do acetil-CoA, e libera uma molécula de CO<sub>2</sub>. Este processo sintético é catalisado por um complexo multienzimático chamado de ácido-graxo-sintase. Quando o comprimento da cadeia atinge 16 carbonos (palmitato), este abandona o ciclo e acumula-se no retículo endoplasmático como ácido graxo livre. Os ácidos graxos saturados de cadeia longa (maior que 16 átomos de carbono) são sintetizados a partir do palmitato, onde a alongação ocorre por adição de grupos acetila através da ação do sistema de alongamento dos ácidos graxos presentes no retículo endoplasmático liso (LEHNINGER et al., 1995; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Os ácidos graxos sintetizados nos plastídeos, em seguida, utilizados para compor os glicerolípídeos das membranas celulares e os triacilgliceróis de reserva. Para que os ácidos graxos sejam convertidos em triacilgliceróis, necessita-se de dois precursores, os acil-graxos-CoA e o glicerol-3-fosfato, juntamente a vários passos enzimáticos em suas respectivas vias de biossíntese. O primeiro estágio na biossíntese dos triacilgliceróis é a acilação dos dois grupos hidroxila livres do glicerol-3-fosfato por duas moléculas de acil-graxo-CoA para liberar o diacilglicerol-3-fosfato (fosfatidato), o qual é convertido em triacilglicerol. Para isso, o fosfatidato é hidrolisado pela fosfatidato-fosfatase para formar um 1,2-diacilglicerol, o qual, posteriormente, é convertido em triacilglicerol por transesterificação com um terceiro acilgraxo-CoA (LEHNINGER et al., 1995).

Em sementes de oleaginosas como a soja, a bioquímica de síntese de triacilglicerol nos plastídeos são exportados como CoA tioésteres, para compor os lipídeos de reserva no retículo endoplasmático. (TAIZ e ZEIGER, 2002).

Além das propriedades estruturais e reservas de energia na célula, os lipídeos desempenham funções importantes como precursores de compostos sinalizadores intracelulares ou de longa distância. Esses precursores são importantes porque ativam sistemas de defesa na planta para resistir ou tolerar condições abióticas adversas. Um exemplo de como isso ocorre é na liberação de cálcio no citoplasma durante o estresse hídrico e altas temperaturas. O cálcio é responsável pela condutância estomática nas células-guarda, portanto condições abióticas como as descritas, promovem a redução da condutância estomática via canais de cálcio, até que uma condição mais favorável se estabeleça. Essas respostas são sinalizadas por vários grupos de lipídeos na célula (SCHROEDER et al., 2001).

### 3. BIOSÍNTESE DE PROTEÍNAS

A biossíntese de proteínas na célula vegetal ocorre em três locais diferentes, no citosol, no estroma dos cloroplastos e na matriz mitocondrial. Para que ocorra a síntese proteica, inicialmente, é necessária a liberação de produtos da fotossíntese e dos substratos da respiração (glicólise). A síntese de proteínas é um processo chamado de tradução que necessita de moléculas de RNA transportador (tRNA),

RNA mensageiro (mRNA), enzimas ativadoras, fatores de iniciação, além dos ribossomos (BELTRÃO; OLIVEIRA, 2007).

Inicialmente, ocorre a formação de um aminoacil-tRNA (aminoácido ligado ao RNAt) com posterior ativação de um aminoácido a partir de ATP fornecido pela fotossíntese. Em seguida, a transferência da aminoacila do aminoacil e uma molécula de tRNA para formar aminoacil-tRNA, o intermediário ativado na síntese de proteína. Essa reação de ativação, que é análoga à ativação de ácidos graxos, é impelida por ATP. A diferença entre essas duas reações é que o acceptor de acila é o CoA na primeira e o tRNA nesta última. As aminoacil-tRNAs sintetases são altamente seletivas em seu reconhecimento do aminoácido a ser ativado e do tRNA acceptor (LEHNINGER, 2002).

Após a ativação do aminoácido, ocorre a ligação de subunidades ribossômicas para formar um complexo de iniciação. Nesta etapa, o mRNA que contém o código para o polipeptídeo a ser sintetizado liga-se à menor das duas subunidades ribossômicas e ao aminoacil-tRNA de iniciação. O aminoacil-tRNA de iniciação faz par com o códon AGU, de forma específica para o resíduo de metionina do mRNA, que sinaliza o início da cadeia polipeptídica (BELTRÃO; OLIVEIRA, 2007).

Na sequência, ocorre o alongamento da cadeia polipeptídica ao complexo de iniciação, e um conjunto de três proteínas citosólicas solúveis de alongamento. As etapas são necessárias para adicionar cada resíduo de aminoácido e são repetidas tantas vezes quantos forem os resíduos a serem adicionados. O alongamento continua até que o ribossomo adicione o último aminoácidos codificado pelo mRNA. A finalização é sinalizada pela presença de um dos três códons de terminação do mRNA, que se segue imediatamente ao último aminoácido codificado (BELTRÃO e OLIVEIRA, 2007) e (LEHNINGER, 2002).

Por fim, as cadeias polipeptídicas sofrem enovelamento e processamento. A cadeia polipeptídica nascente é enrolada e processada na sua forma biologicamente ativa, com a formação apropriada de pontes de hidrogênio e das interações de Van Der Waals, iônicas e hidrofóbicas. Dessa forma, a mensagem genética linear e unidimensional do mRNA é convertida na estrutura tridimensional da proteína. As proteínas sintetizadas destinadas ao citosol simplesmente permanecem onde foram sintetizadas. Proteínas precursoras, destinadas às mitocôndrias ou aos cloroplastos, possuem sequências sinalizadoras que estão presentes no amino-terminal de um polipeptídeo recém-sintetizado, que são ligados por proteínas chaperonas citosólicas (BELTRÃO; OLIVEIRA, 2007).

Os precursores são entregues aos receptores na superfície externa da organela alvo e depois a um canal protéico, que usualmente atravessa as membranas interna e externa da organela. A translocação através do canal é facilitada pela hidrólise de ATP ou GTP e, em alguns casos, por um potencial eletroquímico transmembrana. Dentro da organela, a sequência sinalizadora do precursor é removida, e a proteína madura é enrolada (LEHNINGER, 2002).

Dentro do processo de síntese proteica, existe um grupo especial de proteínas conhecidas como proteínas de choque térmico (Hsp – Heat Shock Proteins). As Hsp fazem parte de um grande grupo proteico conhecido como chaperonas moleculares, assim chamadas por possuir a capacidade de interagir de forma reversível com outras proteínas, auxiliando na formação, dobramento e transporte trans-membranas (KARP, 2005). No aumento de temperatura, estresse

osmótico ou oxidativo, os níveis de Hsp são aumentados, auxiliando, desta forma, a síntese e maturação de novas proteínas que irão substituir aquelas afetadas pelo estresse metabólico (BUKAU & HORWICH, 1998). As Hsp também fornecem subsídio às células para identificar e facilitar o redobramento de proteínas danificadas ou destiná-las a um sistema proteolítico adequado, facilitando a eliminação de proteínas cujos danos não são passíveis de restauração (MEYER; BUKAU, 2005).

A síntese proteica exige um gasto energético muito grande, dessa forma, tem maior demanda por assimilados como os esqueletos de carbono fornecidos pela sacarose via glicólise (KELLING; FIXEN, 1992).

#### **4. INFLUÊNCIA DOS FATORES CLIMÁTICOS**

A disponibilidade hídrica é considerada o fator climático de maior efeito sobre a produtividade agrícola (LAWLOR, UPRETY, 1993). O déficit hídrico afeta uma série de características na planta, tais como produtividade e composição química dos grãos. Todavia, os mecanismos que comandam a interação genótipo/ambiente ainda não são bem esclarecidos.

As plantas possuem basicamente dois mecanismos de adaptação às condições de seca que pode ser por fuga ou tolerância (COSTA et al., 2008). A fuga consiste na planta completar o seu ciclo vital antes que os tecidos atinjam um déficit hídrico de magnitude que possa afetar seu crescimento normal, antecipando o ciclo (SANTOS et al., 2011).

Dentre os mecanismos de tolerância ao estresse hídrico, variações das respostas fisiológicas e bioquímicas bem como estratégias de crescimento têm sido comparadas e discutidas em relação a características de tolerância de plantas à deficiência hídrica (VALENTE, 2008).

De modo geral, a soja pode ser considerada uma cultura tolerante à deficiência hídrica, possui período de floração longo, permitindo que escape de secas de curta duração, compensando a perda de flores ou vagens com o aparecimento de flores tardias em condições mais adequadas (GAVA, 2014). Estudos apontam que a soja consegue manter-se em desenvolvimento com valores de umidade gravimétrica em torno de 50% da água disponível no solo. Vale destacar que o efeito da deficiência hídrica na produção vai depender da época de ocorrência e de sua severidade (FERRARI et al., 2015).

Quando a planta entra em condição de déficit hídrico, vários eventos são desencadeados em resposta à nova condição. Alterações morfológicas manifestam-se em: antecipação da senescência; abscisão das folhas; redução da parte aérea; sementes esverdeadas e de menor vigor. Também pode ocorrer redução do potencial osmótico, fechamento estomático e queda na taxa fotossintética, inibindo vários processos bioquímicos, fisiológicos e moleculares (HONG-BO, 2008).

A redução do potencial osmótico e da turgescência celular ou a concentração de solutos altera a conformação de proteínas da parede celular e da membrana plasmática da célula vegetal, ativando rotas de transdução de sinais que dão lugar à expressão de determinados genes, transformando o fenômeno físico do déficit hídrico em uma resposta bioquímica (BRAY et al., 2001).

Muitos processos fisiológicos são ativados por variações no conteúdo de água nos tecidos, outros são acionados por hormônios que sinalizam variações hídricas (VALENTE, 2008). Um importante sinalizador é o ácido abscísico (ABA),

hormônio responsável pela dormência de sementes que também tem atuação durante o estresse hídrico em plantas de soja. Nesta condição, os níveis de ABA na célula são elevados, fazendo com que ocorra a expressão de genes responsáveis por aumentar a produção de chaperonas, que irão desempenhar papel protetor durante o déficit hídrico (TAIZ; ZEIGER 2006).

A falta de água promove o enovelamento incorreto da sequência de polipeptídeos para formação da proteína no retículo endoplasmático. Para que não ocorra intoxicação com conseqüente morte celular, as proteínas anormais são destruídas por uma chaperona conhecida como *binding protein* (BiP). BiP é uma proteína de choque térmico multifuncional envolvida em diversos processos celulares, e neste caso, exerce papel fundamental na proteção ao estresse hídrico em plantas de soja (ODA et. al., 2003; VALENTE, 2008).

Lobato et al. (2008), avaliaram o comportamento bioquímico da soja submetida a seis dias de estresse hídrico no início da fase reprodutiva e observaram uma redução de 20% no nível total de proteínas solúveis.

Outro aspecto importante associado ao déficit hídrico é a temperatura. Pípolo (2002) observou alterações na disponibilidade de nitrogênio para os grãos e, conseqüentemente, no teor de proteínas. Vargas (2000) constatou que o estresse hídrico associado às altas temperaturas compromete a sobrevivência do *Bradyrhizobium*, bactéria responsável pela fixação biológica de nitrogênio.

A quantidade de nitrogênio absorvido durante o ciclo da planta exerce influência importante na determinação do teor protéico do grão. Kelling e Fixen (1992) relatam que a síntese de proteína e outros compostos como amido e lipídeos competem por fotossintetizados durante o período de enchimento de grãos e quando a necessidade de nitrogênio para o rendimento é satisfeita, o mesmo é usado para aumentar a concentração de proteína. Desta forma, quando falta nitrogênio, os fotossintetizados que seriam convertidos em proteínas são usados na síntese de lipídeos e outros compostos. Esse processo competitivo pode ser um dos fatores que explicariam a correlação alta e negativa entre proteína e óleo nos grãos de soja (BURTON, 1984; SEDIYAMA, 1996)

Essa correlação negativa parece impor limitações à seleção de genótipos que combinem características favoráveis para os dois atributos (RIBEIRO, 2011). Por isso, condições que reduzam a síntese proteica na célula, parecem favorecer a síntese de óleo. Outro fator que pode explicar esse antagonismo entre os teores de óleo e proteína é a competição por esqueletos de carbono durante a biossíntese desses compostos. Na falta de água ocorre uma remobilização de carbono na planta, favorecendo a síntese de óleo (PÍPOLO, 2002).

Além disso, a síntese proteica na célula vegetal é um processo complexo que ocorre em várias etapas e locais distintos (BELTRÃO e OLIVEIRA, 2007). Dessa forma, variações ambientais que ocorram em qualquer uma das etapas de formação podem impedir que a proteína seja corretamente formada, interrompendo o processo e favorecendo a síntese de óleo e outros compostos. Assim, de modo geral, o déficit hídrico associado às altas temperaturas parece favorecer a síntese de óleo em detrimento à proteína nos grãos de soja.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Entender as respostas fisiológicas e bioquímicas provocadas por estresse abióticos é de grande importância para a agricultura. Adversidades climáticas têm

sido relatadas como grande fator de impacto na produção e qualidade da soja, especialmente, nos teores de óleo e proteínas nos grãos. Dessa forma, é necessário ampliar os estudos relacionados aos efeitos ambientais na composição química dos grãos e qualidade das sementes. Com isso, essas informações podem ser utilizadas para tecnologias de manejo mais adequadas em períodos de estiagem e em possíveis programas de seleção de plantas melhor adaptadas à essas condições.

## REFERÊNCIAS

BELTRÃO, N.E. de M; OLIVEIRA, M.I.P. **Biossíntese e Degradação de Lipídios, Carboidratos e Proteínas em Oleaginosas**. 61p. Embrapa Algodão. Documentos 178. Campina Grande, 2007.

BORÉM, A. **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa. Ed. UFV, 2005. 969 p.

BRAY, E. A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stress. In: BUCHANAN, B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. (Ed.). *Biochemistry & molecular biology of plants*. **American Society of Plant Physiologists**, p. 1158-1203, 2001.

BUKAU, B.; HORWICH, A.L. The Hsp70 and Hsp60 chaperone machines. **Cell**, vol. 92, p. 351-366, 1998.

BURTON, J.W. **Breeding soybeans for improved protein quantity and quality**. **World soybean research conference**. Proceedings. Boulder: Westview, 1984. p.361-367.

CARUSO, R. **Soja** – Uma caminhada sem fim. Fundação Cargill: Campinas, 1997, 95p.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB) Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>> Acesso em: out. 2016.

COSTA, R. C. L.; LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; MAIA, P. S. P.; ALVES, G. A. R.; LAUGHIGHOUSE, I. V. H. D. Biochemical and physiological responses in two *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Cultivars under water stress. **Agronomy Journal**, Madison, v.7, p.98- 101, 2008

DEPARTAMENTO DE AGRICULTURA DOS ESTADOS UNIDOS (USDA). Food and Agricultural Import Regulations and Standards – Narrative, 2016. Disponível em: <[http:// http:// http://usdabrazil.org.br/pt/relatorios](http://http://http://usdabrazil.org.br/pt/relatorios)> Acesso em: 12 de 2016.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). **Recomendações técnicas para a cultura da soja na região central do Brasil**. Londrina: Embrapa Soja, Documento132; 226p. 1999.

FARIAS, J. R. B. et al. **Ecofisiologia da Soja**. Londrina: Embrapa CNPSO, 2007. 9p.

FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E. **Stages of soybean development**. Ames: Iowa State University of Science and Technology, 1977. 11p.



FERRARI, E.; PAZ, A., SILVA, A. C. Déficit Hídrico no Metabolismo da Soja em Semeaduras Antecipadas no Mato Grosso. **Nativa**, Sinop, v. 3, p. 67-77, Pesquisas Agrárias e Ambientais, 2015.

GAVA, R. **Os efeitos do estresse hídrico na cultura da soja (*Glycine Max*, (L.)Merril.)** 128p Tese de Doutorado – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2014.

HONG-BO, S. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, v.331, p 215-225, 2008.

HUNGRIA, M.; VARGAS, M. A. T. Environmental factors affecting N<sub>2</sub> fixation in grain legumes in the tropics, with an emphasis on Brazil. **Field Crops Research**, v. 65, p.151-164, 2000.

KARP, G. **Biologia celular e molecular: conceitos e experimentos**. 3 ed. São Paulo: Manole, 2005.

KELLING, K. A.; FIXEN, P. E. Soil and nutrient requirements for oat production. In: MARSHALL, H. G.; SORRELIS, M. E. (Eds). **Oat science and technology**. Madison : ASA/CSSA (Agronomy, 31), 1992. Cap.6. p.165-190

LAWLOR, D. W.; UPRETY, D. C. **Effects of water stress on photosynthesis of crops and the biochemical mechanism**. Abrol YP, Mohanty P, Govinjee, eds. Photosynthesis: photoreactions to plant productivity. New Dehli: Oxford and IBH Publishing Co. PVT. Ltd v.1, p.419-449, 1993.

LEHNINGER, A. L.; NELSON D. L. **Princípios de Bioquímica**. New York: Sarvier, 1995.

LEHNINGER, A. L.; NELSON, D. L.; COX, M. M. **Princípios da bioquímica**. 3.ed. São Paulo: Sarvier, 2002, 975p.

LOBATO, A. K. S.; OLIVEIRA NETO, C. F.; SANTOS FILHO, B. G.; COSTA, R. C. L.; CRUZ, F. J. R; NEVES, H. K. B.; LOPES, M. J. S. Physiological and biochemical behavior in soybean (*Glycine max* cv. Sambaiba) plants under water deficit. **Australian Journal of Crop Science**, Amsterdam, v.2, p.25-32, 2008.

MEYER, M. P; BUKAU, B. Hsp70 Chaperones: Cellular functions and molecular mechanism. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 62, p. 670-684, 2005.

MORANDO, R.; SILVA, A. O.; CARVALHO, L. C.; PINHEIRO, M. P. M. A. **Déficit hídrico**: Efeito sobre a cultura da soja. Journal of Agronomic Sciences, Umuarama, v 3, p 114-119, 2014.

ODA, Y.; HOSOKAWA, N.; WADA, I.; NAGATA, K. EDEM as an acceptor of terminally misfolded glycoproteins released from calnexin. **Science**, v. 299, p.1394-1397, 2003.

PELUZIO, J. M.; ALMEIDA JUNIOR, D.; FRANCISCO, E. R.; FIDELIS, R. R.; RICHTER, L. H. M.; RICHTER, C. A. M.; BARBOSA, V. S. Comportamento de

cultivares de soja no Sul do Estado do Tocantins. **Bioscience Journal**. Uberlândia, MG. v.1, p. 113-117, 2005.

PÍPOLO, A. E. **Influência da temperatura sobre as concentrações de proteínas e óleo em sementes de soja (*Glycine max* (L.) Merrill)**. 128p Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

RIBEIRO, K. O. **Caracterização de germoplasma de soja quanto aos teores de proteína, óleo e ácidos graxos** 2011 145 p. Tese (Doutorado) Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2011.

RODRIGUES, J. I. da S.; MIRANDA, F. D. de; FERREIRA, A.; BORGES, L. L.; FERREIRA, M. F. da S.; GOODGOD, P. I. V.; PIOVESAN, N. D.; BARROS, E. G. de; CRUZ, C. D.; MOREIRA, M. A. Mapeamento de QTL para conteúdos de proteína e óleo em soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, p.472-480, 2010.

SANTOS, M. C. S. Comportamento de clones de *pennisetum* submetidos a períodos de restrição hídrica controlada. **Arch. zootec.**,v.6, p.31-39, 2011.

SCHROEDER, J. I, ALLEN, G. J, HUGOUVIEUX, V.; KWAK, J. M; WANER, D. Guard cell signal transduction. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 52:627–658. 2001

SEDIYAMA, T. et al. **Cultura da soja**: II parte. Viçosa: UFV, 1996.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia do estresse**. In: Fisiologia vegetal. Trad. Santarém et al. São Paulo: Artmed, 2006.

\_\_\_\_\_. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004.

\_\_\_\_\_. **Plant physiology**. 3. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2002.

VALENTE, M. A. S. **A proteína Bip exerce função protetora contra o déficit hídrico em plantas de soja**. 112p Tese (Doutorado). Universidade Federal de Viçosa. Viçosa-MG, 2008.

VEIGA, A. D.; VON PINHO E. V. R.; VEIGA, A. D.; PEREIRA, P. H. A. R.; OLIVEIRA, K. C. DE; VON PINHO, R. G. **Influência do potássio e da calagem na composição química, qualidade fisiológica e na atividade enzimática de sementes de soja**. Ciência e Agrotecnologia, Lavras, v.34, p. 953-960, 2010.