



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA – UFRA
DOUTORADO EM AGRONOMIA

BRUNA SAYURI FUJIYAMA

**BORO MELHORA A FOTOSÍNTESE, ALIVIA OS DANOS DA RESTRIÇÃO
HÍDRICA, PROMOVE O CRESCIMENTO E PRODUTIVIDADE EM SOJA**

BELÉM
2019

BRUNA SAYURI FUJIYAMA

**BORO MELHORA A FOTOSSÍNTESE, ALIVIA OS DANOS DA RESTRIÇÃO
HÍDRICA, PROMOVE O CRESCIMENTO E PRODUTIVIDADE EM SOJA**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do curso de doutorado em agronomia: Área de concentração Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de doutor.

Orientador: Prof. Dr. Mário Lopes da Silva Júnior

Co-orientadores: Dr. Alysson Roberto Baizi e Silva; Dra. Leila Sobral Sampaio

BELÉM

2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
(CIP) Bibliotecas da Universidade Federal Rural da
Amazônia

Gerada automaticamente pelo mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

F949b Fujiyama, Bruna Sayuri

Boro melhora a fotossíntese, alivia os danos da restrição hídrica, promove o crescimento e produtividade em soja / Bruna Sayuri Fujiyama. - 2019.
68 f.

Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PPGA), Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, 2019.

Orientação: Prof. Dr. Mário Lopes da Silva Júnior

Coorientação: Prof. Dr. Alysson Roberto Baizi e Silva e Profa. Dra. Leila Sobral Sampaio.

1. Soja. 2. Potencial hídrico foliar. 3. Glycine max. 4. Fluorescência da clorofila *a* . 5. Trocas gasosas.

I. Silva Júnior, Mário Lopes da , *orient.* II. Título

CDD: 633.34

BRUNA SAYURI FUJIYAMA

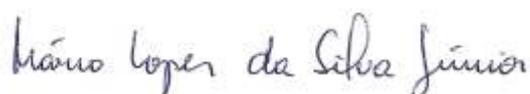
**BORO MELHORA A FOTOSSÍNTESE, ALIVIA OS DANOS DA RESTRIÇÃO
HÍDRICA, PROMOVE O CRESCIMENTO E PRODUTIVIDADE EM SOJA**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do curso de doutorado em agronomia: Área de concentração Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, para obtenção do título de doutor.

Orientador: Prof. Dr. Mário Lopes da Silva Júnior

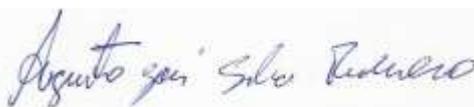
Co-orientadores: Dra. Leila Sobral Sampaio, Dr. Alysso Roberto Baizi e Silva;

BANCA EXAMINADORA



Dr. Mário Lopes da Silva Júnior - Orientador
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA – UFRA

Dr. Roberto Lisboa Cunha – 1º Examinador
EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA



Dr. Augusto José Silva Pedrosa – 2º Examinador
INSTITUTO FEDERAL DO PARÁ - IFPA



Dra. Ana Regina da Rocha Araújo – 3º Examinador
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA - UFRA



Dr. Rafael Gomes Viana – 4º Examinador
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA - UFRA

Aos meus pais amados, Cosma da Silveira Fujiyama
e Kazumasa Fujiyama (*in memoriam*).

DEDICO

Ao meu pai, Kazumasa Fujiyama (*in memoriam*),
Pelo exemplo de disciplina, dedicação e integridade.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

A Deus em primeiro lugar.

A Universidade Federal Rural da Amazônia, pela oportunidade de cursar o doutorado em Agronomia e desenvolver a tese.

Ao Programa de Pós-graduação em Agronomia, pela oportunidade concedida.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

Ao Professor Dr. Mário Lopes da Silva Júnior pela amizade, apoio e orientação desde 2012, quando ingressei no mestrado.

Ao pesquisador da Embrapa, Dr. Alysson Roberto Baizi e Silva, pela atenção e paciência dedicadas nos momentos de ensinamento. Muito obrigada pela amizade e co-orientação neste trabalho.

A Professora Dra. Leila Sampaio, pela co-orientação e apoio durante a condução deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia pelos ensinamentos repassados durante o curso.

A empresa JUPARANÃ por permitir a utilização da área para coleta de solo, sementes e financiamento desta pesquisa.

Aos colegas José Netto e Willians Ávila, parceiros da empresa JUPARANÃ, pelo apoio e troca de conhecimentos e informação.

A professora Herdjânia Veras de Lima, pelo apoio na análise física do solo.

Ao meu amigo Gledson Castro, pela ajuda nas avaliações fisiológicas, pelo conhecimento e sugestões.

Ao amigo Michel Sato pela ajuda, por contribuir e compartilhar seus conhecimentos.

Ao amigo Rodolfo Inácio pela amizade, parceria e pelos momentos compartilhados na pós – graduação.

As colegas do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pelo acolhimento e conhecimentos compartilhados.

As estudantes de iniciação científica Adrienne Braga e Nicole Cardoso, pela dedicação, profissionalismo e amizade em todas as fases deste trabalho e fora dele.

Aos estudantes do grupo Pet Solos, Felipe Mendes e Jácio Ramos, pelo apoio e dedicação nas avaliações deste trabalho.

Ao Rafael dos Santos pelo apoio no laboratório de microbiologia do solo.

Ao meu namorado Josué Valente pelo apoio, companheirismo, dedicação e paciência.

Ao meu pai Kazumasa Fujiyama (*in memoriam*) pelo amor, exemplo, dedicação à família e força que sempre me fizeram seguir em frente.

A minha amada mãe Cosma Fujiyama pelo apoio incondicional durante toda minha formação.

Aos meus irmãos, Roberto Fujiyama, Massae Fujiyama e Yoshie Fujiyama, pelo carinho, apoio e confiança.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização dessa pesquisa.

SUMÁRIO

RESUMO	10
ABSTRACT	11
CONTEXTUALIZAÇÃO	12
REFERÊNCIAS	16
BORON FERTILIZATION ENHANCES PHOTOSYNTHESIS AND WATER USE IN SOYBEAN AT VEGETATIVE GROWTH STAGE	20
Introduction	21
Materials and methods	22
Results and discussion.....	24
Photosynthesis, transpiration, and water use.....	24
Relationship of soil boron with photosynthesis and water use	27
Conclusion.....	27
References	28
BORO ALIVIA OS EFEITOS DA RESTRIÇÃO HÍDRICA EM SOJA	39
Resumo.....	39
Introdução	39
Material e métodos.....	41
Solo	41
Tratamentos e delineamento experimental.....	41
Instalação e condução do experimento.....	41
B no solo	42
B na folha.....	43
Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a.....	43
Potencial hídrico foliar	43
Matéria seca da parte aérea e produtividade de grãos	44
Análises estatísticas.....	44
Resultados	44
B no solo	44
B na folha	44
Fotossíntese	44
Fluorescência da clorofila a.....	45
Uso da água.....	46
Matéria seca da parte aérea	47
Produtividade de grãos	47
Discussão.....	47

Conclusão.....	51
Referências.....	52
CONCLUSÕES GERAIS.....	68

RESUMO

A disponibilidade de B no solo pode influenciar de diferentes formas a condição hídrica das plantas, de modo que a concentração desse elemento pode ser um fator fundamental para que a planta seja capaz de atenuar os efeitos da restrição hídrica. Assim, o suprimento de B pode favorecer as relações hídricas das plantas, melhorando a absorção de água e nutrientes, o transporte através do xilema, além de aliviar a murcha das plantas. Nesse contexto, objetivou-se avaliar os efeitos de doses de B e sua influência nas trocas gasosas na fase vegetativa; a fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas, crescimento e produtividade na fase reprodutiva da soja cultivadas com diferentes teores de água no solo. Para isso, foi realizado um experimento em casa de vegetação em duas fases distintas. Na primeira fase, os tratamentos foram 4 doses de B (0,0; 1,5; 3,0 e 6,0 mg dm⁻³) e cinco repetições em blocos ao acaso. Na segunda, os tratamentos consistiram na combinação das mesmas doses de B da primeira fase, e três teores de água no solo [60, 80 e 100 % da umidade na capacidade de campo (U_{cc})], em esquema fatorial 4 × 3, com cinco repetições distribuídas em delineamento em blocos ao acaso. Os resultados revelaram que: i) a aplicação de B promoveu melhoria nas trocas gasosas pelo controle estomático, maior atividade fotossintética e o melhor ajustamento osmótico; ii) o suprimento de B em plantas sob 60 % U_{cc} promoveu maior eficiência fotossintética devido as melhorias na fase fotoquímica, evidenciadas pela fluorescência da clorofila *a*; iii) A aplicação de B contribuiu para melhorar a eficiência do uso da água, produzindo mais matéria seca por grama de água transpirada; iv) o suprimento de B em condição de restrição hídrica promoveu aumento na produção de matéria seca da parte aérea e produtividade de grãos.

Palavras-chaves: Soja, Potencial hídrico foliar, *Glycine max*, Fluorescência da clorofila *a*, Trocas gasosas.

ABSTRACT

The availability of B in the soil can influence the water condition of the plants in different ways, so that the concentration of this element can be a fundamental factor for the plant to be able to attenuate the effects of the water restriction. Thus, the supply of B can favor the water relations of plants, improving the absorption of water and nutrients, transport through the xylem, and relieve the wilt of plants. In this context, the objective was to evaluate the effects of B doses and their influence on gas exchange in the vegetative phase; the fluorescence of chlorophyll a, gas exchange, growth and productivity in the reproductive stage of soybean cultivated with different water contents in the soil. For this, a greenhouse experiment was carried out in two different phases. In the first phase, treatments were 4 doses of B (0.0, 1.5, 3.0 and 6.0 mg dm⁻³) and five replications in randomized blocks. In the second, the treatments consisted of the combination of the same doses of B of the first phase and three levels of water in the soil [60, 80 and 100% of the moisture in the field capacity (Ucc)], in a 4 × 3 factorial scheme, with five replications distributed in a randomized block design. The results revealed that: i) the application of B promoted improvement in gas exchange by stomatal control, greater photosynthetic activity and better osmotic adjustment; ii) the B supply in plants under 60% Ucc promoted greater photosynthetic efficiency due to improvements in the photochemical phase, evidenced by the chlorophyll a fluorescence; (iii) The application of B contributed to improving the efficiency of water use, reducing water loss through transpiration and producing more dry matter per gram of transpired water; iv) the supply of B in condition of water restriction promoted an increase in biomass production and grain yield.

Key words: Soybean, potential leaf water, *Glycine max*, chlorophyll a fluorescence; gas exchange.

CONTEXTUALIZAÇÃO

A soja é a cultura agrícola brasileira que mais cresceu nas últimas três décadas, correspondendo a 55,68% da área plantada em grãos no país (CONAB, 2018). No cenário mundial e nacional esta cultura representa economicamente um dos principais produtos agrícolas. No Brasil, é a principal cultura com maior extensão de área e volume de produção (HIRAKURI; LAZZAROTTO, 2014).

O Brasil se destaca por ser o segundo maior produtor de soja no mundo, nesse contexto promissor, condições adversas de clima podem afetar significativamente a produção desta commodity, como observado no ano de 2012, onde a ocorrência do déficit hídrico resultou em prejuízos aos produtores devido à queda na produtividade (IBGE, 2019).

No estado do Pará, Paragominas se destaca como um dos maiores pólos produtores de grãos (IBGE, 2019). Segundo a classificação climática de Köppen-Geiser, o clima de Paragominas é classificado como Am, com temperatura média anual de 26,6°C, pluviosidade média anual de 1805 mm, que é distribuída de maneira desuniforme ao longo do ano, com mínima precipitação no mês de julho, com média de aproximadamente 29 mm, e máxima em março, com média de 391 mm (CLIMATE-DATA, 2019). Um dos problemas do período em que ocorre maior precipitação, pode ser a lixiviação de nutrientes que se encontram em baixos teores no solo (ROSOLEM; BÍSCARO, 2007). E no de menor precipitação, onde o teor de umidade do solo e o teor de argila podem promover maior adsorção de nutrientes no solo (GOLDBERG, 1997)

Nesse contexto, um dos elementos que é afetado com a variação do teor de umidade do solo é o boro (B). Solos com textura arenosa e baixo teor de matéria orgânica, podem apresentar baixa disponibilidade de B. A ocorrência desse fato é especialmente importante em áreas muito chuvosas, onde o B pode ser lixiviado (SILVA et al., 1995; COMMUNAR; KEREN, 2006). Por outro lado, solos que apresentam texturas mais argilosas tendem a reter o B adicionado por períodos mais longos, o que também ocorre em solos com mais carbono orgânico e maior capacidade de troca catiônica (CHAUDHARY; SHUKLA, 2004).

Entre os micronutrientes, o B é o que se apresenta mais frequentemente deficiente na maioria das culturas (GUPTA, 1979; BLEVINS; LUKASZEWSKI, 1998). Em solos brasileiros, é comum esta deficiência afetar muitas culturas que ficam com suas produções comprometidas (BOARETTO, 2006). Por se tratar de uma cultura anual exigente em B e

também sensível à sua toxidez, a soja destaca-se nos estudos em nutrição mineral de plantas com esse micronutriente (FURLANI et al., 2001).

O B pode ser absorvido pelas plantas por três mecanismos distintos. A primeira é por difusão, principal processo de absorção de B em condições de oferta adequada ou alta de B no solo (MIWA; FUJIWARA, 2010). A absorção ativa de B ocorre predominantemente em condições de baixa oferta de B (DANNEL et al., 2000). O terceiro mecanismo para absorção de B pode ser via difusão facilitada, pelo transporte através de canais intermediários onde o B é transportado por NIP (nódulo de proteína intrínseca), que são facilitadores da absorção do B e podem ser saturados a baixas concentrações do nutriente (TAKANO et al., 2006; TANAKA; FUJIWARA, 2008).

Alguns autores sugerem que o fluxo de massa é o mecanismo predominante no transporte de B até o sistema radicular das plantas (MALAVOLTA et al., 1997), de modo que a transpiração é fundamental para a absorção de B no tecido vegetal (RAVEN, 1980; HU; BROWN, 1997). Logo, a condição de déficit hídrico além de comprometer o suprimento e o transporte de água pelas plantas poderá reduzir o teor de B nos tecidos (NABLE et al., 1997).

As raízes absorvem B principalmente como ácido bórico não dissociado (H_3BO_3), que é transportado para as folhas através do xilema e conduzido pelo fluxo de transpiração para a parte aérea (HU; BROWN, 1997). Em plantas fornecidas inadequadamente por B, o teor total de B na planta é diminuído quando a disponibilidade hídrica no solo é baixa (HAJIBOLAND; BASTANI, 2012).

A deficiência hídrica na planta de soja causa estresse que se manifesta na forma de baixa estatura, folhas pequenas e murchas, entrenós curtos, redução na taxa de crescimento, menor área foliar, atividade fotossintética e menor rendimento de grãos (CONFALONE et al., 1998; DESCLAUX et al., 2000; NEUMAIER et al., 2000). A importância da nutrição equilibrada de B durante a restrição hídrica é enfatizada por vários autores (MÖTTÖNEN et al., 2005; HAJIBOLAND; FARHANGHI, 2011; KARIM et al., 2012), mas seus estudos não abordaram os mecanismos que conferem maior tolerância à seca às plantas fornecidas com o nutriente e, em particular, pouco se sabe sobre o papel de B na soja durante a restrição de água.

Dentre as funções do B na planta estão relacionadas a este elemento a grande afinidade que o íon borato apresenta com os compostos polihidroxil, que possui um par de grupos cis-hidroxil (cis-diol), incluindo açúcares e alcoóis açúcares que são, por exemplo, constituintes da

hemicelulose da parede celular. Por isso, uma importante função atribuída ao B é a de facilitar o transporte de açúcares através das membranas (BOLAÑOS et al., 2004).

O papel do B associado a estrutura da parede celular ocorre através da formação de ésteres borato com resíduos de rhamnogalacturonan II (RGII) e, a partir deste dímero, forma-se um componente de pectina que fornece estabilidade à matriz da parede celular (O'NEILL et al., 2004; CAMACHO-CRISTÓBAL et al., 2018). Por isso que aproximadamente 80% do B está localizado na parede celular (HU; BROWN, 1994) e o suprimento inadequado deste nutriente geralmente está associado a paredes celulares mal formadas, que alteram as propriedades mecânicas das células que não se expandem normalmente (BROWN et al., 2002).

Também tem sido demonstrado que o B pode estar envolvido na manutenção da integridade da membrana plasmática (CAMACHO-CRISTÓBAL et al., 2018). DA SILVA GOMES et al. (2017) relataram que a fertilização com B pode afetar os processos fisiológicos das plantas, a exemplo do transporte de açúcares, estrutura e síntese da parede celular devido a formação uniforme e regular de células, conferindo à planta maior resistência à danos mecânicos ou ambientais.

O suprimento inadequado de B pode afetar as relações hídricas das plantas, alterando a absorção de água pelas raízes, o transporte através da parte aérea, além de favorecer a murcha das plantas sob estresse hídrico (WIMMER; EICHERT, 2013). HODECKER et al. (2014) observaram que a aplicação foliar de B em plantas sob déficit hídrico promoveu maior eficiência no uso da água, sugerindo que em Eucalyptus, o B contribuiria para uma melhor absorção de água bem como a redução da desidratação durante o estresse hídrico.

Alguns trabalhos sugerem que o efeito do suprimento adequado de B sobre a fotossíntese pode ser explicado pela melhoria na estrutura da membrana (EL-SHINTINAWY, 2000; HAN et al., 2008; TEWARI et al., 2009). LIU e YANG (2000) relataram que o baixo suprimento de B diminuiu as atividades de SOD, APX e CAT em folhas de soja, comprometendo o sistema de defesa em plantas estressadas.

Evidências experimentais sugerem que a escassez de B afeta as propriedades funcionais dos estômatos, promovendo danos estruturais permanentes às células de proteção resultando em estômatos não funcionais (WIMMER; EICHERT, 2013). PLESNIČAR et al. (1997) sugeriram que a redução da taxa fotossintética em plantas de girassol deficientes em B poderia estar correlacionada com teor reduzido de clorofila e menor taxa de transporte de elétrons.

Plantas sob déficit hídrico e suprimento inadequado de B reduzem os teores de clorofila, promovendo efeitos negativos nos parâmetros da fase fotoquímica da fotossíntese (HAJIBOLAND; BASTANI, 2012).

O B apresenta papel fundamental nas relações hídricas e na nutrição das plantas, com a hipótese de que o suprimento inadequado de B pode aumentar a susceptibilidade das plantas ao estresse hídrico (DELL; HUANG, 1997; MÖTTÖNEN et al., 2005; HAJIBOLAND; FARHANGHI, 2011; KARIM et al., 2012). Tais evidências experimentais corroboram com a ideia de que as plantas podem responder de diferentes maneiras à seca dependendo da disponibilidade de B (MÖTTÖNEN et al., 2001; MÖTTÖNEN et al., 2005).

Nas plantas, o papel chave de B inclui o desenvolvimento de órgãos florais, a fertilidade masculina da flor e o crescimento do tubo polínico (GUPTA; SOLANKI, 2013). Solos com baixa disponibilidade de B e conseqüente redução no suprimento às plantas podem acarretar redução na produção devido a alterações no desenvolvimento reprodutivo, incluindo diminuição da viabilidade e infertilidade do pólen, redução da produção de flores ou florescimento prematuro, bem como a queda dos frutos (DELL; HUANG, 1997; MARSCHNER, 2012). Além disso, o desenvolvimento das flores de culturas anuais ocorre em uma janela de tempo estreita em relação ao ciclo da planta, portanto, a fase de florescimento é muito sensível à fatores ambientais que possam favorecer o estresse (ROUTRAY et al., 2018).

Os defeitos observados na formação de pólen em plantas supridas inadequadamente com B foram observados em várias espécies de plantas (RAWSON, 1996; DELL; HUANG, 1997; HUANG et al., 2000). As evidências relatam que o desenvolvimento de anteras e grão de pólen e a esterilidade de flores masculinas são comuns devido a limitação de B (RAWSON, 1996; DELL; HUANG, 1996). O sistema reprodutivo das plantas envolve um grande número de células especializadas com paredes celulares distintas, portanto, o suprimento adequado de B em condições ambientais desfavoráveis é um importante fator para facilitar o acesso das estruturas reprodutivas ao sistema vascular, aumentando a produtividade das culturas.

A hipótese geral do trabalho é a de que o suprimento de B é capaz de atenuar os efeitos negativos da restrição hídrica, atrasando a desidratação nas plantas de soja. O objetivo do trabalho foi estudar as trocas gasosas nos estádios vegetativos e reprodutivos, avaliar a fluorescência da clorofila *a* na fase reprodutiva, crescimento, produtividade e suas respostas à aplicação de doses de B e teores de água no solo em plantas de soja. Para isso, a tese foi dividida em dois capítulos. A hipótese do primeiro capítulo é a de que a fertilização com B

melhora a fotossíntese e o uso da água no estágio vegetativo da soja. Este primeiro capítulo teve como objetivo avaliar os efeitos da aplicação de B na fotossíntese e no uso da água em plantas de soja no estágio de crescimento vegetativo. A hipótese do segundo capítulo é a de que o B alivia os efeitos da restrição hídrica em soja, melhorando o crescimento e a produtividade da soja. Objetivo deste capítulo foi avaliar os efeitos de doses de B combinadas com teores de água no solo na fotossíntese, uso da água, crescimento e produtividade da soja.

REFERÊNCIAS

- BLEVINS, D. G.; LUKASZEWSKI, K. M. Boron plant structure and function. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 49, p. 481 – 500, 1998.
- BOARETTO, R. M. **Boro (10B) em Laranja: absorção e mobilidade**. 2006. Tese (Doutorado em Ciências) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura de São Paulo, Piracicaba, 2006.
- BOLAÑOS, L.; LUKASZEWSKI, K.; BONILLA, I.; BLEVINS, D. Why boron?. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 42, n. 11, p. 907-912, 2004.
- BROWN, P. H., BELLALOU, N., WIMMER, M. A., BASSIL, E. S., RUIZ, J., HU, H., ... & RÖMHELD, V. Boron in plant biology. **Plant biology**, v. 4, n. 02, p. 205-223, 2002.
- CAMACHO-CRISTÓBAL, J. J.; NAVARRO-GOCHICOA, M. T.; REXACH, J.; GONZÁLEZ-FONTES, A.; HERRERA-RODRÍGUEZ, M. B. Plant Response to Boron Deficiency and Boron Use Efficiency in Crop Plants. In: **Plant Micronutrient Use Efficiency**. 2018. p. 109-121.
- CHAUDHARY, D.R.; SHUKLA, L.M. Boron adsorption and desorption in arid soils of India. **Agrochimica**, v.48, p.141-152, 2004
- CLIMATE-DATA.ORG. Disponível em: <<https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/para/paragominas-714961/#climate-graph>>. Acessado em: 18 de fevereiro de 2019.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB). **Acompanhamento da safra brasileira de grãos**. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em 05 fevereiro 2018.
- COMMUNAR, G.; KEREN, R. Rate-limited boron transport in soils: the effect of soil texture and solution pH. **Soil Science Society of America Journal**, v.70, p.882-892, 2006.
- CONFALONE, A.E.; COSTA, L.C.; PEREIRA, C.R. Crescimento e captura de luz em soja sob estresse hídrico. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 6, p.165-169, 1998.
- DANNEL, F; PFEFFER, He; RÖMHELD, V. Characterization of root boron pools, boron uptake and boron translocation in sunflower using the stable isotopes ¹⁰B and ¹¹B. **Functional Plant Biology**, v. 27, n. 5, p. 397-405, 2000.
- DELL, B; HUANG, L. Physiological response of plants to low boron. **Plant and soil**, v. 193, n. 1-2, p. 103-120, 1997.

DESCLAUX, D.; HUYNH, T.; ROUMET, P. Identification of soybean plant characteristics that indicate the timing of drought stress. **Crop Science**, Madison, v. 40, p.716-722, 2000.

EL-SHINTINAWY, F. Structural and functional damage caused by boron deficiency in sunflower leaves. **Photosynthetica**, v. 36, n. 4, p. 565-573, 2000.

FURLANI, A, M, C.; TANAKA, R, T.; TARALLO, M.; VERDIAL, M, F.; MASCARENHAS, H, A, A. Exigência a boro em cultivares de soja. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 25, n. 4, 2001, pp. 929-937.

GOLDBERG, S. Reactions of boron with soils. **Plant and Soil**; 193, 35-48, 1997.

DA SILVA GOMES, Ivana et al. Boron fertilisation at different phenological stages of soybean. **Australian Journal of Crop Science**, v. 11, n. 8, p. 1026, 2017.

GUPTA, U. C. Boron nutrition of crops. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 31, p. 273 – 307, 1979.

GUPTA, U. C.; SOLANKI, H. A. Impact of boron deficiency on plant growth. **International journal of bioassays**, v. 2, n. 7, p. 1048-1050, 2013.

HAJIBOLAND, R.; BASTANI, S. Tolerance to water stress in boron-deficient tea (*Camellia sinensis*) plants. **Folia horticultrae**, v. 24, n. 1, p. 41-51, 2012.

HAJIBOLAND, R.; FARHANGHI, F. Effect of low boron supply in turnip plants under drought stress. **Biologia plantarum**, v. 55, n. 4, p. 775, 2011.

HAN, S.; CHEN, L. S.; JIANG, H. X.; SMITH, B. R.; YANG, L. T.; XIE, C. Y. Boron deficiency decreases growth and photosynthesis, and increases starch and hexoses in leaves of citrus seedlings. **Journal of plant physiology**, v. 165, n. 13, p. 1331-1341, 2008.

HIRAKURI, M. H.; LAZZAROTTO, J. J. O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro. **Documentos Embrapa, Londrina**, n. 349, 2014.

HODECKER, B. E. R.; BARROS, N. F.; SILVA, I. R.; DIOLA, V.; SARKIS, J. E. S.; LOUREIRO, M. E. Boron delays dehydration and stimulates root growth in *Eucalyptus urophylla* (Blake, ST) under osmotic stress. **Plant and soil**, v. 384, n. 1-2, p. 185-199, 2014.

HUANG, L.; PANT, J.; DELL, B.; BELL, R. W. Effects of boron deficiency on anther development and floret fertility in wheat (*Triticum aestivum* L. 'Wilgoyne'). **Annals of Botany**, v. 85, n. 4, p. 493-500, 2000.

HU, H.; BROWN, P. H. Absorption of boron by plant roots. **Plant and soil**, v. 193, n. 1-2, p. 49-58, 1997.

HU, H.; BROWN, P. H. Localization of boron in cell walls of squash and tobacco and its association with pectin (evidence for a structural role of boron in the cell wall). **Plant Physiology**, v. 105, n. 2, p. 681-689, 1994.

IBGE – Instituto Brasileiro Geográfico e Estatístico. Disponível em: <<http://cidades.ibge.gov.br/xtras/temas.php?lang=&codmun=150550&idtema=16&search=||s%EDntese-das-informa%E7%F5es>>. Acesso em: 18 fevereiro de 2019.

- KARIM, M.; ZHANG, Y. Q.; ZHAO, R. R.; CHEN, X. P.; ZHANG, F. S.; ZOU, C. Q. Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and manganese. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 175, n. 1, p. 142-151, 2012.
- LIU, P.; YANG, Y. Effects of molybdenum and boron on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean leaves. **Acta Botanica Sinica**, v. 42, n. 5, p. 461-466, 2000.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: Princípios e aplicações**. 2.ed. Piracicaba, Potafos, 1997. 319p.
- MARSCHNER, P. Rhizosphere biology. In: **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Third Edition)**. 2012. p. 369-388.
- MIWA, K.; FUJIWARA, T. Boron transport in plants: co-ordinated regulation of transporters. **Annals of Botany**, v. 105, n. 7, p. 1103-1108, 2010.
- MÖTTÖNEN, M.; APHALO, P. J.; LEHTO, T. Role of boron in drought resistance in Norway spruce (*Picea abies*) seedlings. **Tree physiology**, v. 21, n. 10, p. 673-681, 2001.
- MÖTTÖNEN, M.; LEHTO, T.; RITA, H.; APHALO, P. J. Recovery of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings from repeated drought as affected by boron nutrition. **Trees**, v. 19, n. 2, p. 213-223, 2005.
- NABLE, R. O.; BAÑUELOS, G. S.; PAULL, J. G. Boron toxicity. **Plant and Soil**, v. 193, n. 1-2, p. 181-198, 1997.
- NEUMAIER, N.; NEPOMUCENO, A. L.; FARIAS, J. R. B. Estresses de ordem ecofisiológica. In: BONATO, E.R. **Estresses em soja**. Passo Fundo: EMBRAPA Trigo, 2000. 254p.
- O'NEILL, M. A.; ISHII, T.; ALBERSHEIM, P.; DARVILL, A. G. Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 55, p. 109-139, 2004.
- PLESNIČAR, M.; KASTORI, R.; SAKAC, Z.; PANKOVIC, D.; PETROVIC, N. Boron as limiting factor in photosynthesis and growth of sunflower plants in relation to phosphate supply. *Agrochimica* 41, 144–154. Powles SB and Critchley C., 1980 The effect of photon flux density during growth on photo-inhibition of intact attached bean leaflets. **Plant Physiology**, v. 65, p. 1181-1187, 1997.
- RAVEN, J. A. Short-and long-distance transport of boric acid in plants. **New Phytologist**, v. 84, n. 2, p. 231-249, 1980.
- RAWSON, H. M. The developmental stage during which boron limitation causes sterility in wheat genotypes and the recovery of fertility. **Functional Plant Biology**, v. 23, n. 6, p. 709-717, 1996.
- ROSOLEM, C. A.; BÍSCARO, T. Adsorção e lixiviação de boro em Latossolo Vermelho-Amarelo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 42, n. 10, p. 1473-1478, 2007.
- ROUTRAY, P.; LI, T.; YAMASAKI, A.; YOSHINARI, A.; TAKANO, J.; CHOI, W. G.; ROBERTS, D. M. Nodulin Intrinsic Protein 7; 1 is a tapetal boric acid channel involved in pollen cell wall formation. **Plant physiology**, v. 178, n. 3, p. 1269-1283, 2018.

SILVA, N.M.; CARVALHO, L.H.; KONDO, J.I.; BATAGLIA, O.C.; ABREU, C.A. Dez anos de sucessivas adubações com boro no algodoeiro. **Bragantia**, v.54, p.177-185, 1995.

TANAKA M.; FUJIWARA T. Physiological roles and transport mechanisms of boron: perspectives from plants. **European Journal of Physiology**, v. 456, p. 671-677, 2008.

TAKANO, J.; WADA, M., LUDEWIG, U., SCHAAF, G., VON WIRÉN, N., & FUJIWARA, T. The Arabidopsis major intrinsic protein NIP5; 1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. **The Plant Cell**, v. 18, n. 6, p. 1498-1509, 2006.

TEWARI, R. K.; KUMAR, P.; SHARMA, P. N. Morphology and oxidative physiology of boron-deficient mulberry plants. **Tree physiology**, v. 30, n. 1, p. 68-77, 2009.

WIMMER, M. A.; EICHERT, T. Mechanisms for boron deficiency-mediated changes in plant water relations. **Plant science**, v. 203, p. 25-32, 2013.

1 **Boron fertilization enhances photosynthesis and water use in**
2 **soybean at vegetative growth stage**

3 ***Artigo 1: Normas da revista Journal of Plant Nutrition**

4 **(Versão submetida para revista)**

5
6 Bruna Sayuri Fujiyama^a, Alysson Roberto Baizi e Silva^b, Mário Lopes da Silva
7 Júnior^a, Nicole Raquel Pinto Cardoso^a, Adrienne Braga da Fonseca^a, Rafael
8 Gomes Viana^a, and Leila Sobral Sampaio^a

9 *^aInstituto de Ciências Agrárias, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, Brazil;*

10 *^bLaboratório de Solos, Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Brazil*

11 Corresponding author: Alysson Roberto Baizi e Silva. Email: alysson.silva@embrapa.br.

12 Phone: +55 91 3204 1171. Address: Embrapa Amazônia Oriental, Laboratório de Solos,

13 Travessa Dr. Enéas Pinheiro s/n Marco, Belém, Pará 66095-903 Brazil

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23 **Boron fertilization enhances photosynthesis and water use in soybean at** 24 **vegetative growth stage**

25 Influence of boron (B) on photosynthesis and water use has not sufficiently been
26 evaluated in soybean despite its worldwide importance as a crop. The objective of this
27 work was to evaluate the effects of B application on photosynthesis and water use in
28 soybean at vegetative growth stage. A pot experiment was carried out in a greenhouse.
29 Soybean [*Glycine max* (L.) Merrill cv. M8644 IPRO] was grown in a clayey Oxisol
30 previously fertilized with 5 B rates (0, 1.5, 3.0, and 6.0 mg dm⁻³). Net photosynthesis
31 rate (P_n), intercellular CO₂ concentration (C_i), transpiration rate (E), stomatal
32 conductance (g_s) were measured in the second trifoliolate leaf of plants at the V4 growth
33 stage. Instantaneous water use efficiency ($WUE_{is} = P_n/E$) and intrinsic water use
34 efficiency ($WUE_{ic} = P_n/g_s$) were calculated. B application to soil increased all these
35 variables. The most consistent increases were in P_n , WUE_{is} , and WUE_{ic} . The critical
36 level of hot water extractable B in soil that maximized photosynthesis and optimized
37 water use by soybean at vegetative growth stage was calculated to be 0.37 mg dm⁻³.

38 Keywords: clayey soil; critical level; gas exchange; *Glycine max*

39 **Introduction**

40 Boron (B) is an essential element to nutrition of all higher plants. As a micronutrient, it is
41 required in low quantities by plants (Kirkby 2012). Despite low requirement, plants do not
42 survive or do not produce satisfactorily without sufficient B.

43 The roles of B in plant nutrition are not fully understood but generally they include: (i)
44 synthesis and structure of cell wall, (ii) membrane integrity, (iii) metabolism of carbohydrate,
45 RNA, indole acetic acid (IAA), and phenol, and (iv) sugar transport (Broadley et al. 2012). Of
46 all these roles, influence on cell wall is believed to be its primary role (Broadley et al. 2012).
47 This has made of B a nutrient often associated with structural functions (Blevins and
48 Lukaszewski 1998).

49

50 However, involvement of B in major physiological processes has increasingly been
51 studied in recent years. Research focused on influence of B on photosynthesis is one of most
52 evident examples of this change. Since a positive B effect on photosynthesis of a
53 cyanobacterium (*Anabaena*) has been observed (Garcia-González, Mateo, and Bonilla 1990),
54 a number of works has shown similar results for cultivated plants (Zhao and Oosterhuis 2002;
55 Han et al. 2008; Mukhopadhyay, Ghosh, and Mondal 2013; Tavallali 2017).

56 The role of B on water relations in plants is another major process that has recently
57 been a topic of intense research interest (Sheng et al., 2009; Hajiboland and Farhanghi 2010;
58 Mukhopadhyay, Ghosh, and Mondal 2013; Tavallali 2017; Karimi, Tavallali, and
59 Wirthensohn 2018). Nevertheless, effects of B on this process could not yet be generalized to
60 all higher plants because they seem to be dependent on species-specific characteristics
61 (Wimmer and Eichert 2013). Thus, consequences of B supply on water use should not be
62 predicted for any plant without particular experimental evidence.

63 The influence of B on photosynthesis and water use in soybean has not sufficiently
64 been evaluated, despite impacts of these processes on yield (Specht et al. 2001; Long et al.
65 2006) and worldwide importance of this crop (Hartman, West, and Herman 2011). Evaluation
66 at early stages of plant can in advance indicate whether B acts on these processes. The
67 objective of this work was to evaluate the effects of B application on photosynthesis and
68 water use in soybean at vegetative growth stage.

69 **Materials and methods**

70 A pot experiment was carried out in a greenhouse. The treatments consisted of 4 B rates (0,
71 1.5, 3.0, and 6.0 mg dm⁻³) with 5 replicates in a randomized complete block design. Samples
72 from the 0–20 cm layer of a clayey Oxisol situated at a commercial field in the Paragominas
73 municipality, state of Pará, Brazil, were collected. This soil was selected because soybean
74 grown on it has shown symptoms of B deficiency already at vegetative growth stage (V3 and

75 V4) mainly under water stress conditions. Moreover, such soil is one of the most
76 representative soils used for soybean cultivation in the humid tropics. The soil samples were
77 air-dried and passed through a 4-mm sieve. A sieved-soil composite sample was collected for
78 analyses in order to characterize the soil. Sample preparation and chemical analyses were
79 performed according to [Silva et al. \(2009\)](#) and particle-size analysis was carried out by the
80 pipette method after dispersion of samples with NaOH (4 g L⁻¹) and (NaPO₃)_n (10 g L⁻¹) as
81 described in [Camargo et al. \(2009\)](#).

82 Pots were filled with 5 dm³ of soil sample. The soil in each pot was fertilized with 300
83 mg P dm⁻³ (source: KH₂PO₄), 150 mg K dm⁻³ (KH₂PO₄ and KCl), 50 mg S dm⁻³ (MgSO₄),
84 1.5 mg Cu dm⁻³ (CuSO₄), 1.6 mg Fe dm⁻³ (FeCl₃), 3.7 mg Mn dm⁻³ (MnCl), 0.15 mg Mo dm⁻³
85 (MoO₃.H₂O) and 4.0 mg Zn dm⁻³ (ZnSO₄). B rates were applied to soil according to
86 treatments using H₃BO₃ as a source. All fertilizers (i.e., laboratory reagents) were applied to
87 soil as nutrient solution. Soil was incubated with fertilizers for 30 days at a moisture
88 equivalent to 80 % of the volumetric water content at the 0.01 MPa matric potential (field
89 capacity). After incubation period, a soil sample from each pot was collected for determining
90 B extracted with hot water according to [Silva et al. \(2009\)](#).

91 Soybean [*Glycine max* (L.) Merrill cv. M8644 IPRO] sowing was carried out placing
92 12 seeds previously inoculated with rhizobia (SEMIA 5019 and SEMIA 5079 strains) in each
93 pot. Seedlings were thinned to 3 plants by pot 5 days after emergence. Plants were supplied
94 with water by maintaining soil at the same moisture adopted during incubation with
95 fertilizers.

96 Gas exchange was evaluated in the second trifoliate leaf of plants at the V4 growth
97 stage ([Fehr and Caviness 1977](#)) using a portable analyzer (LI-6400XT Portable
98 Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, USA). The evaluation was carried out between 9
99 and 11 a.m. of a day without cloud under the following conditions: external CO₂

100 concentration $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, photosynthetically active radiation $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, solar
 101 radiation $934 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, temperature 35°C , relative air humidity 54 %, and vapor pressure
 102 deficit 2.52 kPa. Net photosynthesis rate (P_n), intercellular CO_2 concentration (C_i),
 103 transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s) were determined. Instantaneous water use
 104 efficiency ($\text{WUE}_{\text{is}} = P_n/E$) and intrinsic water use efficiency ($\text{WUE}_{\text{ic}} = P_n/g_s$) were
 105 calculated.

106 A two-way analysis of variance (ANOVA) was used to evaluate significance of
 107 treatments on variables after checking homogeneity of variance by the Levene test and
 108 normality by the Shapiro-Wilk test. The effects of B rates were analyzed by regression.
 109 Pearson correlation analysis was carried out between selected variables. All statistical
 110 analyses were run in R (R Core Team 2018) at $P < 0.05$.

111 **Results and discussion**

112 *Photosynthesis, transpiration, and water use*

113 There was significant effect ($P < 0.001$) of B rates on net photosynthesis rate (P_n) in leaf of
 114 soybean at the V4 growth stage. P_n increased with B application according to quadratic
 115 regression model (Figure 1A). B rate for maximum P_n was 4.3 mg dm^{-3} as estimated by
 116 regression equation. Liu et al. (2005) also found increase in photosynthetic rate of three
 117 Chinese soybean cultivars by B fertilization. However, B-fertilized substrate in the study of
 118 these authors was a mixture of perlite and vermiculite. In present work, we applied B to a
 119 representative soil for soybean cultivation, suggesting that the increase on photosynthetic rate
 120 by increasing B supply can also occur under field conditions. The positive response of
 121 photosynthesis in soybean leaf is consistent with the low B availability in soil (Table 1).

122 The increase in P_n due to B application has also been obtained for other cultivated
 123 plants such as cotton (*Gossypium hirsutum*) (Zhao and Oosterhuis 2002; Li et al. 2017), citrus
 124 (*Citrus sinensis*) (Han et al. 2008; Sheng et al. 2009), turnip (*Brassica rapa*) (Hajiboland and

125 Farhanghi 2010), tea (*Camellia sinensis*) (Mukhopadhyay, Ghosh, and Mondal 2013), and
126 pistachio (*Pistacia vera*) (Tavallali 2017). The occurrence of this effect in soybean, as found
127 in this work, and in other different species, as recorded in literature, supports a role of B in
128 enhancing photosynthetic efficiency of plants.

129 The B rates influenced significantly ($P < 0.001$) the intercellular CO₂ concentration
130 (C_i) in soybean leaf. B application increased quadratically C_i up to 4.8 mg B dm⁻³ as
131 estimated by regression (Figure 1B). The increase in C_i with increasing B supply also was
132 observed by Shah et al. (2017) for citrange (hybrid citrus) grown in nutrient solution. B
133 increased C_i in soybean probably by enhancing stomatal opening, thus facilitating the
134 diffusion of CO₂ into leaf. In fact, B is able of enhancing stomatal opening as demonstrated
135 by Roth-Bejerano and Itai (1981) for *Commelina communis*. B mechanisms involved in this
136 opening have not been fully elucidated yet. However, evidences indicate that B seems to
137 regulate the status of K in guard cells, increasing uptake and decreasing leakage of K⁺ (Roth-
138 Bejerano and Itai 1981; Hajiboland and Farhanghi 2010; Wimmer and Eichert 2013). As a
139 result of this regulation, osmotic potential of guard cells increases, enhancing stomatal
140 opening. Other possible cause for increased C_i in soybean as an effect of B application may be
141 related to number and dimension of stomatal porous. Sharma and Ramchandra (1990)
142 observed higher density and width for stomatal porous in mustard (*Brassica campestris*) leaf
143 with increasing B supply to the plant. If these changes also occurred for soybean, then CO₂
144 diffusion into leaf was facilitated, thus increasing C_i .

145 There was a clear similarity between the P_n and C_i curves (Figure 1A and 1B) such
146 that these variables were strongly correlated ($r = 0.8460$; $P < 0.001$). This suggests that
147 increase in C_i contributed to increase in P_n . Such relationship has previously been observed
148 for soybean (Campbell, Allen, and Bowes 1988).

149 Transpiration rate (E) in soybean leaf increased significantly ($P < 0.01$) with
150 increasing in B rate (Figure 2A). The increase was represented by a quadratic regression.
151 Maximum E was reached with 3.2 mg B dm^{-3} according to regression. Previous reports have
152 shown that B supply also increased E in other species such as citrus (Sheng et al. 2009),
153 turnip (Hajiboland and Farhanghi 2010), tea (Mukhopadhyay, Ghosh, and Mondal 2013),
154 citrange (Shah et al. 2017), pistachio (Tavallali 2017), and cotton (Li et al. 2017).

155 Similarly to E , stomatal conductance (g_s) in soybean leaf increased significantly ($P <$
156 0.001) with increasing B rate following a quadratic regression model (Figure 2B). B rate for
157 maximum g_s , as estimated by regression, was the same for E (i.e., 3.2 mg B dm^{-3}). The
158 increase in g_s may be related to enhancing stomatal opening and increasing density and width
159 stomatal porous as previously suggested for increased C_i .

160 Interestingly, E decreased after reaching the maximum level (Figure 2A) and P_n
161 continued increasing (Figure 1A), indicating that photosynthesis was more responsive than
162 transpiration to increasing B supply. As a result, water use by the plant enhanced.
163 In fact, there was significant effect of B rates on instantaneous water use efficiency (WUE_i)
164 ($P < 0.01$) and intrinsic water use efficiency (WUE_ic) ($P < 0.001$) measured in leaf of
165 soybean at vegetative growth stage. WUE_i increased linearly with increasing B rates (Figure
166 1A) varying on average from 2.96 to $3.61 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. WUE_ic also increased but
167 the increase was curvilinear (Figure 1B). By estimate from regression, maximum WUE_ic was
168 reached with 5.5 mg B dm^{-3} . These results show strong B influence on water use in soybean,
169 suggesting that B fertilization could become the plant more tolerant to water stress. This
170 would be particularly important for soybean because its yield is significantly reduced under
171 drought conditions (Oya et al. 2004). Thus, specific studies to evaluate the role of B on water
172 stress in soybean are necessary.

173 *Relationship of soil boron with photosynthesis and water use*

174 There was significant effect ($P < 0.001$) of B rates on hot water extractable B in soil. B in soil
175 increased linearly with increasing B rate (Figure 4). Soil B content ranged on average between
176 0.31 and 0.54 mg dm⁻³. The limits of this range can be interpreted as “low” and “medium”,
177 respectively (Brasil and Cravo 2007). This indicates that B fertilization increased available B
178 content in soil but did not to seemingly excessive levels.

179 P_n was related to hot water extractable B content (Figure 5). The equation of this
180 curvilinear relationship was used to estimate the critical level of B in soil for photosynthesis
181 in leaf of soybean at vegetative growth stage. The critical level associated to 90 % of
182 estimated maximum P_n was calculated to be 0.37 mg dm⁻³. This means that soybean grown in
183 a soil with B content below this critical level would be with B physiological deficiency at
184 vegetative growth stage even without showing visual symptoms of this nutritional disorder.
185 Another meaning is that B application in soils with extractable B contents below the critical
186 level found in this work could enhance photosynthesis of the plant. Thus, this kind of critical
187 level could be incorporated into tools for diagnosis and recommendation of B for soybean.

188 WUE_{is} and WUE_{ic} were related to hot water extractable B content in soil (Figure 6).
189 However, as these relationships were linear, B critical levels could not be calculated. Such
190 linear responses indicate that increase in soil B availability optimizes water use by the plant
191 even after maximum photosynthesis is reached (Figures 1A and 6).

192 **Conclusion**

193 B application to a clayey Oxisol with low available B content increased both photosynthesis
194 rate and water use efficiency in soybean at vegetative growth stage. The critical level of hot
195 water extractable B in soil that maximized photosynthesis and optimized water use by the
196 plant was calculated to be 0.37 mg dm⁻³.

197 **Acknowledgments**

198 We thank Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES – Minister
199 of Education, Brazil) for awarding a doctorate scholarship to the first author. We also thank
200 staff of Laboratório de Física do Solo at Universidade Federal Rural da Amazônia (Belém,
201 PA, Brazil) for performing soil physical analysis. Thanks are devoted to Juparanã
202 (Paragominas, PA, Brazil) for financial support.

203 **References**

- 204 Blevins, D. G., K. M. Lukaszewski. 1998. Boron in plant structure and function. *Annual*
205 *Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49: 481–500. doi:
206 10.1146/annurev.arplant.49.1.481.
- 207 Brasil, E. C., and M. S. Cravo. 2007. Interpretação dos resultados de análise de solo. In
208 *Recomendações de adubação e calagem para o estado do Pará*, ed. Cravo, M. S., Viégas, I.
209 de J. M., and Brasil, E. C., 41–48. Belém: Embrapa Amazônia Oriental.
- 210 Broadley, M., P. Brown, I. Cakmak, Z. Rengel, and F. Zhao. 2012. Function of nutrients:
211 micronutrients. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, ed. Marschner, P., 191–
212 248. 3rd ed. San Diego: Elsevier.
- 213 Camargo, O. A. de, A. C. Moniz, J. A., Jorge, and J. M. A. S. Valadares. 2009. *Métodos de*
214 *análise química, mineralógica e física de solos do Instituto Agronômico de Campinas*.
215 Campinas: Instituto Agronômico.
- 216 Campbell, W. J., L. H. Allen Jr, and G. Bowes. 1988. Effects of CO₂ concentration on rubisco
217 activity, amount, and photosynthesis in soybean leaves. *Plant Physiology* 88 (4): 1310–1316.
- 218 Fehr, W. A., and C. E. Caviness. 1977. *Stages of soybean development*. Ames: Iowa State
219 University.

- 220 Garcia-González, M., P. Mateo, and I. Bonilla. 1990. Effect of boron deficiency on
221 photosynthesis and reductant sources and their relationship with nitrogenase activity in
222 *Anabaena* PCC 71191. *Plant Physiology* 93 (2): 560–565. doi: 10.1104/pp.93.2.584.
- 223 Hajiboland, R., and F. Farhanghi. 2010. Remobilization of boron, photosynthesis, phenolic
224 metabolism and anti-oxidant defense capacity in boron-deficient turnip (*Brassica rapa* L.)
225 plants. *Soil Science and Plant Nutrition* 56 (3): 427–437. doi: 10.1111/j.1747-
226 0765.2010.00478.x.
- 227 Han, S., L.-S. Chien, H.-X. Jiang, H. X., B. R. Smith, L.-T. Yang, C.-Y. Xie. 2008. Boron
228 deficiency decreases growth and photosynthesis, and increases starch and hexoses in leaves of
229 citrus seedlings. *Journal of Plant Physiology* 165 (13): 1331–1341. doi:
230 10.1016/j.jplph.2007.11.002.
- 231 Hartman, G. L., E. D. West, and T. K. Herman. 2011. Crops that feed the World 2. Soybean –
232 worldwide production, use, and constraints caused by pathogens and pests. *Food Security* 3
233 (1): 5–17. doi: 10.1007/s12571-010-0108-x.
- 234 Karimi, S., V. Tavallali, and M. Wirthensohn. 2018. Boron amendment improves water
235 relations and performance of *Pistacia vera* under salt stress. *Scientia Horticulturae* 241: 252–
236 259. doi: 10.1016/j.scienta.2018.06.064.
- 237 Kirkby, E. 2012. Introduction, definition and classification of nutrients. In *Marschner's*
238 *Mineral Nutrition of Higher Plants*, ed. Marschner, P., 3–5. 3rd ed. San Diego: Elsevier.
- 239 Li, M., Z. Zhao, Z. Zhang, W. Zhang, J. Zhou, F. Xu, and X. Liu. 2017. Effect of boron
240 deficiency on anatomical structure and chemical composition of petioles and photosynthesis
241 of leaves in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Scientific Reports* 7: 4420. doi: 10.1038/s41598-
242 017-04655-z.

- 243 Liu, P., Y. S. Yang, G. D. Xu, Y. H. Fang, Y. A. Yang, R. M. Kalin. 2005. The effect of
244 molybdenum and boron in soil on the growth and photosynthesis of three soybean varieties.
245 *Plant, Soil and Environment* 51 (5): 197–205.
- 246 Long, S. P., X.-G. Zhu, S. L. Naidu, and D R. Ort. 2006. Can improvement in photosynthesis
247 increase crop yields? *Plant, Cell and Environment* 29 (3): 315–330. doi: 10.1111/j.1365-
248 3040.2005.01493.x
- 249 Mukhopadhyaya, M., P. D. Ghoshb, and T. K. Mondala. 2013. Effect of boron deficiency on
250 photosynthesis and antioxidant responses of young tea plantlets. *Russian Journal of Plant*
251 *Physiology* 60 (5): 633–639. doi: 10.1134/S1021443713030096.
- 252 Oya, T., A. L. Nepomuceno, N. Neumaier, J. R. B. Farias, S. Tobita, and O. Ito. 2004.
253 Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars – Evaluation and
254 characterization of drought tolerance of various Brazilian soybean cultivars in the field. *Plant*
255 *Production Science* 7 (2):129–137.
- 256 R Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation
257 for Statistical Computing, Vienna, URL: <https://www.R-project.org/>.
- 258 Roth-Bejerano, N., and C. Itai. 1981. Effect of boron on stomatal opening in epidermal strips
259 of *Commelina communis*. *Physiologia Plantarum* 52 (2): 302–304. doi: 10.1111/j.1399-
260 3054.1981.tb08510.x.
- 261 Shah, A., X. Wu, A. Ullah, S. Fahad, R. Muhammad, L. Yan, and C. Jiang. 2017. Deficiency
262 and toxicity of boron: alterations in growth, oxidative damage and uptake by citrange orange
263 plants. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 145: 575–582. doi:
264 10.1016/j.ecoenv.2017.08.003.
- 265 Sheng, O., S. Song, S. Peng, and X. Deng. 2009. The effects of low boron on growth, gas
266 exchange, boron concentration and distribution of ‘Newhall’ navel orange (*Citrus sinensis*

- 267 Osb.) plants grafted on two rootstocks. *Scientia Horticulturae* 121:278–283.
268 doi:10.1016/j.scienta.2009.02.009.
- 269 Sharma, P. N., and T. Ramchandra. 1990. Water relations and photosynthesis in mustard
270 plants subjected to boron deficiency. *Indian Journal of Plant Physiology* 33 (2): 150–154.
- 271 Silva, F. C. da, M. F. de Abreu, D. V. Pérez, P. A. da Eira, C. A. de Abreu, B. van Raij, C.
272 Gianello, A. M. Coelho, J. A. Quaggio, M. J. Tedesco, C. A. Silva, H. Cantarella, W. de O.
273 Barreto. 2009. Métodos de análises químicas para avaliação da fertilidade do solo. In *Manual*
274 *de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*, ed. Silva F. C. da, 107–189. 2nd ed.
275 Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- 276 Specht, J. E., K. Chase, M. Macrander, G. L. Graef, J. Chung, J. P. Markwell, M. Germann, J.
277 H. Orf, and K. G. Lark. 2001. Soybean response to water: a QTL analysis of drought
278 tolerance. *Crop Science* 41 (2): 493–509. doi:10.2135/cropsci2001.412493x.
- 279 Tavallali, V. 2017. Interactive effects of zinc and boron on growth, photosynthesis, and water
280 relations in pistachio. *Journal of Plant Nutrition* 40 (11):1558–1603. doi:
281 10.1080/01904167.2016.1270308.
- 282 Veloso, C. A. C., S. M. Botelho, and J. E. L. F. Rodrigues. 2007. Correção da acidez do solo.
283 In *Recomendações de adubação e calagem para o estado do Pará*, ed. Cravo, M. S., Viégas,
284 I. de J. M., and Brasil, E. C., 93–103. Belém: Embrapa Amazônia Oriental.
- 285 Wimmer, M. A., and T. Eichert. 2013. Review: mechanisms for boron deficiency-mediated
286 changes in plant water relations. *Plant Science* 203: 25–32. doi:
287 10.1016/j.plantsci.2012.12.012.
- 288 Zhao, D., and D. M. Oosterhuis. 2002. Cotton carbon exchange, nonstructural carbohydrates,
289 and boron distribution in tissues during development of boron deficiency. *Field Crops*
290 *Research* 78 (1): 75–87. doi: 10.1016/S0378-4290(02)00095-3.

291 Table 1. Characteristics of the soil used in this study.

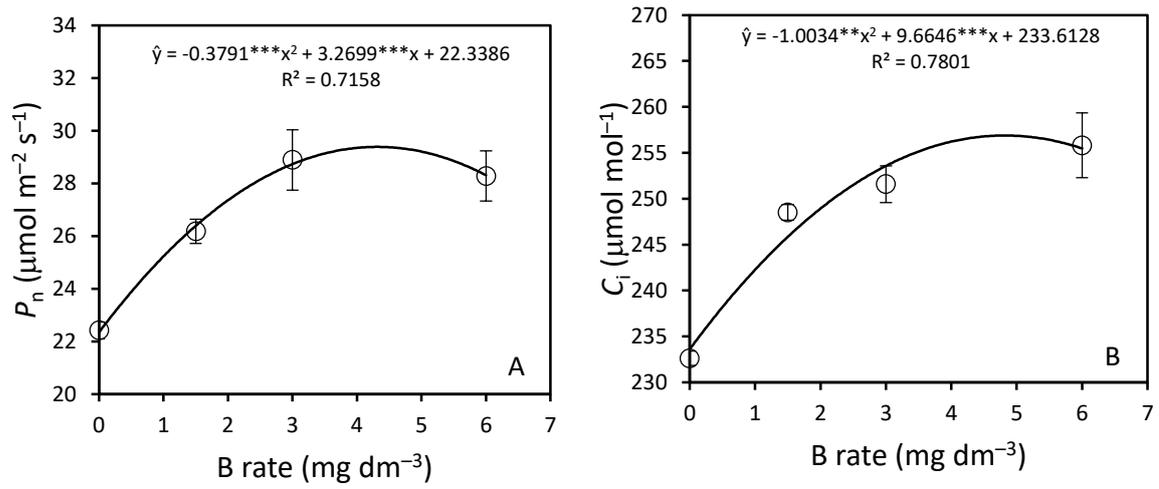
Characteristic	Value	Interpretation
pH (CaCl ₂)	5.1	—
OM (g dm ⁻³)	39	—
Mehlich 1 P (mg dm ⁻³)	7	Medium ^a
Ca (cmol _c dm ⁻³)	5.1	—
Mg (cmol _c dm ⁻³)	1.5	Medium ^a
K (cmol _c dm ⁻³)	0.30	High ^a
SO ₄ ²⁻ -S (mg dm ⁻³)	5	—
Al (cmol _c dm ⁻³)	< 0.1	Low ^a
H+Al (cmol _c dm ⁻³)	2.9	—
CEC at pH 7 (cmol _c dm ⁻³)	9.8	—
BS (%)	70	Suitable ^b
HWB (mg dm ⁻³)	0.31	Low ^a
Mehlich 1 Cu (mg dm ⁻³)	0.7	Medium ^a
Mehlich 1 Fe (mg dm ⁻³)	27	Medium ^a
Mehlich 1 Mn (mg dm ⁻³)	55	High ^a
Mehlich 1 Zn (mg dm ⁻³)	3.6	High ^a
Sand (g kg ⁻¹)	58	—
Silt (g kg ⁻¹)	108	—
Clay (g kg ⁻¹)	834	—

292 OM: organic matter. CEC: cation exchange capacity. BS: base saturation. HWB: hot water extractable boron.

293 ^aBrasil and Cravo (2007). ^bVeloso, Botelho, and Rodrigues (2007).

294

295



296

297 Figure 1. Effect of B rates applied to a clayey soil on net photosynthesis rate (P_n) (A) and
 298 intercellular CO₂ concentration (C_i) (B) in leaf of soybean at vegetative growth stage. ** $P <$
 299 0.01. *** $P < 0.001$. Vertical lines are standard errors.

300

301

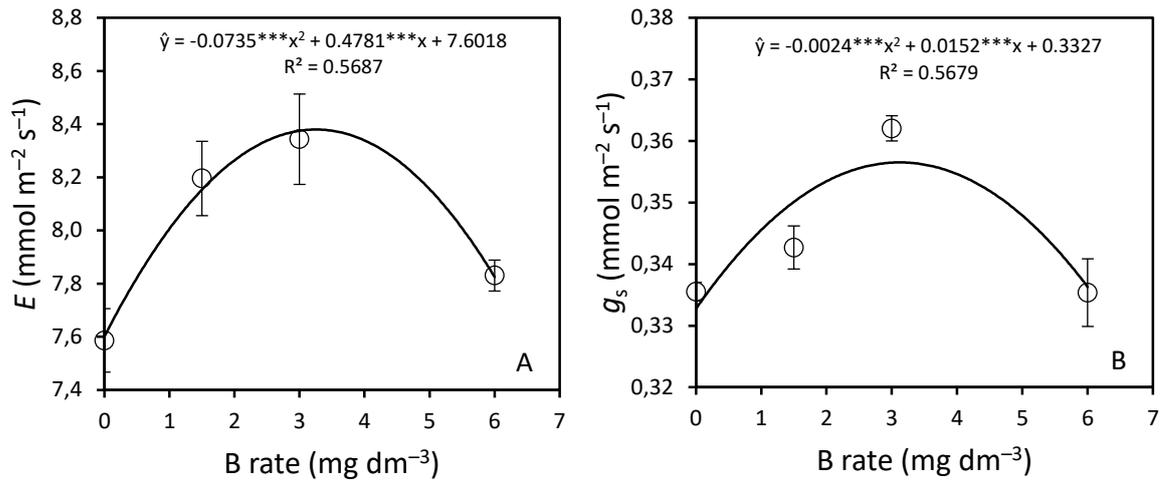
302

303

304

305

306



307

308 Figure 2. Effect of B rates applied to a clayey soil on transpiration rate (E) (A) and stomatal
 309 conductance (g_s) (B) in leaf of soybean at vegetative growth stage. *** $P < 0.001$. Vertical
 310 lines are standard errors.

311

312

313

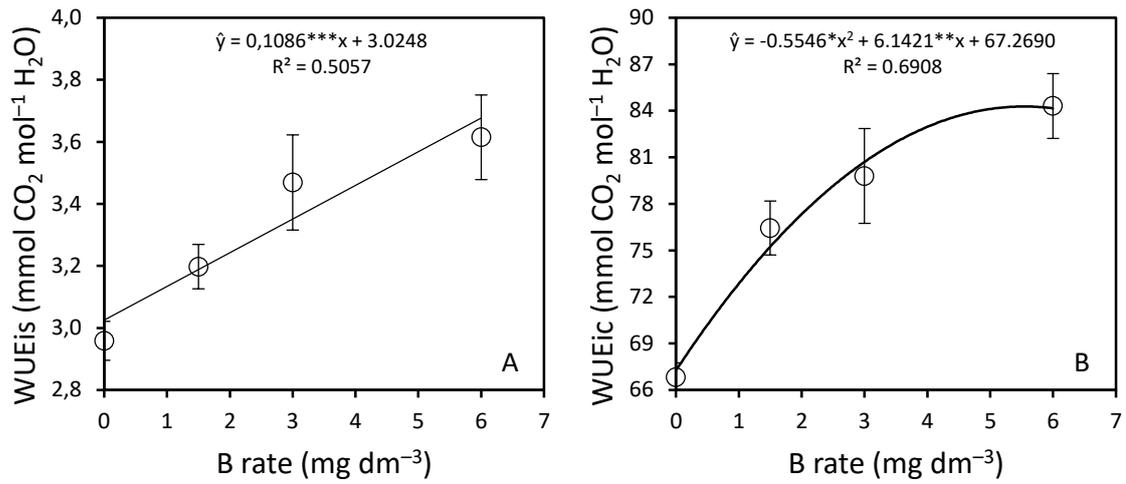
314

315

316

317

318



319

320 Figure 3. Effect of B rates applied to a clayey soil on instantaneous water use efficiency

321 (WUE_{is}) (A) and intrinsic water use efficiency (WUE_{ic}) (B) in leaf of soybean at vegetative322 growth stage. * $P < 0.05$. ** $P < 0.01$. *** $P < 0.001$. Vertical lines are standard errors.

323

324

325

326

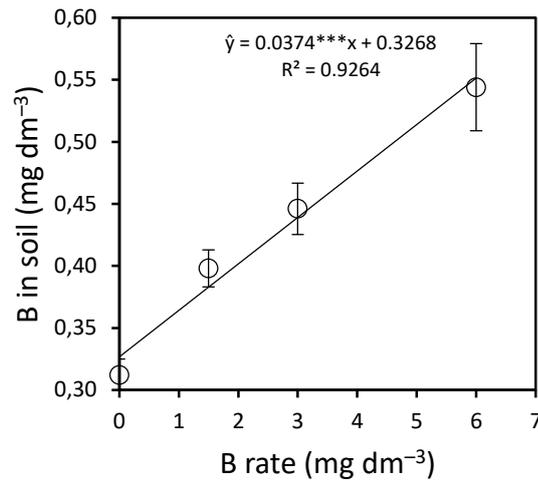
327

328

329

330

331



332

333 Figure 4. Effect of B rates applied to a clayey soil on hot water extractable B in soil. *** $P <$

334 0.001. Vertical lines are standard errors.

335

336

337

338

339

340

341

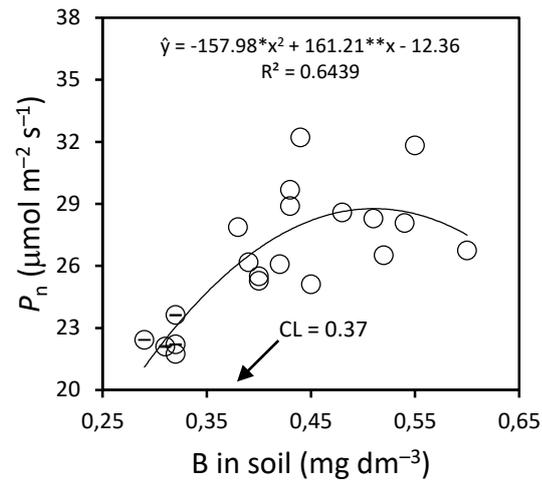
342

343

344

345

346



347

348 Figure 5. Relationship between hot water extractable B in soil and net photosynthesis rate (P_n)
 349 in leaf of soybean at vegetative growth stage. CL: critical level of B in soil associated to 90 %
 350 of estimated maximum P_n . * $P < 0.05$. ** $P < 0.01$.

351

352

353

354

355

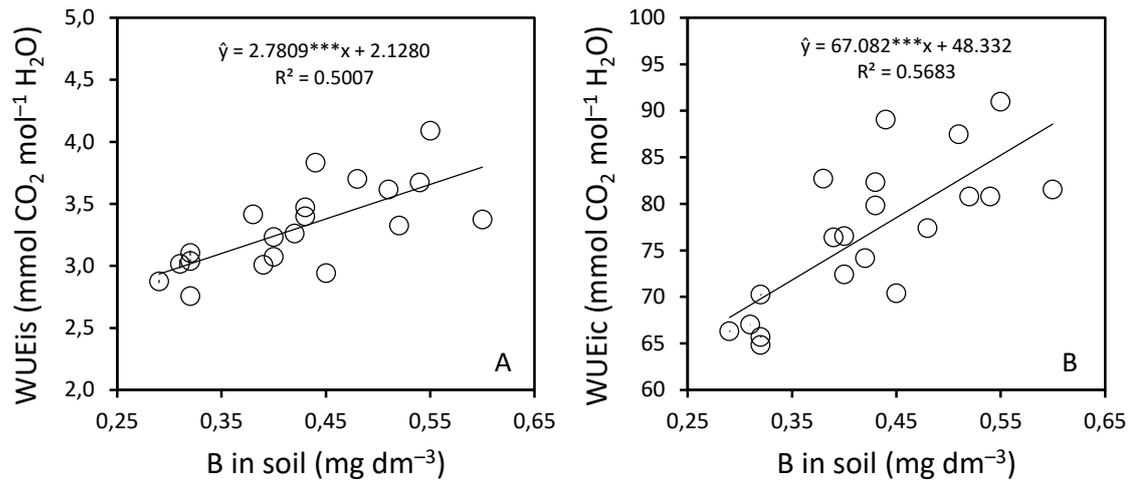
356

357

358

359

360



361

362 Figure 6. Relationship between hot water extractable B in soil and instantaneous water use
 363 efficiency (WUE_{is}) (A) and intrinsic water use efficiency (WUE_{ic}) (B) in leaf of soybean at
 364 vegetative growth stage. *** $P < 0.001$.

365

366 .

367 BORO ALIVIA OS EFEITOS DA RESTRIÇÃO HÍDRICA EM SOJA

368
369 ***Artigo 1: Normas da revista Frontiers in Plant Science**
370 **(Versão preliminar)**

371 Bruna Sayuri Fujiyama¹, Alysson Roberto Baizi e Silva², Mário Lopes da Silva Júnior¹, Rafael Gomes
372 Viana¹, Leila Sobral Sampaio¹

373 ¹Instituto de Ciências Agrárias, Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, Brazil.

374 ²Laboratório de Solos, Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Brazil

375 *** Autor correspondente:**

376 Alysson Roberto Baizi e Silva

377 alysson.silva@embrapa.br

378 Palavras - chave: fotossíntese, *Glycine max*, micronutriente, relações hídricas, seca.

379 **Resumo**

380 Restrições hídricas e nutricionais durante o florescimento e enchimento de grãos prejudicam o
381 potencial fotossintético e a utilização eficiente da água em plantas, além de reduzir o crescimento e a
382 produtividade das culturas. Objetivo do estudo foi avaliar os efeitos de doses de B combinadas com
383 teores de água no solo na fotossíntese, uso da água, crescimento e produtividade da soja. Foi
384 realizado um experimento em casa de vegetação e os tratamentos consistiram na combinação de
385 quatro doses de B com três teores de água no solo, em esquema fatorial 4×3 , com cinco repetições
386 distribuídas em delineamento em blocos ao acaso. As doses de B foram 0, 1,5, 3,0 e 6,0 mg dm⁻³, e
387 os teores de água, 60, 80 e 100 % da umidade na capacidade de campo (Ucc). Os resultados
388 mostraram que o suprimento de B associado ao baixo teor de água no solo (60 % Ucc) promove
389 melhoria na fotossíntese devido a maior eficiência fotoquímica, evidenciada pelo maior coeficiente
390 de extinção fotoquímica (qP), maior rendimento quântico efetivo do fotossistema II ($\Phi PSII$), maior
391 taxa de transporte de elétrons (ETR), menor coeficiente de extinção não fotoquímica (qN). O
392 aumentou o potencial hídrico das folhas (Ψ_w), maior eficiência de uso da água instantâneo (WUEis) e
393 intrínseco (WUEic), maior crescimento e produtividade de grãos.

394

395 **Introdução**

396 A soja é uma das culturas mais plantadas no mundo (Rocha et al., 2018). Seus grãos respondem por
397 parte considerável da oferta mundial de óleo comestível e de proteína vegetal empregada na
398 alimentação animal e na indústria alimentícia (Rodrigues, et al., 2010, Bellaloui, 2011, FAO, 2016).
399 Consequentemente, o fornecimento regular de soja é essencial à segurança alimentar da população

400 global. Por isso, controlar a produção de grãos da cultura é vital. A seca é um dos fatores que mais
401 limitam a produção de soja (Trautmann, et al., 2014). A restrição hídrica causa diversas alterações
402 fisiológicas na planta, como redução do potencial hídrico e da atividade fotossintética (Bertolli et al.,
403 2012, Trautmann et al., 2014), que resultam em danos no crescimento e na produtividade de grãos
404 (Gava et al., 2016).

405 A irrigação é uma técnica estratégica para minimizar os efeitos negativos da seca na produção das
406 culturas. Entretanto, irrigar todos os campos de soja potencialmente sujeitos à seca seria inviável,
407 devido às grandes extensões de área plantada com a cultura (Ahmed, et al., 2010). Além disso, o uso
408 da irrigação deverá ser cada vez mais restrito, devido à competição com o uso urbano, que cresce
409 com o crescimento populacional. Portanto, outras estratégias de superação aos efeitos da seca
410 deveriam ser adotadas como alternativas à irrigação.

411 Estudos revelam que existem diversos mecanismos que podem atenuar a restrição hídrica e manter o
412 ciclo produtivo das culturas. Entre esses mecanismos, o boro (B) apresenta capacidade de mitigar os
413 efeitos negativos da baixa disponibilidade de água em plantas (Wimmer e Eichert, 2013).

414 O boro (B) vem sendo apontado como um nutriente capaz de melhorar a tolerância das plantas ao
415 déficit hídrico (Wimmer e Eichert, 2013) e, por isso, ele poderia ser empregado para minimizar o
416 impacto negativo da seca nas culturas. Evidências mostram que o adequado suprimento de B pode
417 melhorar a absorção e transporte de água nas plantas, bem como minimizar a perda de água pela
418 superfície foliar (Wimmer e Eichert, 2013). Estes seriam os mecanismos gerais pelos quais as plantas
419 poderiam tolerar mais a deficiência hídrica.

420 A maior tolerância à seca conferida pelo B pode resultar em benefícios a outros processos
421 fisiológicos importantes, como a fotossíntese. Resultados de pesquisa demonstram que o
422 fornecimento de B melhora a eficiência fotossintética de plantas sob condições de déficit hídrico
423 (Tewari et al., 2009; Pandey, 2013; Lu et al., 2014). O suprimento de B também tem favorecido o
424 aumento no teor de clorofilas e maior eficiência na etapa fotoquímica da fotossíntese, avaliada pela
425 fluorescência da clorofila *a* (Hajiboland e Bastani, 2012).

426 Para soja, nós mostramos que a aplicação de B em solo argiloso aumentou a taxa de fotossíntese
427 líquida e a eficiência no uso da água em plantas no estágio vegetativo com suprimento suficiente de
428 água (Fujiyama et al., 2019). No entanto, não está documentado na literatura se o B exerceria efeitos
429 semelhantes em soja sob déficit hídrico, a ponto de minimizar possíveis prejuízos à produtividade de
430 grãos decorrentes da seca. Por outro lado, também faltam informações sobre o comportamento
431 fisiológico da planta em situação de excesso de água no solo, que é outro problema que pode
432 acontecer intercalado com períodos de escassez hídrica.

433 Objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos da combinação entre doses de B e teores de água no solo
434 sobre a fotossíntese, uso da água, crescimento e produtividade da soja.

435

436 **Material e métodos**

437 **Solo**

438 As amostras de solo empregadas neste estudo foram coletadas na camada de 0-20 cm de
439 profundidade de um Latossolo de textura muito argilosa, localizado em Paragominas, estado do Pará,
440 município situado em uma importante região produtora de soja no Norte do Brasil. A área onde se
441 encontra esse solo vinha sendo cultivada com as culturas de soja e milho por mais de cinco anos até a
442 época de coleta das amostras. Além disso, soja cultivada nesse solo tem mostrado sintomas de
443 deficiência de B desde as primeiras fases do crescimento da planta, principalmente em situações de
444 seca temporária durante a estação chuvosa (i.e., veranico). Após a coleta, as amostras foram secas ao
445 ar, passadas em peneira com abertura de malha de 4 mm e homogeneizadas. Em seguida, uma porção
446 dessas amostras foi coletada para ser submetida a análises químicas e granulométrica, a fim de
447 caracterizar a fertilidade e a textura do solo. Os seguintes atributos químicos foram determinados: pH
448 em CaCl_2 0,01 mol L⁻¹, matéria orgânica (MO) pelo método de Walkley-Black modificado, com
449 aquecimento externo; P extraído com Mehlich 1; Ca, Mg e K extraídos com resina trocadora de íons;
450 S-SO₄²⁻ extraído com $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$; Al trocável extraído com KCl 1 mol L⁻¹; H+Al extraído com
451 tampão SMP; B extraído com água quente; e Cu, Fe, Mn e Zn extraídos com Mehlich 1. A partir dos
452 dados obtidos nas análises foram calculadas soma de bases (SB), capacidade de troca de cátions
453 (CTC), saturação por bases (V) e saturação por Al (m). As análises químicas e os cálculos seguiram
454 os procedimentos descritos em [Silva et al. \(2009\)](#). A análise granulométrica foi realizada pelo método
455 da pipeta após a dispersão das amostras com NaOH (4 g L⁻¹) e (NaPO₃)_n (10 g L⁻¹), conforme
456 descrito por [Camargo et al. \(2009\)](#). Os resultados obtidos estão apresentados na **Tabela 1**.

457 **Tratamentos e delineamento experimental**

458 Os tratamentos consistiram na combinação de quatro doses de boro (B) com três teores de água no
459 solo, em esquema fatorial 4 × 3, com cinco repetições distribuídas em delineamento em blocos ao
460 acaso. As doses de B foram 0, 1,5, 3,0 e 6,0 mg dm⁻³, e os teores de água, 60, 80 e 100 % da umidade
461 na capacidade de campo (Ucc). As doses de B foram selecionadas com base em experiência prévia
462 ([Fujiyama, 2014](#)). Já os teores de água foram escolhidos na tentativa de expor a soja a três situações
463 distintas de disponibilidade hídrica no solo: restrita (60 % da Ucc), suficiente (80 % da Ucc) e
464 excessiva (100 % da Ucc). Situações extremas de umidade no solo (restrição e excesso de água) são
465 relativamente comuns em lavouras de soja, devido a variações no regime de chuvas, principalmente
466 quando estas são influenciadas pelos fenômenos climáticos El Niño e La Niña.

467 **Instalação e condução do experimento**

468 O experimento foi conduzido em casa de vegetação usando-se vasos de plástico com capacidade para
469 5 L, preenchidos com 5 dm³ de amostra de solo. O preenchimento do vaso foi feito por meio da
470 pesagem do solo, baseada na massa de medida volumétrica tomada em proveta de vidro de 1000 mL,
471 seguindo o mesmo procedimento para determinação da densidade do solo pelo método da proveta
472 ([Donagema et al., 2011](#)). A medida de 1 dm³ do solo foi equivalente, em média, a 1,024 kg (desvio
473 padrão = 0,003 kg, $n = 10$).

474 Como a saturação por bases já estava acima de 60 % (**Tabela 1**), que é o valor recomendado para a
 475 soja na região onde o solo foi coletado ([Veloso et al., 2007](#)), não foi necessário corrigir a acidez do
 476 solo.

477 A fertilização de semeadura foi realizada pela aplicação de: 300 mg P dm⁻³ (fonte: KH₂PO₄), 150 mg
 478 K dm⁻³ (KH₂PO₄ e KCl), 50 mg S dm⁻³ (MgSO₄), 1,5 mg Cu dm⁻³ (CuSO₄), 1,6 mg Fe dm⁻³ (FeCl₃),
 479 3,7 mg Mn dm⁻³ (MnCl), 0,15 mg Mo dm⁻³ (MoO₃.H₂O) e 4,0 mg Zn dm⁻³ (ZnSO₄). As doses de B
 480 foram aplicadas em conformidade com os tratamentos, usando-se o ácido bórico p.a. como fonte.
 481 Todas as fontes dos nutrientes foram aplicadas via solução, e o solo foi em seguida umedecido com
 482 água destilada até atingir 80 % da Ucc.

483 A capacidade de campo foi obtida com base em um teste prévio. Foi colocado um anel volumétrico
 484 (altura = 5 cm, diâmetro = 4,9 cm e volume = 94,31 cm³) na porção central de seis vasos preenchidos
 485 com 5 dm³ de solo. O solo em cada vaso foi umedecido diariamente, por sete dias, pela adição de
 486 água destilada correspondente ao mesmo volume de solo, isto é, 5 L. O umedecimento foi realizado
 487 para acomodar melhor as partículas de solo no anel volumétrico, de modo a tornar a amostra mais
 488 representativa do adensamento esperado do solo no vaso ao longo do período experimental, devido à
 489 adição sucessiva de água. Concluído o período de umedecimento, os anéis volumétricos foram
 490 cuidadosamente retirados dos vasos e levados ao laboratório para obtenção da umidade gravimétrica
 491 na capacidade de campo (Ucc), determinada em câmara de sucção pF Laboratory Station (ecoTech,
 492 Bonn, Alemanha), no potencial matricial de -0,010 MPa, o qual parece ser mais apropriado para solos
 493 tropicais do que o valor clássico de -0,033 MPa ([Reichardt, 1988](#)). O valor médio obtido para a Ucc
 494 foi de 0,399 kg kg⁻¹ (desvio padrão = 0,006 kg kg⁻¹, *n* = 6) ou 0,456 dm dm⁻³ (desvio padrão = 0,020
 495 dm dm⁻³, *n* = 6).

496 O solo, depois de fertilizado e umedecido, foi incubado por 30 dias, com homogeneização a cada 3
 497 dias e reposição diária de água. A semeadura da soja [*Glycine max* (L.) Merrill], cv. M8644 IPRO foi
 498 realizada com sementes previamente inoculadas com *Bradyrhizobium elkanii*, estirpe SEMIA 5019 e
 499 *Bradyrhizobium japonicum*, estirpe SEMIA 5079, na proporção de 10 g do inoculante comercial para
 500 5 kg de sementes. Foram semeadas 12 sementes por vaso, com desbaste realizado seis dias após a
 501 semeadura, deixando-se três plântulas por vaso.

502 Todas as unidades experimentais ficaram sob mesma condição hídrica (i.e., 80 % da Ucc) até o
 503 estágio V4 (i.e., 14 DAE) ([Fehr e Caviness, 1977](#)), quando então foram submetidas aos diferentes
 504 teores de água no solo (60, 80 e 100 % da Ucc) e assim foram mantidas até o fim do experimento. A
 505 umidade do solo, por ser um fator de estudo, foi ajustada diariamente, duas vezes por dia (das 8h às
 506 9h e das 15h às 16h), conforme os tratamentos.

507 **B no solo**

508 Uma amostra de solo de 0,3 dm³ foi retirada de cada vaso após o período de incubação com os
 509 fertilizantes e antes da semeadura da soja. As amostras foram secas ao ar, passadas em peneira com
 510 abertura de malha de 2 mm e analisadas para determinação do teor de B extraído com água quente
 511 ([Silva et al., 2009](#)).

512 **B na folha**

513 O terceiro trifólio com pecíolo das três plantas de cada vaso foi coletado no estágio R2 (i.e., 43
514 DAE). O material vegetal de cada vaso foi então lavado uma vez com a imersão das folhas em água
515 deionizada, seco em estufa com circulação forçada de ar regulada a 70 °C até massa constante, moído
516 em moinho tipo Wiley, dotado de peneira com abertura de malha de 1 mm, e analisado para
517 determinação da concentração de B no tecido vegetal pelo método da azometina-H, segundo
518 [Malavolta et al. \(1997\)](#), com prévia digestão da amostra por via seca em mufla a 550 °C, conforme
519 [Bataglia et al. \(1983\)](#).

520 **Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a***

521 As trocas gasosas foram avaliadas na segunda folha trifoliolada das plantas na fase de pleno
522 florescimento, ou seja, no estágio R2 (i.e., 41 DAE), usando um analisador portátil (LI-6400XT
523 Portable Photosynthesis System, LI-COR, Lincoln, EUA). A avaliação foi realizada entre 9 e 11
524 horas de um dia sem nuvens, sob as seguintes condições: concentração externa de CO₂ de 400 μmol
525 mol⁻¹, radiação fotossinteticamente ativa de 1000 μmol m⁻² s⁻¹, radiação solar de 934 μmol m⁻²
526 s⁻¹, temperatura de 35 °C, umidade relativa do ar de 54% e déficit de pressão de vapor de 2,52 kPa.
527 Foram determinadas a taxa de fotossíntese líquida (P_n), concentração de CO₂ intercelular (C_i), taxa de
528 transpiração (E), condutância estomática (g_s). Foram calculadas a eficiência de carboxilação
529 instantânea (P_n/C_i), eficiência de uso instantâneo da água ($WUE = P_n / E$) e a eficiência intrínseca do
530 uso da água ($WUE_{ic} = P_n / g_s$).

531 Logo após a avaliação de trocas gasosas, as mesmas folhas foram analisadas para determinar as
532 variáveis de fluorescência da clorofila *a*. Essas variáveis foram determinadas com um aparelho de
533 fluorimetria (6400-40 Leaf Chamber Fluorometer, LI-COR, Lincoln, EUA) acoplado ao analisador
534 portátil de trocas gasosas, seguindo procedimentos descritos por [Lima et al. \(2002\)](#). As folhas foram
535 adaptadas ao escuro durante 30 minutos ([Larcher e Cernusca, 1985](#)). Determinaram-se a
536 fluorescência inicial (F_o), fluorescência máxima (F_m) e a eficiência fotoquímica máxima do
537 fotossistema II (F_v/F_m). Determinados os parâmetros no estado adaptado ao escuro, as folhas foram
538 submetidas a um pulso de luz saturante, com intensidade de 6000 μmol fótons m⁻² s⁻¹ e duração de
539 0,8 segundo, para as determinações dos parâmetros do estado adaptado à luz, os quais permitiram a
540 obtenção das relações: fluorescência inicial (F'_s), fluorescência máxima (F'_m), rendimento quântico
541 real do transporte de elétrons do fotossistema II [$\Phi_{PSII} = (F'_m - F'_s)/F'_m$; ([Genty et al., 1989](#))], taxa
542 de transporte de elétrons no fotossistema II (ETR), coeficiente de extinção fotoquímico (qP) e
543 coeficiente de extinção não fotoquímico (qN) ([Maxwell e Johnson, 2000](#)).

544 **Potencial hídrico foliar**

545 O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi medido no quarto trifólio da mesma planta em que foram avaliadas
546 as trocas gasosas e a fluorescência da clorofila *a* e no dia posterior ao da realização dessas avaliações,
547 entre 4h30min e 5h30min. A medição foi realizada em câmara de pressão portátil (i.e., bomba de
548 Scholander) (670 Model Pressure Chamber Instrument, PMS Instrument Company, Albany, EUA). A
549 base do pecíolo do trifólio foi cortada, inserida na câmara e submetida à pressão até a exsudação de
550 líquido ([Turner, 1981](#)). A pressão na qual ocorreu a tal exsudação consistiu no potencial hídrico.

551 **Matéria seca da parte aérea e produtividade de grãos**

552 Uma planta por vaso foi cortada rente ao nível do solo no estádio R6 (78 DAE). A parte aérea da
553 planta foi seca em estufa com circulação forçada de ar regulada a 70 °C e pesada para determinação
554 da matéria seca.

555 A colheita dos grãos das duas plantas remanescentes em cada vaso foi realizada no estádio R9 (103
556 DAE). A produtividade foi expressa com umidade dos grãos equivalente a 130 g kg⁻¹.

557 **Análises estatísticas**

558 Os dados foram submetidos à análise de variância para os dois fatores estudados e, quando o teste *F*
559 foi significativo, realizou-se análise de regressão e, quando nenhum modelo de regressão se ajustou
560 aos dados, as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey. Todas as análises
561 estatísticas foram efetuadas no R (R Core Team, 2018) com *P* < 0,05.

562 **Resultados**

563 **B no solo**

564 Houve efeito significativo das doses de B na concentração de B no solo extraído por água quente
565 (**Tabela 2**). Verificou-se efeito linear crescente da ordem de 0,04 mg dm⁻³ de B no solo recuperado a
566 cada 1 mg dm⁻³ aplicado (**Figura 1**), indicando que o aumento da dose de B aplicada promoveu
567 maior concentração de B no solo. Os teores médios de B no solo variaram de 0,31 a 0,55 mg dm⁻³
568 (**Figura 1**).

569 **B na folha**

570 Foi significativo o efeito das doses de B, teores de água no solo e a interação entre os fatores no teor
571 de B na folha (**Tabela 2**). Para o teor de água correspondente a 60% da Ucc, B na folha aumentou
572 linearmente com a aplicação das doses (**Figura 2**). Já para os teores de água correspondentes a 80% e
573 100% da Ucc, B na folha aumentou com a aplicação de B de acordo com o modelo quadrático de
574 regressão (**Figura 2**). O teor máximo de B na folha foi de 79,65 e 86,08 mg kg⁻¹ para os teores de
575 água no solo equivalentes a 80% e 100% da Ucc, nas doses 5,26 e 5,23 mg dm⁻³, respectivamente.

576 Verificou-se efeito de toxidez nos tratamentos com aplicação de 6 mg dm⁻³ nos teores de água no solo
577 equivalente a 100% da Ucc (**Figura 3**). Os sintomas apareceram nas folhas mais velhas,
578 apresentando clorose, pintas avermelhadas a pretas, com aspecto enferrujado e, posteriormente,
579 necrose. Os demais tratamentos não apresentaram sintoma visível de toxidez, indicando que em
580 condição excessiva de água, o B pode ser mais absorvido pela planta quando há aplicação de doses
581 elevadas.

582 **Fotossíntese**

583 Houve efeito significativo dos teores de água no solo e da interação entre doses de B e teores de água
584 no solo na taxa de fotossíntese líquida (*P_n*) em folha de soja no estádio R2 (**Tabela 2**). Quando o B
585 não foi aplicado, *P_n* no teor de água no solo correspondente a 60 % da Ucc foi menor do que *P_n* nos

586 teores de água equivalentes a 80 e 100 % da Ucc (**Figura 4A**), indicando que a restrição hídrica no
 587 solo diminuiu a fotossíntese. No entanto, aplicação de 1,5 ou 3 mg dm⁻³ de B resultou em valores de
 588 P_n similares entre as três condições de umidade do solo (**Figura 4A**), mostrando que a fertilização
 589 com B aliviou o efeito negativo da restrição hídrica na eficiência fotossintética da planta. Na dose
 590 mais alta de B (6 mg dm⁻³), P_n no teor de água de 60 % da Ucc foi menor do que P_n nos dois outros
 591 teores de água (**Figura 4A**), o que significa que aplicação de dose elevada de B em solo pouco úmido
 592 pode reduzir a taxa de fotossíntese. A não significância do efeito principal das doses de B sobre P_n
 593 (**Tabela 2**) sugere que a influência do B nessa variável foi altamente dependente do teor de água no
 594 solo.

595 Foi significativo o efeito dos teores de água no solo na concentração intercelular de CO₂ (C_i), mas
 596 não houve efeito das doses de B e da interação entre esses fatores (**Tabela 2**). O menor C_i das plantas
 597 ocorreu no teor de água no solo correspondente a 60% da Ucc, seguido por 80% e 100% da Ucc,
 598 respectivamente, indicando que o menor teor de água no solo prejudicou a absorção de CO₂ pelas
 599 folhas (**Figura 4B**).

600 Não houve efeito significativo dos teores de água no solo, das doses de B nem da interação entre os
 601 fatores na eficiência de carboxilação instantânea (P_n/C_i) (**Tabela 2**). Isso mostra que os teores de
 602 água no solo e as doses de B usadas no experimento não influenciaram P_n/C_i .

603 **Fluorescência da clorofila *a***

604 Não houve efeito significativo dos teores de água no solo, das doses de B e da interação entre os
 605 fatores na eficiência fotoquímica do PSII (F_v/F_m) e nem na eficiência de captura de excitação do PSII
 606 aberto (F'_v/F'_m) (**Tabela 2**).

607 Foi significativo o efeito da interação entre doses de B e teores de água no solo no coeficiente de
 608 extinção fotoquímica (qP) (**Tabela 2**). Quando não houve aplicação de B, plantas sob 60% da Ucc
 609 obtiveram qP menor do que qP dos outros teores de água no solo (80% e 100% da Ucc) (**Figura 5A**),
 610 indicando que a restrição hídrica reduziu qP . Já a aplicação de 1,5 mg dm⁻³ de B promoveu aumento
 611 de qP , sugerindo que a aplicação de B favoreceu a utilização da energia luminosa para os processos
 612 fotoquímicos da fotossíntese.

613 Houve efeito significativo da interação entre doses de B e teores de água no solo no coeficiente de
 614 extinção não fotoquímica (qN) (**Tabela 2**). A aplicação de 1,5 mg dm⁻³ de B nas plantas que estavam
 615 sob 60% da Ucc reduziu qN em relação as plantas que não receberam suprimento de B (**Figura 5B**).
 616 A redução de qN favorecida pela fertilização com B sugere que este micronutriente reduziu a
 617 dissipação de energia na forma de calor em condição de restrição hídrica.

618 Foi significativo o efeito das doses de B, teores de água no solo e da interação entre os dois fatores
 619 no rendimento quântico efetivo do PSII (Φ_{PSII}) (**Tabela 2**). Quando não foi aplicado B, o Φ_{PSII} no
 620 teor de água no solo correspondente a 60% da Ucc foi menor que o Φ_{PSII} dos demais teores de água
 621 (80% e 100% da Ucc) (**Figura 5C**), sugerindo que a restrição hídrica reduziu Φ_{PSII} . No entanto, a
 622 aplicação de 1,5, 3 ou 6 mg dm⁻³ B promoveu Φ_{PSII} semelhante ao dos teores de água no solo

623 correspondentes a 80% e 100% da Ucc (**Figura 5C**), revelando que a aplicação de B mitigou o efeito
624 da restrição hídrica no redimento quântico efetivo do PSII.

625 A taxa de transporte de elétrons (ETR) teve efeito significativo para os teores de água no solo e para
626 a interação entre as doses de B e teores de água no solo (**Tabela 2**). Quando não houve aplicação de
627 B, no teor de água de 60% da Ucc, houve redução de ETR comparado aos teores de água
628 correspondentes a 80% e 100% da Ucc (**Figura 5D**), sugerindo que a restrição hídrica reduziu ETR.
629 No entanto, a aplicação de 1,5, 3 ou 6 mg dm⁻³ B aumentou ETR, atingindo valores semelhantes ao
630 ETR de 80% e 100% da Ucc, indicando que a fertilização com B aliviou o efeito da restrição hídrica
631 na taxa de transferência de elétrons.

632 **Uso da água**

633 Houve efeito significativo das doses de B, dos teores de água no solo e da interação entre os fatores
634 no potencial hídrico foliar (Ψ_w) (**Tabela 2**). Sem aplicação de B, as plantas que estavam com o teor
635 de água no solo correspondente a 60% da Ucc apresentaram redução no potencial hídrico em relação
636 ao Ψ_w de 80% e 100% da Ucc, confirmando que a restrição hídrica reduziu Ψ_w em folhas de soja no
637 estádio R2 (**Figura 6A**). Já com a aplicação de 1,5, 3 e 6 mg dm⁻³ B, houve incremento médio de
638 43% no Ψ_w , indicando que a aplicação de B atenuou o efeito da restrição hídrica. A fertilização com
639 B não promoveu alteração no Ψ_w das folhas de soja que estavam sob 80% e 100% da Ucc (**Figura**
640 **6A**).

641 Foi significativo o efeito dos teores de água no solo na taxa de transpiração foliar (E), mas não houve
642 efeito das doses de B nem da interação entre os fatores (**Tabela 2**). Em 60 % da Ucc as plantas
643 apresentaram menor valor de E , seguido por 80 % e 100 % da Ucc, respectivamente, indicando que,
644 independente das doses de B, quanto menor o teor de água no solo menor tende a ser a transpiração
645 pelas folhas da soja (**Figura 6B**).

646 Houve efeito significativo das doses de B, dos teores de água no solo e da interação entre os fatores
647 na condutância estomática (g_s) (**Tabela 2**). Quando não houve aplicação de B, a g_s no teor de água
648 correspondente a 60% da Ucc foi semelhante a g_s 80% da Ucc e ambas foram menores que g_s de
649 100% da Ucc (**Figura 6C**). A aplicação de 1,5, 3 ou 6 mg dm⁻³ reduziram g_s no teor de água
650 equivalente a 60% da Ucc (**Figura 6C**), indicando que a fertilização com B promoveu redução do
651 grau de abertura estomática quando houve restrição hídrica, mas não alterou g_s nos teores de água
652 correspondentes a 80% e 100% da Ucc, sugerindo que, em condições de nível suficiente ou excessivo
653 de água no solo, o B não afetou g_s .

654 A eficiência de uso instantâneo da água (WUEis) teve efeito significativo das doses de B, dos teores
655 de água no solo e da interação entre os fatores (**Tabela 2**). Quando não houve aplicação de B, a
656 WUEis no teor de água no solo correspondente a 60% da Ucc foi semelhante ao WUEis de 100% da
657 Ucc e ambas foram menos eficientes que 80% da Ucc (**Figura 6D**). A aplicação de 1,5 mg dm⁻³ de B
658 promoveu WUEis 30% e 114% superior a WUEis de 80% e 100% da Ucc, respectivamente (**Figura**
659 **6D**), indicando que o B promoveu melhor utilização da água em condições de restrição hídrica. A
660 aplicação de 3 e 6 mg dm⁻³ de B em 60% da Ucc não alterou WUEis (**Figura 6D**). A fertilização com

661 B não alterou WUEis no teor de água no solo correspondente a 100% da Ucc, sugerindo que, em
662 condição excessiva de água no solo, o B não influenciou WUEis.

663 Houve efeito significativo das doses de B, teores de água no solo e da interação entre os fatores na
664 eficiência intrínseca do uso da água (WUEic) (**Tabela 2**). Sem aplicação de B, WUEic no teor de
665 água correspondente a 60% da Ucc foi menor que a WUEic nos teores de água equivalentes a 80% e
666 100% da Ucc (**Figura 6E**), indicando que a restrição hídrica reduziu WUEic. Já com aplicação de 1,5
667 mg dm^{-3} houve incremento de 12% e 70% de WUEic em relação a WUEic nos teores de água
668 correspondentes a 80 % e 100 % da Ucc, respectivamente (**Figura 6E**), sugerindo que a fertilização
669 com B promoveu melhor controle estomático e, assim, maior WUEic em condição de restrição
670 hídrica. A fertilização com B não alterou WUEic no teor de água equivalente a 100% da Ucc (**Figura**
671 **6E**), indicando que, em condições de excesso de água no solo, o B não influenciou WUEic.

672 **Matéria seca da parte aérea**

673 Foi significativo o efeito das doses de B, dos teores de água no solo e da interação entre os fatores
674 para a matéria seca da parte aérea (MSPA) (**Tabela 2**). Quando o B não foi aplicado, a MSPA no teor
675 de água correspondente a 60 % da Ucc foi menor do que a MSPA nos teores de água correspondentes
676 a 80% e 100% da Ucc (**Figura 7**), indicando que a restrição hídrica promoveu redução no
677 crescimento da soja no estádio R6. Já com a aplicação de 3 mg dm^{-3} B, houve aumento da MSPA e as
678 demais doses não diferiram entre si. A maior MSPA no teor de água no solo correspondente a 80%
679 da Ucc foi obtida na dose de 1,5 mg dm^{-3} . Já no teor de água correspondente a 100% da Ucc, a maior
680 MSPA foi obtida nas doses de 1,5 e 3 mg dm^{-3} .

681 **Produtividade de grãos**

682 Houve efeito significativo das doses de B, dos teores de água no solo e da interação entre os fatores
683 para a produtividade de grãos (**Tabela 2**). Quando não houve aplicação de B, a produtividade no teor
684 de água equivalente a 60% da Ucc foi menor que a produtividade dos demais teores de água no solo
685 (**Figura 8**), indicando que a restrição hídrica reduziu a produtividade da soja no estádio R9. No
686 entanto, a aplicação de 1,5 mg dm^{-3} B promoveu aumento da produtividade de grãos (**Figura 8**). A
687 maior produtividade de grãos nos teores de água no solo correspondentes a 80% e 100% da Ucc foi
688 obtida com a dose de 1,5 mg dm^{-3} .

689 **Discussão**

690 O aumento linear na concentração de B no solo com a adição de doses de B também foi encontrado
691 por [Prado et al. \(2006\)](#), em Latossolo Vermelho distrófico e [Pegoraro et al. \(2008\)](#), em solos com
692 texturas arenosa, média e argilosa. Os autores explicaram os resultados devido as altas correlações
693 positivas entre as taxas de recuperação dos extratores e a concentração de B no solo. A redução no
694 conteúdo de B na folha devido não apenas a baixa oferta de B, mas também devido a condição de
695 restrição hídrica, pode implicar um comprometimento da translocação de B da raiz até a parte aérea
696 devido a condição hídrica ([Hajiboland e Bastani, 2012](#)).

697 A concentração média de B no solo variou de 0,31 a 0,55 mg dm⁻³, considerados teores baixo e
698 médio, respectivamente, de acordo com [Brasil e Cravo \(2007\)](#). No entanto, a manifestação do efeito
699 de sintoma visual de toxidez nas plantas de soja indica que pode ter havido aumento da
700 disponibilidade de B ao longo da fase experimental, na condição excessiva de água (100% da Ucc).
701 No presente estudo, o teor médio de B na folha com aplicação da maior dose (6 mg dm⁻³), na
702 condição de 100% da Ucc, foi de 84,90 mg kg⁻¹, o que está acima do valor considerado crítico
703 encontrado por [Furlani et al. \(2001\)](#), os autores verificaram sintomas de toxidez em soja com teores a
704 partir de 83 mg kg⁻¹. Enquanto a faixa considerada adequada para a soja atingir altas produtividades é
705 de 25-55 mg kg⁻¹ ([Rosolem, 2007](#)).

706 A redução da taxa fotossintética (P_n) decorrente da restrição hídrica na soja também foi encontrada
707 por ([Bertolli et al., 2012](#)). Plantas submetidas a restrições hídricas tendem a apresentar reduções na g_s
708 para evitar a perda de água por transpiração e, como consequência, há redução de P_n ([Flexas e](#)
709 [Medrano, 2002](#)). Por outro lado, os resultados do presente trabalho revelaram que a fertilização com
710 B em plantas sob restrição hídrica (60 % da Ucc) aumentaram P_n (**Figura 4A**). O efeito positivo do
711 suprimento de B na fotossíntese de plantas sob restrição hídrica também foi encontrado em plantas de
712 chá (*Camellia sinensis*) ([Hajiboland e Bastani, 2012](#)) e pistache (*Pistacia vera*) ([Tavallali, 2017](#)).
713 Este efeito pode estar relacionado ao aumento da concentração de clorofila nas folhas e/ou devido a
714 maior eficiência e capacidade fotossintética do *PSII*, conforme analisados pelos parâmetros de
715 fluorescência de clorofila *a*. A ocorrência do aumento de P_n devido a fertilização com B sugere que o
716 mesmo pode ter promovido maior eficiência fotossintética. O aumento de Φ_{PSII} e ETR (**Figuras 5C,**
717 **5D**), encontrado neste trabalho, também corrobora com essa hipótese.

718 A fertilização com B em condições de restrição hídrica também aumentou a eficiência das folhas em
719 realizar fotossíntese em nabo (*Brassica rapa* L.) ([Hajiboland e Farhanghi, 2010, 2011](#)), chá
720 (*Camellia sinensis*) ([Hajiboland e Bastani, 2012](#)). Esse efeito pode ser resultado do melhor
721 desempenho da fase bioquímica, devido a eficiência de carboxilação da rubisco e/ou na regeneração
722 da rubisco (Rubp) no ciclo de Calvin ([Sharma e Ramchandra, 1990](#); [Plesničar et al., 1997](#)). O melhor
723 desempenho da fase bioquímica pode estar associado à fase fotoquímica, evidenciado pelos
724 resultados obtidos no presente trabalho, com maior qP , Φ_{PSII} e ETR, (**Figuras 5A, 5C, 5D**) e menor
725 qN (**Figura 5B**) em plantas que foram supridas com B sob 60 % Ucc. Estes resultados indicam que
726 suprimento de B em plantas sob condições de restrição hídrica facilitou a absorção adequada da
727 radiação luminosa, utilizada para realização química de trabalho, ou seja, formação de ATP e
728 NADPH, e, como consequência, a energia recebida pelo PSII foi utilizada com eficiência para
729 desempenhar as reações fotoquímicas ([Dell e Huang, 1997](#)).

730 A não significância das razões F_v/F_m e F_v'/F_m' (**Tabela 2**) indicam que não houve fotoinibição
731 associada ao fotossistema II. Por outro lado, as plantas que foram supridas com B e estavam sob 60%
732 Ucc apresentaram redução de excedentes de energia luminosa, reduzindo a perda de energia por
733 dissipação em eventos não fotoquímicos. Esta inferência pode ser também justificada pela redução
734 significativa no coeficiente de extinção não fotoquímico (qN , **Figura 5B**) das plantas que receberam
735 B sob 60 % Ucc. Portanto, a redução no qN promovida pela aplicação de B indica que houve menor
736 dissipação de excedentes de energia, principalmente na forma de calor, contribuindo para a

737 manutenção das reações nos cloroplastos, evitando a fotoinibição e mantendo a eficiência no
738 processo fotossintético (Szabados e Saviouré, 2010).

739 Além desses fatores, o teor de B na planta pode influenciar os processos fisiológicos e bioquímicos
740 devido a sua função estrutural que pode favorecer a integridade e função das membranas celulares
741 nos complexos pigmento-proteínas, promovendo a utilização eficiente da energia luminosa nos
742 processos fotossintéticos (Pinho et al., 2010).

743 Apesar dos efeitos benéficos que o B pode promover em plantas sob condições de restrição hídrica,
744 como foi descrito nesta pesquisa, é importante destacar que a aplicação da maior dose de B (6 mg
745 dm^{-3}) em solos com pouca umidade (60% da Ucc) promoveu a redução de P_n (Figura 4A). Isso
746 sugere cuidado no manejo adequado da fertilização com B em áreas de produção onde há ocorrência
747 de déficit hídrico.

748 A redução de C_i em plantas sob déficit hídrico também foi encontrada em ameixa (*Prunus dulcis*)
749 (Rouhi et al., 2007), (*Prunus salicina*) (Martinazzo et al., 2013) e berinjela (*Solanum melongena* L.)
750 (da Silva et al., 2015). A redução de C_i no teor de água correspondente a 60% da Ucc (Figura 4B),
751 promovida pela redução no acúmulo de CO_2 nos espaços intercelulares, pode ser o resultado do
752 conjunto do fechamento estomático devido à restrição hídrica. A importância relativa dos estômatos
753 sobre C_i pode depender tanto da intensidade quanto do período de duração do estresse (Ramanjulu et
754 al., 1998). Cornic (2000) demonstrou que restrições hídricas moderadas podem reduzir a abertura dos
755 estômatos, semelhante ao que ocorreu com os resultados do presente trabalho (Figura 6C).

756 A redução do potencial hídrico foliar (Ψ_w) em soja sob condições de restrição hídrica é registrada na
757 literatura (Bertolli et al., 2012; Trautman et al., 2014). No presente estudo, o suprimento de B
758 aumentou o Ψ_w das folhas no teor de água no solo equivalente a 60% Ucc (Figura 6A). Este resultado
759 indica que o suprimento de B contribuiu para que as plantas mantivessem o status hídrico devido ao
760 ajustamento osmótico (Marschner, 2012). O efeito positivo do fornecimento de B no Ψ_w sob
761 condições de déficit hídrico já foi encontrado em mostarda (*Brassica juncea*) (Pandey e Archana,
762 2013), amora (*Morus alba* L.) (Tewari et al., 2009) e citrus (*Citrus sinensis*) (Lu et al., 2014). O
763 suprimento de B em plantas sob restrição hídrica pode favorecer o crescimento radicular e a
764 condutividade hidráulica, devido o melhor desenvolvimento dos vasos funcionais do xilema e das
765 aquaporinas de canais de transporte de água (Prince et al., 2016).

766 A redução da transpiração em soja sob condições de restrição hídrica também foi encontrada por
767 Bertolli et al. (2012) e em outras culturas como: tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) (Ben-Gal e
768 Shani, 2003), chá (*Camellia sinensis*) (Hajiboland e Bastani, 2012), feijão (*Vigna unguiculata* L.)
769 (Bertolli et al., 2012). Assim como encontrado nos resultados desse estudo para a taxa de
770 transpiração (E) (Figura 6B), Eavis e Taylor (1979) descreveram que a taxa de transpiração da soja
771 reduziu linearmente com a redução do teor de água do solo. Ritchie (1974) e Turner et al. (1985)
772 relataram que a E e a g_s das folhas começam a reduzir quando cerca de dois terços da água disponível
773 do solo é esgotada.

774 Em primeira análise, a restrição hídrica tende a promover redução na condutância estomática (g_s) e
775 consequente redução na taxa fotossintética (P_n) para evitar a perda de água por transpiração (Flexas e

776 [Medrano, 2002](#); [Hajiboland e Bastani, 2012](#); [Naeem et al., 2018](#)). Diferente do que é descrito na
777 literatura, no presente estudo, houve aumento da g_s de plantas que estavam sob restrição hídrica (i.e.,
778 60% Ucc) (**Figura 6C**), no entanto, o aumento de g_s foi acompanhada de redução de P_n (**Figura 4A**),
779 indicando que a redução de P_n não foi devido a fatores estomáticos. Por outro lado, a fertilização com
780 B reduziu g_s e aumentou P_n , indicando que o B pode ter melhorado o controle da abertura estomática,
781 com a finalidade de reduzir a perda de água por transpiração, além de promover a eficiência
782 fotossintética. A explicação sobre o papel do B no funcionamento dos estômatos ainda não foi
783 elucidada ([Ahmed et al., 2014](#)). Entretanto, algumas evidências experimentais relataram que o
784 suprimento de B em condições de restrição hídrica pode regular a absorção de K^+ pelas células
785 guarda devido, provavelmente, a manutenção da estrutura e integridade da membrana ([Hajiboland e](#)
786 [Farhanghi, 2010](#)).

787 A redução da eficiência de uso da água em condição de restrição hídrica é relatada na soja (*Glycine*
788 *Max* L.) ([Ahmed et al., 2010](#)), e em outras culturas: Pícea-européia (*Picea abies*) ([Möttönen et al.,](#)
789 [2005](#)), trigo (*Triticum aestivum* L.) ([Karim et al., 2012](#)), chá (*Camellia sinensis*) ([Hajiboland e](#)
790 [Bastani, 2012](#)), girassol (*Helianthus annuus* L.) ([Shehzad et al., 2016](#)). Neste estudo, observou-se
791 maior uso eficiente instantâneo da água (WUE_{is}) e intrínseco (WUE_{ic}) em resposta às doses de B
792 aplicadas às plantas sob 60 % Ucc (**Figuras 6D, 6E**), favorecendo o alcance de P_n semelhantes aos
793 tratamentos que estavam em condição hídrica satisfatória (80% Ucc) ou excessiva (100% Ucc)
794 (**Figura 4A**) mesmo sob g_s mais baixos (**Figura 6C**), sugerindo que em plantas de soja, o suprimento
795 de B contribuiu para que a água transpirada fosse utilizada com maior eficiência pelas plantas que
796 estavam com menor teor de água no solo (i.e., 60% da Ucc), melhorando assim a absorção de água,
797 bem como o uso eficiente da água e P_n , reduzindo a desidratação durante o período de restrição
798 hídrica. Em consonância com os resultados encontrados neste estudo, o B contribuiu para melhorar o
799 uso eficiente da água em chá (*Camellia sinensis*) ([Hajiboland e Bastani, 2012](#)), girassol (*Helianthus*
800 *annuus* L.) ([Shehzad et al., 2016](#)), algodão (*Gossypium Hirsutum* L.) ([Ahmed et al., 2014](#)).

801 Algumas evidências experimentais sugerem que o B intensifica o crescimento radicular durante o
802 déficit hídrico, contribuindo para reduzir a desidratação, tornando as plantas capazes de aliviar os
803 efeitos do déficit hídrico com o fornecimento de B ([Möttönen et al., 2001, 2005](#); [Räisänen et al.,](#)
804 [2007](#); [Hajiboland e Farhanghi, 2011](#); [Hodecker et al., 2014](#)). Devido a sua influência nas relações
805 hídricas das plantas, o B facilita a absorção e o transporte de água e nutrientes pelo sistema radicular,
806 favorecendo o uso eficiente de água em condição de restrição hídrica ([Wimmer e Eichert, 2013](#)). Os
807 autores explicam essa resposta devido a atuação do B em muitas vias metabólicas relacionadas ao
808 crescimento, desde a biossíntese de pectina para a parede celular primária, ligação de polímeros de
809 parede e manutenção da estrutura e função da parede celular ([O'Neill et al., 2001](#)). Plantas que
810 recebem suprimento de B podem melhorar a diferenciação dos feixes vasculares, formando vasos
811 condutores com conformação mais eficiente no sistema de condução de seiva, proporcionando
812 transporte eficiente de água na planta ([Wang et al., 2015](#)). Portanto, o suprimento de B em plantas
813 sob restrição hídrica tem demonstrado que pode favorecer muitos processos e estruturas relevantes para
814 a regulação do status hídrico das plantas ([Wimmer e Eichert, 2013](#)).

815 A aplicação de B também promoveu aumento da matéria seca da parte aérea em plantas sob
816 condições de restrição hídrica em soja (*Glycine max*) (Rerkasem et al., 1997; Ghatani et al., 2005),
817 girassol (*Helianthus annuus*) (Castro et al., 2006), chá (*Camellia sinensis*) (Hajiboland e Bastani,
818 2012) e trigo (*Triticum aestivum*) (Iqbal et al., 2017). A resposta positiva encontrada neste trabalho
819 pode estar diretamente relacionada aos benefícios promovidos pelo B nas trocas gasosas,
820 fluorescência da clorofila *a* e potencial hídrico detectadas através do aumento em P_n , qP , $\Phi PSII$,
821 ETR, Ψ_w , WUEis e WUEic. Estudos com aplicação foliar de B e Mn revelaram efeito positivo na
822 taxa fotossintética e no crescimento de plantas sob déficit hídrico (Kastori et al., 1995, Wei et al.,
823 2005). Apesar do efeito positivo do B na MSPA da soja, encontrado no presente estudo, existe uma
824 grande diversidade de resposta do B no crescimento das espécies (Dell e Huang, 1997). Alguns
825 autores discutem a ausência de resposta da aplicação de B no crescimento da planta, a exemplo do
826 trigo (*Triticum aestivum* L.) (Karim et al., 2012), soja (*Glycine max* L.) (Moreira et al., 2010,
827 Trautmann et al., 2014). Alguns autores verificaram que o rendimento de sementes de soja é menos
828 sensível ao déficit hídrico durante a fase vegetativa, sendo mais sensível durante a fase de
829 florescimento e formação e enchimento de vagens e grãos (Sionit e Kramer, 1977; Korte et al., 1983,
830 Dell e Huang, 1997). Além disso, estas divergências nas respostas dos efeitos do B no crescimento da
831 soja podem ocorrer devido às variações existentes nas condições químicas e físicas dos solos
832 cultivados e pelas necessidades nutricionais de cada cultura (Trautmann et al., 2014).

833 Estudos em casa de vegetação e em campo mostraram que a restrição hídrica também levou a
834 redução significativa do rendimento de grãos na soja (Frederick et al., 2001, Sadeghipour et al.,
835 2012). Por outro lado, também tem sido relatado na literatura que a aplicação de B levou ao aumento
836 significativo da produtividade de plantas sob restrição hídrica (Ali e Ati, 2011, Karim et al., 2012,
837 Misagh et al., 2016, Abdel-Moagally e Manal El-Zohri, 2018), indicando que o fornecimento de B
838 amenizou o efeito da redução dos componentes de produção ocasionadas pela restrição hídrica. A
839 maior produtividade da soja, assim como para os resultados obtidos para a MSPA pode estar
840 diretamente relacionada com o a maior fotossíntese líquida. Em consonância com os nossos
841 resultados, Malek et al. (2012) encontraram maior crescimento e produtividade da soja relacionada à
842 maior fotossíntese líquida nas fases de florescimento e enchimento de grãos.

843 Neste trabalho, os resultados evidenciaram que a fertilização com B parece melhorar pelo menos
844 parcialmente as perdas de rendimento resultantes da restrição hídrica, devido ao aumento de P_n , qP ,
845 $\Phi PSII$, ETR, Ψ_w , WUEis e WUEic.

846 **Conclusão**

847 A aplicação de B em Latossolo de textura argilosa com baixo teor de B disponível aliviou os efeitos
848 da restrição hídrica em soja nos estádios de florescimento e produção. O B aumentou a taxa
849 fotossintética, o potencial hídrico das folhas, auxiliou no uso mais eficiente da água e promoveu
850 aumento no crescimento e produtividade de soja cultivada no teor de água correspondente a 60% da
851 Ucc.

852

853 **Agradecimentos**

854 Agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES - Ministério
855 da Educação, Brasil) pela concessão de bolsa de doutorado ao primeiro autor. Agradecemos também
856 ao pessoal do Laboratório de Física do Solo da Universidade Federal Rural da Amazônia (Belém,
857 PA, Brasil) pela realização de análises físicas do solo. Agradecimentos também são dirigidos a
858 Juparanã, pelo apoio financeiro.

859 **Referências**

- 860 Abdel-Motagally, F. M. F., & El-Zohri, M. (2018). Improvement of wheat yield grown under drought
861 stress by boron foliar application at different growth stages. *J. Saudi Soc. Agri. Sci.*, *17*, 178-185. doi:
862 10.1016/j.jssas.2016.03.005
- 863 Ahmed, N., Abid, M., Rashid, A., Abou-shanab, R., and Ahmad, F. (2014). Influence of boron
864 nutrition on membrane leakage, chlorophyll content and gas exchange characteristics in cotton
865 (*Gossypium hirsutum* L.). *J. Plant. Nutr*, *37*, 2302-2315. doi 10.1080/01904167.2014.912325
- 866 Ahmed, S. U., Senge, M., Ito, K., and Adomako, J. T. (2010). The Effect of Deficit Irrigation on
867 Root, Shoot Ratio, Water Use Efficiency and Yield Efficiency of Soybean. *Journal of Rainwater*
868 *Catchment Systems*, *15*, 39-45. doi: 10.7132/jrcsa.KJ00006069061
- 869 Ali, N. S., and Ati, A. S. (2011). The Effect of Boron Fertilization on Faba bean (*Vicia faba* L) yield,
870 fertilizer and water productivity. *Euphrates Journal of Agriculture science*, *9*, 81-86.
- 871 Brasil, E. C., and Cravo, M. S. (2007). Interpretação dos resultados de análise de solo. In
872 *Recomendações de adubação e calagem para o estado do Pará*, ed. Cravo, M. S., Viégas, I. de J. M.,
873 and Brasil, E. C., 41–48. Belém: Embrapa Amazônia Oriental.
- 874 Bataglia, O. C., Furlani, A. M. C., Teixeira, J. P. F., Furlani, P. R., and Gallo, J. R. (1983). Métodos
875 de análise química de plantas. Campinas, Instituto Agronômico de Campinas, 48p. Boletim técnico,
876 78.
- 877 Bellaloui, N. (2011). Effect of water stress and foliar boron application on seed protein, oil, fatty
878 acids, and nitrogen metabolism in soybean. *Ame. J. Plant Sci*, *2*, 692.
- 879 Ben-Gal, A., and Shani, U. (2003). Water use and yield of tomatoes under limited water and excess
880 boron. *Plant. Soil*, *256*, 179-186. doi:10.1023/A:1026229612263.
- 881 Bertolli, S. C., Rapchan, G. L., and Souza, G. M. (2012). Photosynthetic limitations caused by
882 different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata*. *Photosynthetica*, *50*,
883 329-336. doi: 10.1007/s11099-012-0036-4
- 884 Camargo, O. A. de., Moniz, A. C., Jorge, J. A., and Valadares, J. M. A. S. (2009). Métodos de análise
885 química, mineralógica e física de solos do Instituto Agronômico de Campinas. Campinas: IAC.
- 886 Castro, C. D., Moreira, A., de Oliveira, R. F., and Dechen, A. R. (2006). Boro e estresse hídrico na
887 produção do girassol. *Embrapa Soja-Artigo em periódico indexado (ALICE)*.
- 888 Cornic, G. (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by
889 affecting ATP synthesis. *Trends plant Sci*, *5*, 187-188. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01625-3
- 890 da Silva, F. G., Dutra, W. F., Dutra, A. F., de Oliveira, I. M., Filgueiras, L., and de Melo, A. S.
891 (2015). Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação.
892 *Rev. bras. eng. Agric. ambient*, *19*. doi:10.1590/1807-1929/agriambi.v19n10p946-952

- 893 Dell, B., and Huang, L. (1997). Physiological response of plants to low boron. *Plant soil*, 193, 103-
894 120. doi: 10.1023/A:1004264009230
- 895 Donagema, G.K., Campos, D.V.B., Calderano, S.B., Teixeira, W.G., and Viana, J.H.M. (2011).
896 *Manual de métodos de análise de solos*. Rio de Janeiro. Embrapa Solos 230 (Documentos/Embrapa
897 Solos, ISSN 1517-2627, 132).
- 898 Eavis, B. W., and Taylor, H. M. (1979). Transpiration of Soybeans as Related to Leaf Area, Root
899 Length, and Soil Water Content 1. *Agron. J.*, 71, 441-445. doi:
900 10.2134/agronj1979.00021962007100030015x
- 901 FAO. 2016. FAOSTAT. Base de dados. [HTTP://faostat3.fao.org/](http://faostat3.fao.org/). 15 de fev de 2019.
- 902 Fehr, W. R., and Caviness, C. E. (1977). *Stages of soybean development Special Report 80*. Ames,
903 IA: Agriculture and Home Economics Experiment Station, Iowa State University of Science and
904 Technology.
- 905 Flexas, J., and Medrano, H. (2002). Energy dissipation in C3 plants under drought. *Funct. Plant*
906 *Biol.*, 29, 1209-1215. doi: 10.1071/FP02015
- 907 Frederick, J. R., Camp, C. R., and Bauer, P. J. (2001). Drought-stress effects on branch and mainstem
908 seed yield and yield components of determinate soybean. *Crop sci.*, 41, 759-763. doi:
909 10.2135/cropsci2001.413759x
- 910 Fujiyama, B. S. (2014) Boro e calagem no crescimento e produção da soja em Latossolo Amarelo
911 textura muito argilosa da Amazônia. [Dissertação/(Mestrado em Agronomia)]. [Belém (PA)]:
912 Universidade Federal Rural da Amazônia
- 913 Fujiyama, B. S., Silva, A. R. B., Silva Junior, M. L., Cardoso, N. R. P., Fonseca, A. B., Viana, R. G.,
914 Sampaio, L. S. (2019). Boron fertilization enhances photosynthesis and water use in soybean at
915 vegetative growth stage. *J. Plant Nutri.* Artigo submetido.
- 916 Furlani, A. M. C., Tanaka, R. T., Tarallo, M., Verdial, M. F., and Mascarenhas, H. A. A. (2001).
917 Exigência a boro em cultivares de soja. *Rev. Bras. Ciênc. solo*, 25, 929-937. doi: 10.1590/S0100-
918 06832001000400016
- 919 Gava, R., Frizzone, J. A., Snyder, R. L., de Almeida, B. M., de Freitas, P. S. L., and Rezende, R.
920 (2016). Estratégias de manejo de déficit hídrico na irrigação da cultura da soja/strategies of deficit
921 water management in irrigation of soybean crop. *Rev. Bras. Eng. Biosc.*, 10, 305-315.
922 doi:10.18011/bioeng2016v10n3p305-315
- 923 Ghanati, F., Morita, A., and Yokota, H.(2005). Deposition of suberin in roots of soybean induced by
924 excess boron. *Plant Sci.*, 168, 397-405. doi:10.1016/j.plantsci.2004.09.004
- 925 Genty, B., Briantais, J. M., and Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of
926 photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*
927 *(BBA)-General Subjects*, 990, 87-92. doi: 10.1016/S0304-4165(89)80016-9
- 928 Hajiboland, R., and Bastani, S. (2012). Tolerance to water stress in boron-deficient tea (*Camellia*
929 *sinensis*) plants. *Folia Hortic.*, 24, 41-51. doi: 10.2478/v10245-012-0005-1
- 930 Hajiboland, R., and Farhanghi, F. (2011). Effect of low boron supply in turnip plants under drought
931 stress. *Biol. plantarum*, 55, 775. doi: 10.1007/s10535-011-0186-4
- 932 Hajiboland, R., and Farhanghi, F. (2010). Remobilization of boron, photosynthesis, phenolic
933 metabolism and anti-oxidant defense capacity in boron-deficient turnip (*Brassica rapa* L.)
934 plants. *Soil Sci. Plant. Nutri.*, 56, 427-437. doi: 10.1111/j.1747-0765.2010.00478.x

- 935 Hodecker, B. E. R., Barros, N. F., Silva, I. R., Diola, V., Sarkis, J. E. S., and Loureiro, M. E. (2014).
936 Boron delays dehydration and stimulates root growth in *Eucalyptus urophylla* (Blake, ST) under
937 osmotic stress. *Plant soil*, 384, 185-199. doi: 10.1007/s11104-014-2196-4
- 938 Iqbal, S., Farooq, M., Cheema, S. A., and Afzal, I. (2017). Boron seed priming improves the seedling
939 emergence, growth, grain yield and grain biofortification of bread wheat. *Int. J. Agric. Biol.*, 19.
- 940 Karim, M. R., Zhang, Y. Q., Zhao, R. R., Chen, X. P., Zhang, F. S., and Zou, C. Q. (2012).
941 Alleviation of drought stress in winter wheat by late foliar application of zinc, boron, and
942 manganese. *J. Plant Nutri. Soil Sci.*, 175, 142-151. doi: 10.1002/jpln.201100141
- 943 Kastori, R., Plesnicar, M., Pankovic, D., and Sakac, Z. (1995). Photosynthesis, chlorophyll
944 fluorescence and soluble carbohydrates in sunflower leaves as affected by boron deficiency. *J. Plant*
945 *Nutr*, 18, 1751–1763. doi: 10.1080/01904169509365021
- 946 Korte, L. L., Specht, J. E., Williams, J. H., and Sorensen, R. C. (1983). Irrigation of Soybean
947 Genotypes During Reproductive Ontogeny II. Yield Component Responses 1. *Crop Sci.*, 23, 528-
948 533. doi: 10.2135/cropsci1983.0011183X002300030020x
- 949 Larcher, W., and Cernusca, A. (1985). Mikrocomputergesteuerte mobile Anlage zum
950 fluorometrischen Nachweis von Photosynthesestörungen. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math-*
951 *naturw. Kl., Abt. I*, 194, 45-64.
- 952 Lima, A. L. S., DaMatta, F. M., Pinheiro, H. A., Totola, M. R., and Loureiro, M. E. (2002).
953 Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit
954 conditions. *Envir. Exp. Bot.*, 47, 239-247. doi: 10.1016/S0098-8472(01)00130-7
- 955 Lu, Y. B., Yang, L. T., Li, Y., Xu, J., Liao, T. T., Chen, Y. B., et al. (2014). Effects of boron
956 deficiency on major metabolites, key enzymes and gas exchange in leaves and roots of *Citrus*
957 *sinensis* seedlings. *Tree physiol.*, 34, 608-618. doi: 10.1093/treephys/tpu047
- 958 Malavolta, E., Vitti, G.C., and Oliveira, S.A. (1997) *Avaliação do estado nutricional de plantas:*
959 *Princípios e aplicações*. 2. ed., ver. e atual. Piracicaba: Potafos.
- 960 Malek, M. A., Mondal, M. M. A., Ismail, M. R., Rafii, M. Y., and Berahim, Z. (2012). Physiology of
961 seed yield in soybean: Growth and dry matter production. *Afr. J. Biotechnol.*, 11, 7643-7649. doi:
962 10.5897/AJB11.3879
- 963 Marschner, P. (2012). Rhizosphere biology. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*
964 *(Third Edition)* (pp. 369-388).
- 965 Martinazzo, E. G., Perboni, A. T., Oliveira, P. V., Bianchi, V. J., and Bacarin, M. A. (2013).
966 Atividade fotossintética em plantas de ameixeira submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento.
967 *Cienci. Rural*, 43, 35-41. doi: 10.1590/S0103-84782012005000126.
- 968 Maxwell, K., and Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J. exp.*
969 *Bot.*, 51, 659-668. doi: 10.1093/jexbot/51.345.659
- 970 Misagh, M., Movahhedi, D. M., and Yadavi, A. R. (2016). Improvement of yield, oil and protein
971 percentage of sesame under drought stress by foliar application of zinc and boron. *Eletr. J. Crop*
972 *product.*, 9, 163-180.
- 973 Moreira, A., Castro, C., and Oliveira, A. A. (2010). Produção, teor de boro e avaliação de extratores
974 em solos cultivados com soja. *Ci. Agrotec.*, 34, 367-373.
- 975 Möttönen, M., Aphalo, P. J., and Lehto, T. (2001). Role of boron in drought resistance in Norway
976 spruce (*Picea abies*) seedlings. *Tree physiol.*, 21, 673-681. doi: 10.1093/treephys/21.10.673

- 977 Möttönen, M., Lehto, T., Rita, H., and Aphalo, P. J. (2005). Recovery of Norway spruce (*Picea*
978 *abies*) seedlings from repeated drought as affected by boron nutrition. *Trees*, *19*, 213-223. doi
979 10.1007/s00468-004-0384-1
- 980 Naeem, M., Naeem, M. S., Ahmad, R., Ahmad, R., Ashraf, M. Y., Ihsan, M. Z., et al. (2018).
981 Improving drought tolerance in maize by foliar application of boron: water status, antioxidative
982 defense and photosynthetic capacity. *Arch. Agron. Soil Sci.*, *64*, 626-639. doi:
983 10.1080/03650340.2017.1370541
- 984 O'Neill, M. A., Eberhard, S., Albersheim, P., and Darvill, A. G. (2001). Requirement of borate cross-
985 linking of cell wall rhamnogalacturonan II for Arabidopsis growth. *Science*, *294*, 846-849. doi:
986 10.1126/science.1062319
- 987 Pandey, N., and Archana. (2013). Antioxidant responses and water status in Brassica seedlings
988 subjected to boron stress. *Acta physiol. plant*, *35*, 697-706. doi: 10.1007/s11738-012-1110-z
- 989 Pegoraro, R. F., Neto, J. A. S., Silva, I. R., Fontes, R. L. F., Faria, A. F., Moreira, F. F. (2008).
990 Crescimento de soja em solos em resposta a doses de boro, calagem e textura do solo. *Ciência e*
991 *Agrotecnologia*, *32*, 1092-1098. doi: 10.1590/S1413-70542008000400009.
- 992 Pinho, L. G., Campostrini, E., Monnerat, P. H., Netto, A. T., Pires, A. A., Marciano, C. R., et al.
993 (2010). Boron deficiency affects gas exchange and photochemical efficiency (JPI test parameters) in
994 green dwarf coconut. *J. plant nutria.*, *33*, 439-451. doi: 10.1007/s11738-012-1110-z
- 995 Plesnicar, M. (1997). Boron as limiting factor in photosynthesis and growth of sunflower plants in
996 relation to phosphate supply. *Agrochimica*, *41*, 144-154.
- 997 Prado, R. M., Natale, W., Rozane, D.E. (2006). Níveis críticos de boro no solo e na planta para
998 cultivo de mudas de maracujazeiro-amarelo. *Rev. Bras. Frutic*, *28*, 305-309. doi: 10.1590/S0100-
999 29452006000200034
- 1000 Princi, M. P., Lupini, A., Longo, C., Miller, A. J., Sunseri, F., and Abenavoli, M. R. (2016). Long-
1001 and short-term effects of boron excess to root form and function in two tomato genotypes. *Plant*
1002 *Physiol. Bioch.*, *109*, 9-19. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.08.023. Epub
- 1003 Räisänen, M., Repo, T., and Lehto, T. (2007). Cold acclimation was partially impaired in boron
1004 deficient Norway spruce seedlings. *Plant soil*, *292*, 271-282. doi: 10.1007/s11104-007-9223-7.
- 1005 Ramanjulu, S., Sreenivasulu, N., and Sudhakar, C. (1998). Effect of water stress on photosynthesis in
1006 two mulberry genotypes with different drought tolerance. *Photosynthetica*, *35*, 279-283. doi:
1007 10.1023/A:1006979327921
- 1008 R Core Team. (2018) **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for
1009 Statistical Computing, Vienna, URL: <https://www.R-project.org/>
- 1010 Reichardt, K. (1988). Capacidade de campo. *Rev. Brasi. Cienci. Solo*, 211-216.
- 1011 Rerkasem, B., Bell, R.W., Lodkaew, S., and LONERAGAN, J.F. (1997). Relationship of seed boron
1012 concentration to germination and growth of soybean (*Glycine max*). *Nutr.Cycl. Agroecosyst.*, *48*,
1013 217-223. doi: 10.1023/A:1009725311624
- 1014 Ritchie, J. T. (1974). Atmospheric and soil water influences on the plant water balance. *Agr.*
1015 *Meteorol.*, *14*, 183-198. doi: 10.1016/0002-1571(74)90018-1
- 1016 Rocha, B. G., Amaro, H. T., Porto, E., Gonçalves, C. C., David, A. M., and Lopes, E. B. (2018).
1017 Cross-sowing system in soybean crop: advances and perspectives. *Rev. Cienc. Agr*, *41*, 91-100. doi:
1018 10.19084/RCA17260.

- 1019 Rodrigues, J. I. da Silva., de Miranda, F. D., Ferreira, A., Borges, L. L., da Silva Ferreira, M. F.,
1020 Good-God, P. I. V., et al. (2010). Mapeamento de QTL para conteúdos de proteína e óleo em soja.
1021 *Pesq. Agropec. Bras*, 45, 472-480.
- 1022 Rosolem, C. A. (2007). *Produtividade máxima da soja.*, 237-244. Rondonópolis: Fundação MT
1023 (Boletim de Pesquisa da Soja).
- 1024 Rouhi, V., Samson, R., Lemeur, R., and Van Damme, P. (2007). Photosynthetic gas exchange
1025 characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery.
1026 *Environ. Exp. Bot.*, 59, 117-129. doi:10.1016/j.envexpbot.2005.10.001
- 1027 Sadeghipour, O., and Abbasi, S. (2012). Soybean response to drought and seed inoculation. *World*
1028 *Appl. Sci. J*, 17, 55-60.
- 1029 Sharma, P. N., and T. Ramchandra. (1990). Water relations and photosynthesis in mustard plants
1030 subjected to boron deficiency. *Indian J. Plant Physiol.*, 33, 150–154.
- 1031 Shehzad, M. A., Maqsood, M. U. H. A. M. M. A. D., Abbas, T. A. S. A. W. E. R., and Ahmad, N.
1032 (2016). Foliar boron spray for improved yield, oil quality and water use efficiency in water stressed
1033 sunflower. *Sains Malays.*, 45, 1497-1507.
- 1034 Silva, F. C. da., Abreu, M. F. de., Pérez, D. V., Eira, P. A. da., Abreu, C. A. de., and Raij, B. van., et
1035 al. (2009). Métodos de análises químicas para avaliação da fertilidade do solo. In *Manual de análises*
1036 *químicas de solos, plantas e fertilizantes*, ed. Silva F. C. da, 107–189. 2nd ed. Brasília: Embrapa
1037 Informação Tecnológica.
- 1038 Sionit, N., and Kramer, P. J. (1977). Effect of Water Stress During Different Stages of Growth of
1039 Soybean 1. *Agronomy Journal*, 69, 274-278. doi: 10.2134/agronj1977.00021962006900020018x
- 1040 Szabados, L., and Savoure, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends plant sci.*, 15,
1041 89-97. doi: 10.1016/j.tplants.2009.11.009
- 1042 Tavallali, V. (2017). Interactive effects of zinc and boron on growth, photosynthesis, and water
1043 relations in pistachio. *J. Plant Nutri.*, 40, 1588-1603. doi: 10.1080/01904167.2016.1270308
- 1044 Tewari, R. K., Kumar, P., and Sharma, P. N. (2009). Morphology and oxidative physiology of boron-
1045 deficient mulberry plants. *Tree physiol.*, 30, 68-77. doi:10.1093/treephys/tpp093
- 1046 Trautmann, R. R., Lana, M. C., Guimarães, A. C. G. J., and Steiner, F. (2014). Potencial de água do
1047 solo e adubação com boro no crescimento e absorção do nutriente pela cultura da soja. *Rev. Bras.*
1048 *Cienc. Solo*, 38, 240-251. doi: 10.1590/S0100-06832014000100024.
- 1049 Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water
1050 status. *Plant soil*, 58, 339-366. doi: 10.1007/BF02180062.
- 1051 Turner, N. C., Schulze, E.-D., and Gollan, T. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange
1052 to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic species *Helianthus annuus*.
1053 *Oecologia*, 65, 348-355. doi: 10.1007/BF00378908.
- 1054 Veloso, C. A. Botelho, C., S. M., and Rodrigues, J. E. L. F. (2007). Correção da acidez do solo. In
1055 *Recomendações de adubação e calagem para o estado do Pará*, ed. Cravo, M. S., Viégas, I. de J. M.,
1056 and Brasil, E. C (Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental), 93–103.
- 1057 Wang, N., Yang, C., Pan, Z., Liu, Y., and Peng, S. (2015). Boron deficiency in woody plants: various
1058 responses and tolerance mechanisms. *Front. Plant Sci.*, 6, 916. doi: 10.3389/fpls.2015.00916

- 1059 Wei, X. R., Hao, M. D., Zhang, C. X., and Wang, X. G. (2005): Effects of zinc and manganese
1060 fertilizers on maize photosynthetic performance under soil drought condition (in Chinese). *Acta*
1061 *Agron. Sin*, 31, 1101–1104. doi: 10.4067/S0718-95162016005000045
- 1062 Wimmer, M. A., and Eichert, T. (2013). Mechanisms for boron deficiency-mediated changes in plant
1063 water relations. *Plant sci.*, 203, 25-32. doi:10.1016/j.plantsci.2012.12.012
1064

1065 Tabela 1. Características do solo utilizado neste estudo.

Característica	Valor	Interpretação
pH (CaCl ₂)	5,1	—
OM (g dm ⁻³)	39	—
Mehlich 1 P (mg dm ⁻³)	7	Médio
Ca (cmol _c dm ⁻³)	5,1	—
Mg (cmol _c dm ⁻³)	1,5	Médio
K (cmol _c dm ⁻³)	0,30	Alto
SO ₄ ²⁻ -S (mg dm ⁻³)	5	—
Al (cmol _c dm ⁻³)	< 0,1	Baixo
H+Al (cmol _c dm ⁻³)	2,9	—
CEC at pH 7 (cmol _c dm ⁻³)	9,8	—
BS (%)	70	Adequado
HWB (mg dm ⁻³)	0,31	Baixo
Mehlich 1 Cu (mg dm ⁻³)	0,7	Médio
Mehlich 1 Fe (mg dm ⁻³)	27	Médio
Mehlich 1 Mn (mg dm ⁻³)	55	Alto
Mehlich 1 Zn (mg dm ⁻³)	3,6	Alto
Areia (g kg ⁻¹)	58	—
Silte (g kg ⁻¹)	108	—
Argila (g kg ⁻¹)	834	—

1066 OM: matéria orgânica. CEC: capacidade de troca de cátions. BS: saturação por bases. HWB: boro
 1067 extraível com água quente. Fonte: Fujiyama et al. (2019).

1068

1069

1070

1071

1072 Tabela 2. Resumo da análise de variância com a significância do teste F para os efeitos das doses de
 1073 boro (B), dos teores de água no solo (% Ucc) e da interação entre esses fatores nas variáveis
 1074 analisadas.

Variável	Teste F		
	B	%Ucc	B x % Ucc
B no solo	***	NS	NS
B na folha	***	***	***
P_n	NS	***	**
C_i	NS	**	NS
P_n/C_i	NS	NS	NS
F_v/F_m	NS	NS	NS
$F'v/F'm$	NS	NS	NS
qP	NS	NS	**
qN	NS	NS	**
$\Phi PSII$	**	**	**
ETR	NS	*	*
Ψ_w	***	***	***
E	NS	**	NS
gs	*	**	**
WUEis	*	**	*
WUEic	*	**	*
MSPA	***	***	*
Produtividade de grãos	***	***	***

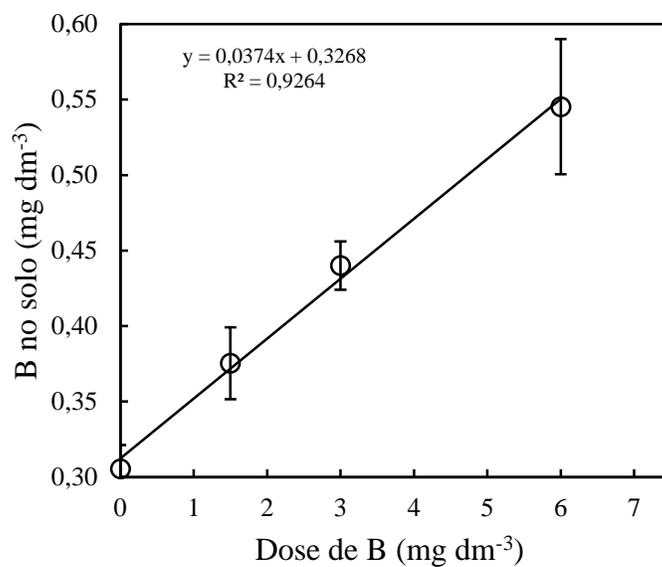
1075 * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; NS não-significativo. P_n : taxa de fotossíntese líquida. C_i :
 1076 concentração intercelular de CO_2 . P_n/C_i : eficiência de caboxilação instantânea. F_v/F_m : eficiência
 1077 fotoquímica de PS II. $F'v/F'm$: eficiência de captura de excitação de PS II aberto. qP : extinção
 1078 fotoquímica. qN : extinção não fotoquímica. $\Phi PSII$: rendimento quântico do PS II. ETR: transporte de
 1079 elétrons na taxa de PS II. Ψ_w : Potencial hídrico foliar. E : transpiração. gs : condutância estomática ao
 1080 vapor de água. WUEis: eficiência de uso instantâneo da água. WUEic: eficiência intrínseca do uso da
 1081 água. MSPA: matéria seca da parte aérea.

1082

1083

1084

1085

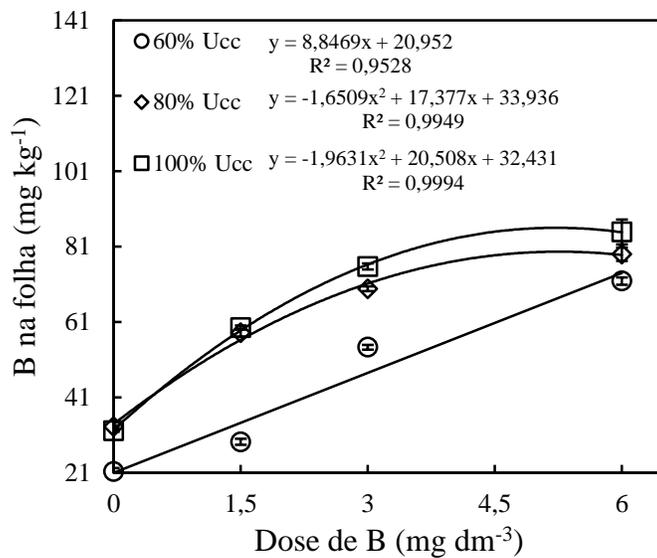


1086

1087 Figura 1. Efeito das doses de B aplicadas a um solo argiloso extraído com água quente. *** $P <$
1088 0,001. Linhas verticais são erros padrão ($n = 5$).

1089

1090



1091

1092 Figura 2. Efeito da interação entre doses de B aplicadas e teores de água no solo (como % da Ucc) no
 1093 teor de B nas folhas de soja no estágio R2. *** $P < 0,001$. Linhas verticais são erros padrão ($n = 5$).

1094

1095

1096

1097

1098

1099

1100

1101

1102

1103

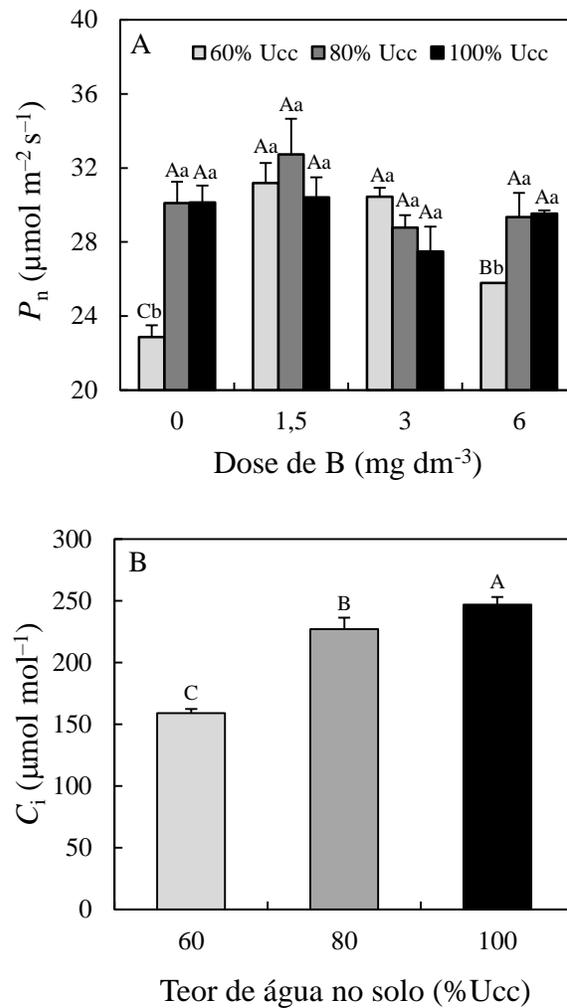


1104

1105 Figura 3. Sintoma de toxidez de B em folhas de soja no estágio R2 no tratamento correspondente a
1106 dose de 6 mg dm^{-3} e 100% da Ucc.

1107

1108



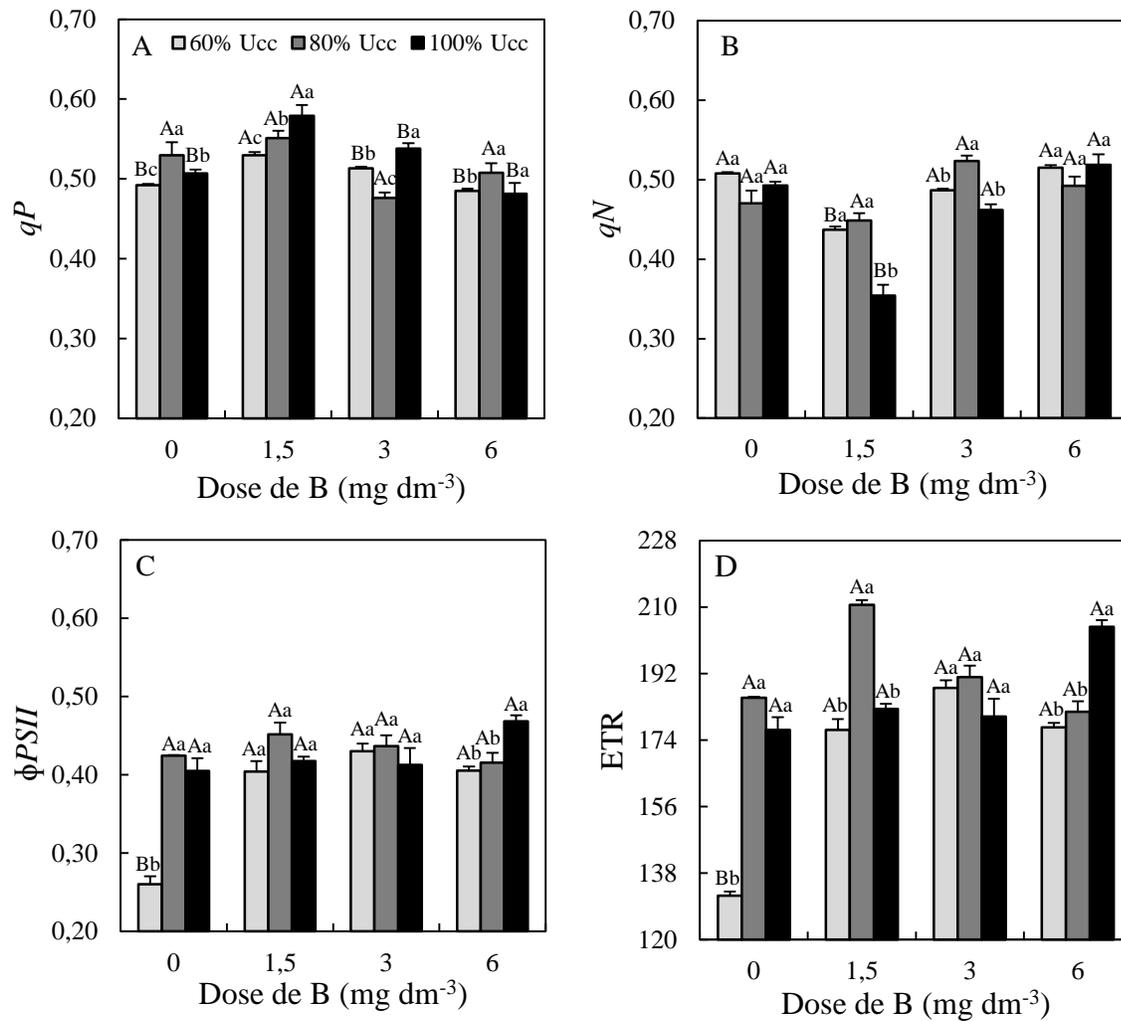
1109 Figura 4. Efeitos de doses de B e teores de água no solo (como % da Ucc) na taxa de fotossíntese
 1110 líquida (P_n) (A) e na concentração intercelular de CO_2 (C_i) (B) em folha de soja no estágio R2. As
 1111 colunas representam as médias ($n = 3$). As linhas verticais sobre as colunas correspondem aos erros
 1112 padrão. Letras diferentes, maiúsculas para doses de B dentro de cada teor de água no solo e
 1113 minúsculas para os teores de água no solo dentro de cada dose de B, sobre as colunas indicam que as
 1114 médias são diferentes entre si pelo teste Tukey ($P < 0,05$). Ucc: umidade na capacidade de campo.

1115

1116

1117

1118



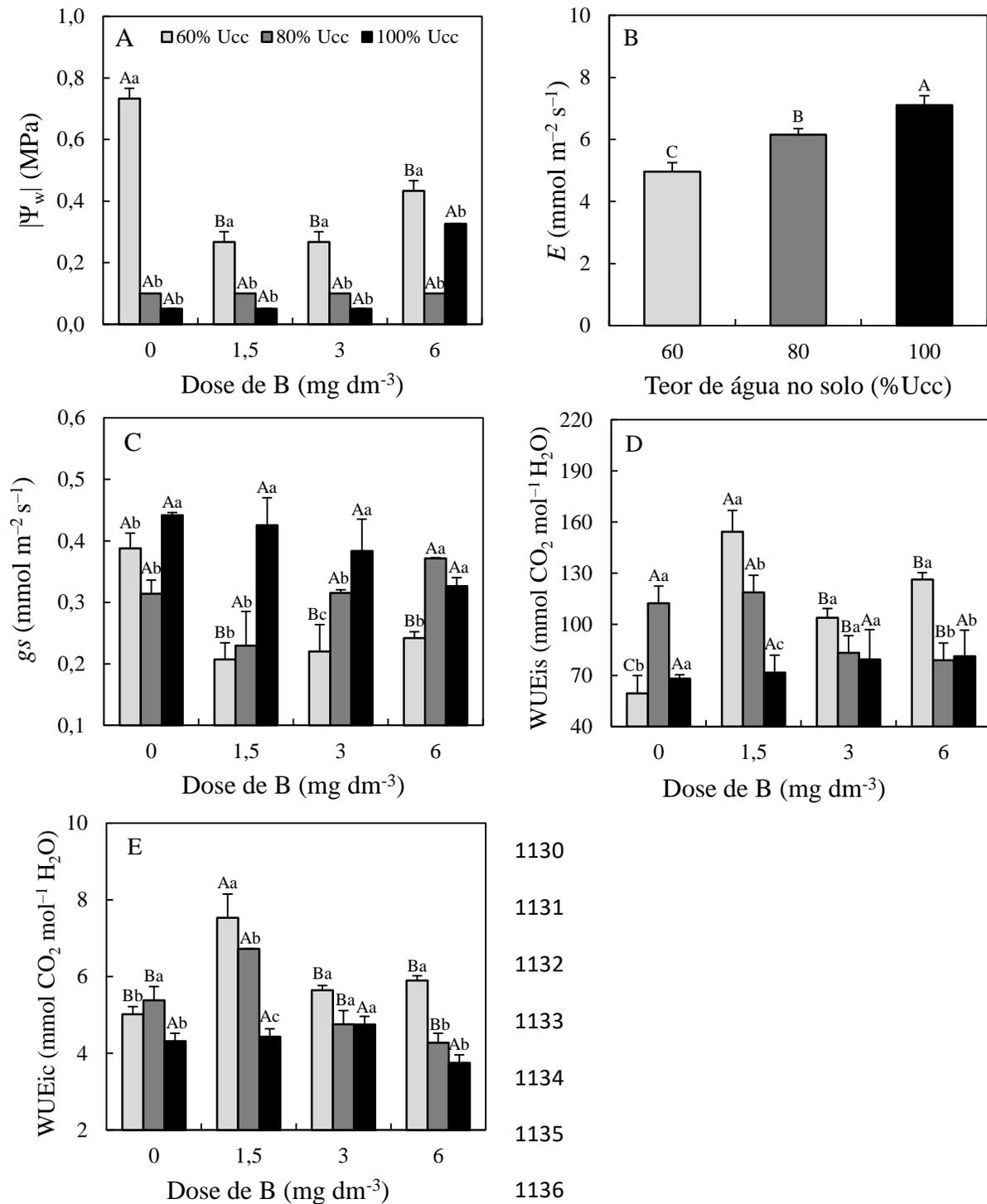
1119

1120 Figura 5. Efeitos de doses de B e teores de água no solo (como % da Ucc) na extinção fotoquímica
 1121 (qP) (A), na extinção não fotoquímica (qN) (B), no rendimento quântico do PS II (Φ_{PSII}) (C), e na
 1122 taxa de transporte de elétrons (ETR) (D) em folha de soja no estágio R2. As colunas representam as
 1123 médias ($n = 3$). As linhas verticais sobre as colunas correspondem aos erros padrão. Letras diferentes,
 1124 maiúsculas para doses de B dentro de cada teor de água no solo e minúsculas para os teores de água
 1125 no solo dentro de cada dose de B, sobre as colunas indicam que as médias são diferentes entre si pelo
 1126 teste Tukey ($P < 0,05$). Ucc: umidade na capacidade de campo.

1127

1128

1129



1137 Figura 6. Efeitos de doses de B e teores de água no solo (como % da Ucc) no potencial hídrico foliar
 1138 (Ψ_w) (A), transpiração (E) (B), na condutância estomática ao vapor de água (g_s) (C), na eficiência de
 1139 uso instantâneo da água (WUE_{is}) (D), e na eficiência intrínseca do uso da água (WUE_{ic}) (E) em
 1140 folha de soja no estágio R2. As colunas representam as médias ($n = 3$). As linhas verticais sobre as
 1141 colunas correspondem aos erros padrão. Letras diferentes, maiúsculas para doses de B dentro de cada
 1142 teor de água no solo e minúsculas para os teores de água no solo dentro de cada dose de B, sobre as
 1143 colunas indicam que as médias são diferentes entre si pelo teste Tukey ($P < 0,05$). Ucc: umidade na
 1144 capacidade de campo.

1145

1146

1147

1148

1149

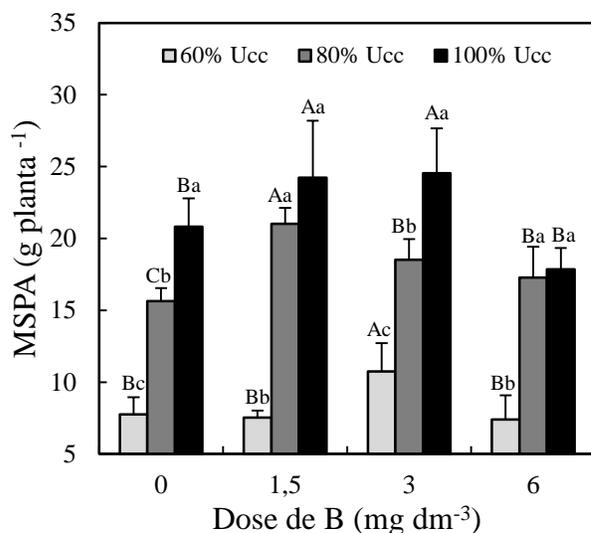
1150

1151

1152

1153

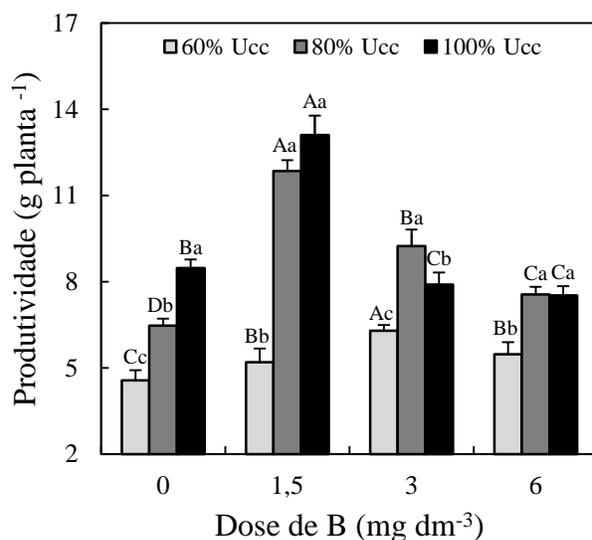
1154



1155 Figura 7. Efeitos de doses de B e teores de água no solo (como % da Ucc) na matéria seca da parte
 1156 aérea (MSPA) de plantas de soja no estágio R6. As colunas representam as médias ($n = 3$). As linhas
 1157 verticais sobre as colunas correspondem aos erros padrão. Letras diferentes, maiúsculas para doses de
 1158 B dentro de cada teor de água no solo e minúsculas para os teores de água no solo dentro de cada
 1159 dose de B, sobre as colunas indicam que as médias são diferentes entre si pelo teste Tukey ($P < 0,05$).
 1160 Ucc: umidade na capacidade de campo.

1161

1162



1163

1164 Figura 8. Efeitos de doses de B e teores de água no solo (como % da Ucc) na produtividade de grãos
 1165 de plantas de soja no estágio R9. As colunas representam as médias ($n = 3$). As linhas verticais sobre
 1166 as colunas correspondem aos erros padrão. Letras diferentes, maiúsculas para doses de B dentro de
 1167 cada teor de água no solo e minúsculas para os teores de água no solo dentro de cada dose de B,
 1168 sobre as colunas indicam que as médias são diferentes entre si pelo teste Tukey ($P < 0,05$). Ucc:
 1169 umidade na capacidade de campo.

1170

1171

1172

1173

1174

1175

1176

1177

1178

1179

1180

1181

1182

1183

CONCLUSÕES GERAIS

1184 O B aumentou a fotossíntese e a eficiência do uso da água na fase vegetativa da soja, bem como
1185 promoveu melhorias nas trocas gasosas, eficiência fotossintética a nível de fotossistema II e aumentou
1186 a produção de massa seca da parte aérea e produtividade da soja em condições de restrição hídrica.

1187 Esses resultados mostram, pela primeira vez, a forte influência do B nas variáveis fisiológicas,
1188 crescimento e produtividade da soja em condições tanto de suficiência quanto de restrição hídrica em
1189 soja cultivada em casa de vegetação.

1190