



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO PIAUÍ – UESPI  
BACHARELADO EM ENGENHARIA AGRONÔMICA  
CAMPUS CERRADO DO ALTO PARNAÍBA-CCAP



SARA FERREIRA DA SILVA

**ANÁLISE DE ENRIQUECIMENTO GÊNICO EM RESPOSTA AO EXCESSO  
HÍDRICO NA SOJA**

URUÇUI  
2025

SARA FERREIRA DA SILVA

**ANÁLISE DE ENRIQUECIMENTO GÊNICO EM RESPOSTA AO EXCESSO  
HÍDRICO NA SOJA**

Monografia apresentada à Universidade Estadual do Piauí, Campus Cerrado do Alto Parnaíba como parte das exigências para obtenção do título de “Bacharelado em Engenharia Agrônômica”.

Área temática: Genética

Orientador(a): Prof<sup>ª</sup>. Dra. Ariadna Faria Vieira

URUÇUI  
2025

SARA FERREIRA DA SILVA

**ANÁLISE DE ENRIQUECIMENTO GÊNICO EM RESPOSTA AO EXCESSO  
HÍDRICO NA SOJA**

Monografia apresentada à Universidade Estadual do Piauí, como parte das exigências para obtenção do título de “Bacharelado em Engenharia Agrônômica”.

Área de concentração: Genética

Orientador(a): Prof<sup>ª</sup>. Dra. Ariadna Faria Vieira

APROVADA: \_\_\_\_/\_\_\_\_/2025

BANCA EXAMINADORA:

---

Prof<sup>ª</sup>. Dra. Ariadna Faria Vieira  
UESPI/CCAP

---

Prof<sup>ª</sup>. Dra. Anarlete Ursulino Alves  
UESPI/CCAP

---

Prof. Dr. Francisco de Assis Gomes Júnior  
UESPI/CCAP

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus, fonte inesgotável de força, sabedoria e inspiração, por ter me sustentado em cada etapa desta jornada. Como está escrito em 1 Tessalonicenses 5:18: "Em tudo daí graças, porque esta é a vontade de Deus em Cristo Jesus para convosco."

Expresso minha profunda gratidão à minha mãe, Maria Cornelia, que, mesmo à distância, esteve presente de forma constante e incondicional em minha vida. Seu apoio, suas palavras de encorajamento e seu amor foram fundamentais para que eu seguisse firme, mesmo nos momentos mais desafiadores.

À minha irmã, Divina Beatriz, com quem compartilho um vínculo de amor e cumplicidade, deixo também meu agradecimento afetuoso. Sua presença, mesmo que sutil, foi sempre acolhedora e significativa.

Não poderia deixar de agradecer ao meu esposo, Rômulo, companheiro fiel ao longo de toda essa trajetória acadêmica. Ele esteve ao meu lado em todos os momentos — nos sorrisos e nas lágrimas — sendo meu porto seguro e incentivador incansável.

Sou grata à minha orientadora, Ariadna Faria, que com dedicação, paciência e comprometimento, conduziu-me com maestria neste percurso, contribuindo decisivamente para que eu pudesse alcançar êxito em meu trabalho.

Agradeço, igualmente, à equipe de docentes da Universidade Estadual do Piauí, que ao longo do curso compartilharam seus conhecimentos com excelência, contribuindo imensamente para minha formação acadêmica e pessoal.

Por fim, meu sincero agradecimento às minhas queridas colegas de curso, Daphny e Jaïne, que estiveram ao meu lado em inúmeros desafios acadêmicos. Juntas, dividimos responsabilidades, superamos obstáculos e vivemos momentos memoráveis que levarei comigo para sempre.

A todos vocês, minha eterna gratidão.

## RESUMO

A soja (*Glycine max* L.) representa uma das culturas agrícolas mais relevantes no cenário mundial, tanto pela sua importância econômica quanto pelo valor nutricional. No Brasil, a produção de soja tem crescido significativamente, com destaque para regiões como o MATOPIBA. Entretanto, o cultivo enfrenta desafios relacionados a estresses abióticos, como o excesso hídrico, que pode comprometer a produtividade. Nesse contexto, o presente trabalho investigou, por meio de uma abordagem *in silico*, a distribuição e a função de genes associados à tolerância ao excesso de água na soja, com foco na análise de enriquecimento funcional. O objetivo geral do estudo foi realizar uma análise de enriquecimento em termos GO (Gene Ontology) de 44 genes ligados à tolerância ao excesso hídrico na soja. Entre os objetivos específicos, destacam-se a identificação da localização genômica e funções dos genes, além da representação gráfica das funções moleculares, biológicas e celulares associadas. A metodologia consistiu na análise *in silico* com base em dados genômicos disponíveis no banco de dados SoyBase e no repositório Dryad. Os 44 genes utilizados foram previamente identificados em estudos robustos envolvendo GWAS, transcriptomas e redes proteína-proteína. A ferramenta GO Term Enrichment Tool foi empregada para caracterizar os genes quanto às suas funções biológicas, moleculares e aos componentes celulares envolvidos na resposta ao estresse hídrico. Os resultados revelaram que os genes associados à tolerância estão distribuídos por vários cromossomos, especialmente nas extremidades, sugerindo um caráter poligênico e complexo da tolerância ao excesso de água. A análise funcional apontou a predominância de processos como transdução de sinal (52,6%) e biossíntese (21,1%), além de funções moleculares relacionadas à ligação de proteínas (33,3%) e atividade de fatores de transcrição. O núcleo (29,5%) foi o principal componente celular identificado. Genes como WRKY40, ZEP e NAC3 se destacaram por suas funções na regulação de respostas hormonais e estruturais ao excesso hídrico. Conclui-se que a tolerância da soja ao excesso hídrico envolve uma rede complexa de genes e processos, reforçando a importância do uso de ferramentas genômicas no melhoramento genético. Os dados obtidos oferecem subsídios para o desenvolvimento de cultivares mais adaptadas a ambientes com risco de alagamento, contribuindo com estratégias sustentáveis de produção agrícola.

**Palavras-chave:** Grandes culturas, excesso hídrico, anotação funcional

## ABSTRACT

Soybean (*Glycine max* L.) is one of the most relevant agricultural crops worldwide, due to both its economic importance and nutritional value. In Brazil, soybean production has grown significantly, especially in regions such as MATOPIBA. However, cultivation faces challenges related to abiotic stresses, such as waterlogging, which can compromise productivity. In this context, the present study investigated, through an *in silico* approach, the distribution and function of genes associated with waterlogging tolerance in soybean, with a focus on functional enrichment analysis. The general objective of the study was to perform a GO (Gene Ontology) enrichment analysis of 44 genes linked to waterlogging tolerance in soybean. Among the specific objectives were the identification of the genomic location and functions of the genes, as well as the graphical representation of the associated molecular, biological, and cellular functions. The methodology consisted of *in silico* analysis based on genomic data available in the SoyBase database and the Dryad repository. The 44 genes used were previously identified in robust studies involving GWAS, transcriptomes, and protein–protein interaction networks. The GO Term Enrichment Tool was used to characterize the genes regarding their biological processes, molecular functions, and cellular components involved in the response to water stress. The results revealed that the genes associated with tolerance are distributed across several chromosomes, particularly at the ends, suggesting a polygenic and complex nature of waterlogging tolerance. Functional analysis highlighted the predominance of processes such as signal transduction (52.6%) and biosynthesis (21.1%), in addition to molecular functions related to protein binding (33.3%) and transcription factor activity. The nucleus (29.5%) was the main cellular component identified. Genes such as WRKY40, ZEP, and NAC3 stood out for their roles in regulating hormonal and structural responses to flooding. It is concluded that soybean tolerance to waterlogging involves a complex network of genes and processes, reinforcing the importance of using genomic tools in plant breeding. The data obtained provide support for the development of cultivars better adapted to flood-prone environments, contributing to sustainable agricultural production strategies.

**Keywords:** Soybean, water stress, functional annotation

## LISTA DE FIGURAS E GRÁFICOS

Figura 1- Distribuição dos genes ao longo dos cromossomos de soja .....	22
Gráfico 1-Distribuição percentual dos processos biológicos associados à tolerância ao excesso hídrico na soja .....	28
Gráfico 2-Distribuição percentual das funções moleculares associadas à tolerância ao excesso hídrico na soja .....	30
Gráfico 3-Distribuição percentual dos componentes celulares associados aos genes analisados .....	31

## **LISTA DE TABELAS**

Tabela 1- Lista dos 44 genes utilizados para a análise de enriquecimento .....	21
Tabela 2- Anotação dos genes associados ao estresse hídrico em soja .....	25



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>2 OBJETIVO .....</b>	<b>11</b>
<b>2.1 Objetivo geral.....</b>	<b>11</b>
<b>2.2 Objetivos específicos .....</b>	<b>11</b>
<b>3 REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>11</b>
<b>3.1 O Panorama geral da cultura da soja .....</b>	<b>11</b>
<b>3.2 Excesso hídrico na cultura da soja .....</b>	<b>15</b>
<b>3.3 Ferramentas biotecnológicas para a cultura da soja.....</b>	<b>17</b>
<b>4 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>20</b>
<b>4.1 Local de execução do projeto .....</b>	<b>20</b>
<b>4.2 Análise de enriquecimento de genes .....</b>	<b>20</b>
<b>5 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>22</b>
<b>5.1 Distribuição dos genes no genoma.....</b>	<b>22</b>
<b>5.2 Anotação dos genes .....</b>	<b>23</b>
<b>5.3 Análises de enriquecimento.....</b>	<b>28</b>
<b>5.3.1 Processos biológicos .....</b>	<b>28</b>
<b>5.3.2 Função molecular.....</b>	<b>30</b>
<b>5.3.3 Componente celular .....</b>	<b>31</b>
<b>6 CONCLUSÕES .....</b>	<b>32</b>
<b>7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>33</b>

## 1. INTRODUÇÃO

A soja, cientificamente conhecida como *Glycine max* L., é uma planta anual que pertence à família Fabaceae, e engloba as leguminosas. Originária na China, essa espécie é caracterizada por realizar autofecundação e ser diplóide, ou seja, em cada célula somática da planta, existem 40 cromossomos organizados em pares ( $2n=40$ ). Sua exploração é registrada no Oriente há mais de 5 milênios (HYMOWITZ, 1976; EMBRAPA SOJA, 2010).

Nas últimas três décadas, a soja se destacou como um dos grãos mais produzidos e consumidos mundialmente. Entre 2003 e 2013, a demanda por soja se elevou de forma significativa, alcançando 269,7 milhões de toneladas, representando um aumento de 57%. Na mesma época, a produção também cresceu imensamente, atingindo 284 milhões de toneladas, um aumento de 62%. As exportações totalizaram 99,9 milhões de toneladas, com a China sendo o principal destino, recebendo 59 milhões de toneladas. Cerca de 90% da soja consumida é destinada ao processo de esmagamento, sendo 20% para extração de óleo de soja e 80% para a produção de farelo (EMBRAPA SOJA, 2024).

O Brasil obteve destaque global na produção de soja devido às condições climáticas serem favoráveis ao agronegócio em grande parte das suas regiões. Atualmente, o Brasil é reconhecido como o segundo maior produtor de soja no mundo (OKUMA, 2019). A maior parte da área destinada ao cultivo de soja no Brasil está concentrada em cinco estados da Região Centro-Sul: Mato Grosso, Rio Grande do Sul, Paraná, Goiás e Mato Grosso do Sul. Esses estados juntos equivalem a 75% da área total cultivada com soja, que corresponde a 25,8 milhões de hectares. Ademais, eles contribuem consideravelmente para a produção nacional de soja, respondendo por 77% do total, que alcança 79,25 milhões de toneladas (CONAB, 2017).

A região brasileira conhecida como MATOPIBA, localizada nos estados do Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia, representa uma área em expansão no Brasil. Este território engloba o bioma do cerrado e desempenha um papel de destaque na produção nacional de grãos de soja. A formação do MATOPIBA mostra a busca do capital por novos territórios para assegurar sua reprodução, ou seja, o objetivo do Estado é supervisionar a atividade de produção de soja, nessa região em desenvolvimento (PEREIRA; PAULI *et al.*, 2016).

O Piauí se destaca como o terceiro maior produtor de soja na Região Nordeste do Brasil. Um atributo que chama atenção é o forte crescimento, alcançando um impressionante aumento de 895,26% no período de 1990 a 2000. Isso chama atenção, especialmente quando

consideramos que o estado possui uma área territorial menor em comparação com os líderes da produção de soja na região, Bahia e Maranhão (CONAB, 2019). A soja (*Glycine max* L.), é uma planta que se auto fertiliza e possui um conjunto cromossômico de 40 pares ( $2n=40$ ). Seu genoma diploide consiste em  $1,81 \times 10^9$  pares de nucleotídeos, sendo que 40% não são repetitivos e 60% são sequencias repetitivas (GOLDEBERG, 1978).

Embora a soja *Glycine max* L. tenha se originado em áreas inundadas do norte da China e mostre diversidade genética em relação à sua capacidade de lidar com o excesso de umidade no solo, a duração e a extensão do solo alagado durante o ciclo de desenvolvimento da cultura podem resultar em algumas modificações na fisiologia, morfologia e anatomia das plantas. Tais mudanças, podem causar uma redução no potencial produtivo da cultura (MUNDSTOCK *et al.*, 2017).

A diversidade genética global da soja é ampla, mas as variedades cultivadas tem uma base genética restrita, pelo fato do uso limitado de progenitores nos programas de melhoramento. Ao longo dos anos vários autores veem observando essa limitação, destacando a necessidade de ampliar a base genética para promover maior adaptabilidade e resistência da soja (DELANNAY *et al.*, 1983; HIROMOTO; VELLO, 1986; KEIM *et al.*, 1989; ABDELNOOR *et al.*, 1995; POWELL *et al.*, 1996; MACHADO, 1999).

O SoyBase, estabelecido nos anos 90 como Banco de Dados Genéticos de Soja do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA), inicialmente abrigava dados, como mapas genéticos e informações de genética mendeliana da soja. Ao longo do tempo, evoluiu para incluir dados moleculares e, em 2010, incorporou a sequencia do genoma da soja ao navegador de sequencias SoyBase, justamente com outras informações genéticas de suporte (SITE SOYBASE).

A análise de enriquecimento visa identificar mudanças em vias funcionais associadas às respostas fisiológicas de um organismo, analisando dados de expressão gênica sob a ótica do processo biológico utilizando a anotação de termos GO (Gene Ontology). Ao comparar subconjuntos específicos de transcritos com o criptograma completo, essa análise destaca processos biológicos estatisticamente enriquecidos nos conjuntos testados (ASHBURNER, *et al.*; 2000).

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo Geral

Realizar a análise de enriquecimento de genes, em termos GO (*Gene Ontology*) de 44 genes associados à tolerância ao excesso hídrico na cultura da soja.

### 2.2 Objetivos Específicos

- Detectar a posição dos principais genes e a função relacionada a cada um deles;
- Adquirir a distribuição dos genes no genoma de soja;
- Criar gráficos do tipo pizza no excel para relacionar os genes e suas características mais relevantes.

## 3. REVISÃO DE LITERATURA

### 3.1 O panorama geral da cultura da soja

A soja (*Glycine max* L.) é uma planta de origem Asiática, de modo mais específico no nordeste da China, que pertence à família das leguminosas, subfamília Fabaceae. A soja é uma cultura adaptada a climas temperados, logo, necessitou ser melhorada geneticamente, para se adaptar e alcançar alta produtividade em países de clima tropical, como o Brasil (GAZZONI, 2018).

Originada no extremo Oriente, a soja destaca-se como uma das oleaginosas mais produzidas no mundo (EMBRAPA, 2011). Sua disseminação no Brasil ganhou impulso a partir dos anos 60, sendo considerada essencial na dieta de vários povos (ZANCOPÉ *et al.*, 2005). No Brasil, os primeiros relatos da cultura da soja ocorreram no estado da Bahia, por volta do século XIX, entretanto, a cultura só obteve destaque no país, entre os anos de 1920 e 1940, enaltecendo a região Sul, como primeira produtora (GAZZONI, 2018).

Inicialmente, o foco da produção de soja não estava nos grãos, e sim no cultivo da planta como uma fonte de alimentação animal (HIRAKURI; LAZZAROTTO, 2014). Atualmente, na realidade agrícola global, a soja ocupa a quarta posição no ranking entre os cereais e oleaginosas, sendo o quarto produto mais consumido, isto se dá, pela produção de óleos e por ser grande fonte de proteínas (RHODEN *et al.*, 2020).

Hoje em dia, o Brasil se destaca como o maior produtor de soja do mundo, produzindo aproximadamente 271,7 milhões de toneladas de grãos na safra 2019/2020, ademais, gerando

empregos de forma direta e indireta, impulsionando assim a economia do país (MONTTOYA *et al.*, 2019). No entanto, a soja só obteve destaque na década de 1970, pelo de fato da indústria de óleo começar a ser valorizada, e haver uma crescente procura mundial pelo grão, tais fatores contribuíram para que tivesse um rápido desenvolvimento de tecnologias e pesquisas, afim de suprir a alta demanda do mercado externo (CÂMARA, 2012; APROSOJA BRASIL, 2021).

Com o decorrer dos anos, a soja tem obtido elevado valor econômico no agronegócio, que cresce cada dia mais (HIRAKURI E LAZZAROTTO, 2014). Nesse caso, é preciso ter em mente que o cultivo de soja, tem melhorado o cenário econômico Brasileiro, onde ocorreu a exploração em outras regiões do país para a implantação da cultura, utilizando cultivares melhoradas geneticamente, para se adaptarem a determinadas condições de cultivo e obterem alta produtividade, ajudando não apenas a economia do país, mas também a economia regional e o produtor rural responsável pelo cultivo (HIRAKURI E LAZZAROTTO, 2014).

O melhoramento genético proporcionou o aumento das áreas plantadas e conseqüentemente o aumento da produtividade. Portanto, criar novas variedades de soja, pode melhorar a produção agrícola, entretanto, vale ressaltar que as regiões agrícolas necessitam avaliar essas novas variedades. Uma vez que, os tipos de plantas introduzidas podem se adaptar bem em alguns lugares, mas talvez não se adaptem tão bem em outros (CORREIA *et al.*, 2017).

Além da importância econômica, a soja também apresenta elevada importância alimentar, uma vez que é considerado um alimento funcional e possui altos índices de proteínas, fibras, vitaminas e outros nutrientes como ferro e cálcio em seus grãos. Ademais, estudos mostram que a soja está diretamente relacionada a diminuição da taxa de câncer de esôfago, próstata, pulmão, mama, diabetes e doenças cardiovasculares (TEIXEIRA *et al.*, 2006).

A soja é uma planta de ciclo anual, herbácea e apresenta reprodução autógama, ou seja, ocorre a autofecundação. Algumas características morfológicas da cultura variam pela influência do ambiente, como o ciclo, podendo ser precoce (75 dias) e mais tardia (200 dias), altura que pode variar de 30 a 200 cm, podendo assim modificar a quantidade de ramificações, entre outras características (MÜLLER, 1981).

O sistema radicular da soja é do tipo pivotante, ou seja, é formado por uma raiz axial principal e por raízes secundárias. Entretanto, a raiz principal é pouco desenvolvida, logo o aparelho radicular é caracterizado como difuso (SEDIYAMA *et al.*, 1985). No sistema radicular da soja, são identificados nódulos que caracterizam a simbiose entre as bactérias do

gênero *Bradirhizobium* e a soja. Tais bactérias exercem grande importância, uma vez que são capazes de fixar o nitrogênio do ar e torna-lo disponível para a planta absorver, principalmente na forma de nitrato (MASCARENHAS *et al.*, 2005).

O caule da soja é do tipo herbáceo (não lenhoso), ereto (cresce de forma vertical), pubescente (coberto por pelos finos e macios) e ramificado, sua formação se inicia logo após a germinação do eixo embrionário. O desenvolvimento da parte aérea pode ser afetado por fatores externos, mas, na maioria das variedades o crescimento predominante é o ortótropo, ou seja, a planta tende a crescer de forma vertical. De acordo com as características do caule, da cultivar e do ápice principal, o habito de crescimento pode ser determinado, semideterminado e indeterminado (MÜLLHER, 1981).

A planta da soja exibe três tipos de folhas durante o seu crescimento e desenvolvimento. Inicialmente, há as cotiledonares, que são as primeiras a surgir. Em seguida aparecem as unifolioladas no estágio inicial de desenvolvimento. E por fim, as folhas trifolioladas que surgem após as unifolioladas e permanecem até a senescência da planta (SEDIYAMA *et al.*, 1985).

As flores da soja possuem todas as partes florais necessárias para a reprodução, como as pétalas, estames e carpelos, portanto é uma flor completa. A inflorescência da cultura pode estar localizada tanto nas extremidades dos ramos (racemos terminais), quanto nas axilas das folhas (axiliares). Com relação a cor, as flores podem ser brancas ou púrpura (VERNETTI E JUNIOR, 2009). A abertura das flores geralmente ocorre no período na manhã, e fatores ambientais como a temperatura e a umidade podem influenciar o vão (SEDIYAMA *et al.*, 2005).

A soja é considerada como uma planta de dias curtos, ou seja, para florescer, requer o mínimo de hora de noite, logo, a cultura é influenciada pelo fotoperiodismo. Sobretudo, tal característica pode ser modificada de acordo com a cultivar (ROCHA, 2009). O fruto da soja é frequentemente pronunciado como vargem, que quando atinge ponto de maturação, dependendo da cultivar e das condições climáticas, pode ter formato achatado, conter de 2 a 7 cm de comprimento e largura que varia de 1 a 2 cm. A cor da vargem varia entre amarelo-palha, preta ou cinza. Em termos de produção, cada planta de soja tem o potencial de produzir até 400 grãos, com vargens contendo de 1 a 5 sementes, sobretudo, a maioria das cultivares apresenta de 2 a 3 grãos por vargem (MÜLLHER, 1981).

A metodologia utilizada para descrever os estádios fenológicos da soja, foi proposta por FEHR e CAVINESS (1977), que consiste em duas fases no decorrer do ciclo de vida da planta: a fase vegetativa, que se inicia na germinação e ocorre até o início do florescimento, e

a fase reprodutiva que inicia no momento em que as flores começam a se abrir e se estende até que os grãos atinjam maturidade fisiológica.

O êxito na produção de soja irá depender de diversos fatores bióticos e abióticos, os quais se relacionam com o meio, necessitando de solos férteis e condições climáticas favoráveis (BIF, 2012). Existem fases no ciclo da soja em que a necessidade de água é maior, como na germinação, emergência, floração e enchimento de grãos. Sobretudo, para que a planta possa alcançar um bom desenvolvimento e alta produtividade, a necessidade hídrica total da cultura da soja varia de 550 a 800 mm/ciclo, tal necessidade pode ser influenciada pela duração do ciclo da cultura, manejo e condições climáticas (EMBRAPA, 2013).

Com relação a temperatura adequada, a soja é uma planta adaptada a elevadas temperaturas que podem variar de 20°C a 30°C, porém a temperatura ideal é em torno de 30°C. temperaturas amenas podem anular o crescimento e temperaturas muito elevadas podem causar distúrbios na floração e no enchimento de grãos (EMBRAPA, 2013).

A cultura da soja também pode estar vulnerável ao ataque de diversas pragas durante todo o seu ciclo de vida. Na emergência pode ser atacada por insetos que perfuram o caule da planta, penetram e formam galerias no mesmo, levando a planta a morte ou deixando-a debilitada, como a lagarta-elasm (*Elasmopalpus lignosellus*). As pragas também podem atacar as raízes, folhas e vargens, como a fasa-medideira (*Chrysodeixis includens* e *Rachiplusia nu*), percevejo verde (*Nezara viridula*) e percevejo-verde-pequeno (*Piezodorus guildinii*) tais pragas podem causar danos irreversíveis no rendimento e qualidade dos grãos, prejudicando assim o capital do produtor (SARAIVA *et al.*, 2000; HOFFMANN-CAMPO 2000).

Para o controle de pragas é utilizado o MIP (Manejo Integrado de Pragas), que começa a atuar de acordo com a densidade populacional de insetos pragas e a capacidade da cultura tolerar danos, sem haver ameaças à produção. Logo, o ataque de pragas é tolerado até que não ultrapasse o nível de dano econômico, ultrapassando esse nível a aplicação de inseticidas se faz necessário para o controle imediato das pragas (LEITE; SOARES; OLIVEIRA, 2011).

Entre os fatores que interferem na elevada produtividade da soja estão as doenças. No Brasil 40 doenças já foram identificadas, sendo proveniente de fungos, vírus, bactérias e nematoides, causando grandes perdas na produção de soja, em alguns casos o prejuízo pode ser maior que 20%, provocando danos econômicos ao produtor (SARAIVA *et al.*, 2000).

Para a prevenção de doenças é aconselhável a utilização de cultivares geneticamente resistentes, por ser a forma mais econômica e eficiente, porém para não existem cultivares resistentes para todas as doenças. Logo, práticas de manejo como rotação de cultura, controle

de plantas daninhas e aplicação de fungicidas, podem ser um meio de evitar o aparecimento de doenças (BORKERT *et al.*, 1994).

Embora a soja, *Glycine max* L., demonstre variação genética em sua capacidade de lidar com o solo excessivamente úmido, a prolongada inundação do solo, ao longo do ciclo de crescimento pode levar a alterações na fisiologia, morfologia e anatomia das plantas. Essas alterações podem resultar em uma diminuição na produtividade potencial da cultura, (MUNDSTOCK *et al.*, 2017).

### **3.2 Excesso hídrico na cultura da soja**

O excesso hídrico acontece quando a quantidade de água resultante da precipitação ou da irrigação é maior que o volume de água que o solo pode absorver ou drenar. Quando a situação acontece, as trocas gasosas que ocorrem no solo são reduzidas a níveis surpreendentemente baixos, pelo fato do espaço poroso do solo está ocupado com água (CARLESSO; ZIMMERMANN, 2000).

Após o início da inundação, em um período de até 24h, pode suceder o esgotamento do oxigênio presente no solo, devido ao consumo de microrganismos, raízes e fauna presente no local (THOMAS; GUERREIRO; SODEK, 2005). Nestas circunstâncias, o solo dispõe de baixos níveis de oxigênio e o ambiente radicular se torna hipóxico, ou seja, o ambiente em que as raízes estão presentes torna-se deficiente na disponibilidade de oxigênio, enquanto que o termo anoxia representa a falta completa de oxigênio no solo (LICAUSI, 2011).

Os vegetais necessitam de uma determinada quantidade de oxigênio para o bom desenvolvimento do crescimento e metabolismo, podendo suportar a anoxia por períodos breves de tempo, antes de sofrer danos permanentes. A partir de 15h sem a presença de oxigênio, as plantas podem apresentar danos irreversíveis à estrutura mitocondrial, à variabilidade celular e ao metabolismo genético (ANDREEV *et al.*, 1991). Apenas espécies de vegetais que são oriundas de locais com solos úmidos progrediram para brotar e se desenvolver com a ausência de oxigênio (WAMPLE *et al.*, 1983).

Embora a soja (*Glycine max* L.) tenha se originado em áreas inundadas do norte da China e mostre diversidade genética em relação à sua capacidade de lidar com o excesso de umidade no solo, a duração e a extensão do solo alagado durante o ciclo de desenvolvimento da cultura podem resultar em algumas modificações na fisiologia, morfologia e anatomia das plantas. Tais mudanças, podem causar uma redução no potencial produtivo da cultura (MUNDSTOCK *et al.*, 2017).



O primeiro sinal de excesso de água nas plantas é o fechamento dos estômatos, que é provocado pelo ácido abscísico (TAIZ *et al.*, 2017). Quando os estômatos se fecham, as folhas começam a murchar, e com o passar do tempo, há uma expressiva diminuição nos valores de clorofila e proteínas presentes nas folhas. Resultando assim a uma significativa redução na taxa de fotossíntese (TAIZ *et al.*, 2007). Ademais, o excesso de acúmulo de peróxido de hidrogênio pode causar danos foto-oxidativos nas folhas, mostrando-se como um possível fator prejudicial para as células foliares (BANSAL *et al.*, 2012).

Em situações de baixo teor de oxigênio, as plantas frequentemente passam por uma adaptação metabólica. Nesse processo adaptativo, ocorre a mudança do metabolismo aeróbico para o anaeróbico no sistema radicular das plantas. Isso leva a geração de substâncias tóxicas, como o lactato e o etanol, e também resulta em uma diminuição da eficiência energética (KOLB *et al.*, 2009).

Em razão ao excesso hídrico, observa-se, em diversas outras culturas de terras baixas, uma redução nas biomassas tanto no sistema radicular quanto na parte aérea, prejudicando a proporção entre as duas partes. Resultando na diminuição da área foliar das plantas e, conseqüentemente, impactando de forma negativa os componentes da produtividade de grão (MUNDSTOCK *et al.*, 2017; TAIZ; ZEIGER, 2017). Na cultura da soja o excesso hídrico pode causar vários problemas, entre eles, dificuldade no crescimento das raízes e a formação de nódulos para a fixação biológica de nitrogênio atmosférico (CHO *et al.*, 2006; THOMAS *et al.*, 2005).

As plantas possuem alguns mecanismos para lidar com o estresse hídrico, como a capacidade de entrar em um estado quase dormente, paralisando o crescimento da parte aérea, e a maior formação de raízes, tanto adventícias quanto secundárias. Ademais, as plantas podem regenerar novas raízes e ajustar o fechamento dos estômatos, e ainda alterar a curvatura das folhas. Os prejuízos causados pelo excesso de água para as plantas variam de acordo com o estágio de desenvolvimento em que a planta se encontra e a duração desse excesso hídrico (TAIZ *et al.*, 2017).

A habilidade da cultura da soja para lidar com estresse, sejam eles de origem abiótica ou biótica, e o potencial de redução na produção de grãos estão diretamente ligados a fase de desenvolvimento da planta. Na literatura existem estudos que discutem os prejuízos à soja causados pelo excesso de água, dando ênfase na fase vegetativa e reprodutiva (CHO *et al.*, 2006; THOMAS *et al.*, 2005).

Devido a dificuldade de prever quando e com qual intensidade as plantas enfrentaram o excesso hídrico, possuir cultivares de soja com tolerância genética ao estresse,

especialmente em fases críticas de desenvolvimento, torna-se uma característica altamente desejável em algumas regiões. Entender como diferentes genótipos respondem ao estresse de água, é essencial para a recomendação de variedades mais bem adaptadas (FANTE *et al.*, 2010; TREWAVAS, 2003).

A queda na produção de grãos de soja varia dependendo da intensidade e da fase de desenvolvimento da cultura em que ocorre o excesso de água. São necessárias pesquisas adicionais para identificar quais as subfases durante a fase vegetativa que são mais suscetíveis à cultura, tem potencial de causar redução na produtividade de grão, determinar por quantos dias a cultura suporta inundação e compreender o grau de adaptação quando é exposta um novo período de estresse hídrico (CHO *et al.*, 2006).

Logo, a análise de enriquecimento visa identificar mudanças em vias funcionais associadas às respostas fisiológicas de um organismo, analisando dados de expressão gênica sob a ótica do processo biológico utilizando a anotação de termos GO (Gene Ontology) (ASHBURNER, *et al.*, 2000).

### **3.3 Ferramentas biotecnológicas para a cultura da soja**

A partir dos anos 60, a agricultura global obteve um impulso significativo com a utilização de técnicas de melhoramento genético. Tais técnicas, por meio de cruzamentos, possibilitaram o desenvolvimento de cultivares com maior potencial de produção e maior adaptabilidade a diversos ambientes. As primeiras ferramentas biotecnológicas foram desenvolvidas por volta da década de 70, com a descoberta de mecanismos e estruturas moleculares encarregados pela transferência de informações genética (FRANCISMAR C. MARCELINO).

Os Marcadores Moleculares possuem grande importância nos programas de Melhoramento genético, sendo essenciais para criar variedades de plantas com maior resistência a doenças, alto potencial produtivo e ampla adaptação em diferentes ambientes. Tais ferramentas biotecnológicas facilitam o desenvolvimento de cultivos mais eficientes. Portanto, os Marcadores Moleculares podem ser entendidos como toda e qualquer característica molecular que representam partes ativas ou inativas do genoma. Eles possibilitam a distinção entre dois indivíduos com base em suas informações genéticas, sendo que podem ser traços transmitidos de geração em geração (FERREIRA & GRATTAPAGLIA, 1995).

Atualmente, a Embrapa soja vêm utilizando com frequência os marcadores moleculares, com diversos objetivos, entre eles, mapear os genes que possuem resistência a

determinadas doenças, caracterizar cultivares de soja e estudar a diversidade genética da soja. No mapeamento de genes envolvidos na resistência a ferrugem Asiática da soja, vêm sendo utilizados Marcadores do tipo microsátélites, uma vez que a doença tem causado diversos danos à produção de soja, elevando os custos de produção e consequentemente, ocorrendo a diminuição acentuada de produtividade. Logo, esses marcadores são capazes de realizar a seleção de plantas que possuem o gene de resistência (SILVA *et al.*, 2007).

O aparecimento da biotecnologia moderna indica a origem de um novo capítulo para a agricultura, conferindo a genética molecular um papel de destaque. Os avanços na genética de plantas têm o objetivo de reduzir a dependência excessiva de inovações químicas e mecânicas que executaram um papel importante na revolução verde. A biotecnologia avançada dispõe de oportunidades para reduzir os custos de produção, aperfeiçoar a qualidade dos alimentos, impulsionar práticas agrícolas mais sustentáveis e que causem menos impacto ao ambiente, além de aumentar a produtividade da cultura (SILVEIRA *et al.*, 2005).

Nos últimos anos, os produtores de soja conseguiram um aliado importante na guerra contra as lagartas que ameaçam suas plantações: a biotecnologia. O uso de biotecnologia para o controle de pragas está transformando a prática agrícola da soja no país. Através da introdução de genes nas plantas que produzem proteínas letais para determinadas espécies de lagartas, logo, as plantas se tornam resistentes a esses insetos. Essa abordagem é conhecida como Tecnologia Bt, originada dos genes provenientes da bactéria *Bacillus thuringiensis* (REVISTA CULTIVAR, 2020).

Pesquisas acerca da variabilidade genética na cultura da soja indicam que o germoplasma brasileiro possui uma base genética limitada, com origem de poucas linhagens antepassadas (HIROMOTO; VELLO, 1986; VELLO *et al.*, 1988; BONATO, 2000; PRIOLLI *et al.*, 2004; MIRANDA, 2005; BONATO *et al.*, 2006; MIRANDA *et al.*, 2007; WYSMIERSKI, 2011; WYSMIERSKI; VELLO, 2013; PRIOLLI *et al.*, 2013; ODA *et al.*, 2015), justificando a semelhança frequente entre duas cultivares no período do pedido de proteção (NOGUEIRA, 2011). Tais estudos são essenciais no melhoramento, pois possibilitam a identificação de genótipos diferentes, contribuindo na seleção de genitores de grupos distintos geneticamente (HAMAWAKI *et al.*, 2014).

Com base em cinco períodos de lançamento de cultivares e seis programas de melhoramento genético, os efeitos do melhoramento sobre a diversidade genética da cultura da soja no Brasil foi alvo de estudo de PRIOLI, *et al* (2004). Logo, os pesquisadores observaram que a variação genética entre as cultivares dentro dos programas de melhoramento de soja no Brasil era mais significativa do que aquela observada em diferentes

programas de melhoramento. Ademais destacaram que, ao longo dos últimos 30 anos de avanços no melhoramento e expansão da cultura de soja, a diversidade genética do germoplasma brasileiro permaneceu estável.

Pesquisas envolvendo cultivares brasileiras de soja indicam uma base afunilada em seu germoplasma. Isso significa que há uma limitada diversidade genética entre as variedades de soja cultivadas no Brasil (PRIOLLI *et al.*, 2002). Ademais a soja sofre limitações de acesso a recursos genéticos originados de espécies semelhantes, devido à incompatibilidade sexual em cruzamentos interespecíficos e intergenéricos (Hu & BODANESE-ZANETTINI, 1995).

Existem dois principais métodos empregados para transferir genes em diferentes tecidos de soja. Um deles é o Bombeamento de partículas, que direciona meristemas de brotos como alvo. Este método envolve a utilização de partículas para transportar os genes desejados (MCCABE *et al.*, 1988; CHRISTOU *et al.*, 1989; ARAGÃO *et al.*, 2000). Outra abordagem é a transformação criada pela bactéria *Agrobacterium tumefaciens*, que utiliza explantes cotiledonares originados de plantas com 5-7 dias como alvo. Este método foi aplicado em diferentes estágios de desenvolvimento (HINCHEE *et al.*, 1988; OLHOFT *et al.*, 2003).

Certamente, a Gene Ontology (GO) é a ontologia mais usada para anotação genômica. Ela é o resultado de um consócio dedicado a criar e empregar ontologias que facilitam a anotação de genes e seus produtos em vários organismos de modo biologicamente relevante. A GO estabelece uma linguagem sistemática que permite descrições unidas em três áreas biológicas principais: componente celular (onde está localizada a célula), processo biológico (o que a célula faz) e função molecular (qual a atividade molecular específica). Portanto, a Gene Ontology oferece um sistema padronizado para descrever de forma coerente as funções biológicas dos genes em diferentes organismos (THE GENE ONTOLOGY CONSORTIUM, 2008).

Apesar de ser extremamente útil, a Gene Ontology (GO) está começando a enfrentar limitações devido a rápida evolução das pesquisas biológicas. Para lidar com essa demanda em constante crescimento, o projeto OBO (Open Biomedical Ontologies), ao qual a GO está associada, está trabalhando no desenvolvimento de diversas ontologias como o objetivo de estabelecer referências sólidas no campo biomédico. Logo o uso do Gene Ontology em conjunto com as demais ontologias da OBO pode prosperar a anotação genômica, produzindo descrições mais coerentes e completas (OBO FOUNDRY, 2009).

A Gene Ontology (GO) é uma escolha popular na notação genômica, em parte, devido à existência da base de dados genômica chamada Gene Ontology Annotation (GOA). Esse projeto fornece anotações de alta qualidade, manuais e automáticas, usando os termos da GO.

Com mais de 32 milhões de anotações, essa base de dados é uma fonte de grande importância para a anotação de novos organismos. Podemos usar as anotações existentes, quando encontramos sequências genéticas semelhantes às já conhecidas, incluindo os termos da GO, para entender os novos genes. Tal prática generalizada torna a GO a ontologia principal e, muitas vezes, a única usada no processo de notação genômica (BARREL *et al.*, 2009).

A análise de enriquecimento tem o objetivo de identificar mudanças significativas nas vias funcionais que podem estar estacionadas às respostas fisiológicas de um organismo. Ao avaliar as respostas funcionais do transcriptograma de um organismo olhamos para os dados de expressão genica sob a lente dos processos biológicos, usando o enriquecimento de termos da Gene Ontology (GO). Essa abordagem nos permite entender de forma mais ampla como os genes estão envolvidos em diferentes processos biológicos e como esses processos podem ser afetados em resposta a diferentes condições (ASHBURNER, *et al.*; 2000).

O SoyBase é um banco de dados genético de soja estabelecido na década de 1990 pelo USDA. Inicialmente focado em informações genéticas, evoluiu para incluir dados moleculares, como sequências genéticas e o genoma completo da soja publicado em 2010. Ademais, o SoyBase abrange informações sobre estoques genéticos mutantes, serve como ponto de contato para encomendas e incorpora dados de expressão gênica e análises de associação à medida que se tornam disponíveis (SITE SOYBASE).

## **4. MATERIAL E MÉTODOS**

### **4.1 Local de execução do projeto**

O estudo efetuou-se no Campus Cerrado do Alto Parnaíba da Universidade Estadual do Piauí (UESPI), situado em Uruçuí-PI. As análises utilizaram dados provenientes do banco de dados genômico de soja disponível em <<https://www.soybase.org/>>. O enfoque das análises foi exclusivamente *in silico* (laboratório), empregados genes previamente identificados na literatura como relacionados a tolerância ao excesso hídrico na cultura da soja.

### **4.2 Análise de enriquecimento de genes**

Foram descobertos 44 genes associados à resistência ao estresse hídrico, conforme revelado pelos estudos de KAO (2022) disponíveis no banco de dados do Dryad

(<https://datadryad.org/stash>). O autor utilizou uma abordagem abrangente, integrando dados de GWAS, mapeamento de associação, ligação, expressão gênica, redes de interação proteína-proteína (PPIN), proteomas e dados funcionais de plantas modelo. Esses genes foram validados por meio de amostras independentes dos bancos de dados SoyNet, GWAS, SoyBase, GO e transcriptomas, reforçando sua superioridade em comparação com outros genes relacionados à tolerância ao excesso de água.

**Tabela 1.** Lista dos 44 genes utilizados para a análise de enriquecimento

Glyma.13g243800	Glyma.13g361900	Glyma.16g018500	Glyma.18g042100
Glyma.13g243900	Glyma.14g049000	Glyma.16g204600	Glyma.18g206000
Glyma.13g244000	Glyma.14g049200	Glyma.17g020600	Glyma.18g212700
Glyma.13g244100	Glyma.14g102900	Glyma.17g145400	Glyma.18g238100
Glyma.13g250300	Glyma.14g121200	Glyma.17g147500	Glyma.19g013700
Glyma.13g250400	Glyma.14g127800	Glyma.17g158100	Glyma.19g069200
Glyma.13g251100	Glyma.14g202300	Glyma.17g164100	Glyma.19g174200
Glyma.13g251300	Glyma.14g203000	Glyma.17g174500	Glyma.19g213300
Glyma.13g270100	Glyma.15g011900	Glyma.17g205000	Glyma.20g064500
Glyma.13g279900	Glyma.15g012000	Glyma.17g236200	Glyma.20g110800
Glyma.13g314100	Glyma.15g045600	Glyma.18g009700	Glyma.20g218100

Para conduzir a análise de enriquecimento funcional dos genes relacionados à tolerância ao estresse hídrico, optamos pela ferramenta GO Term Enrichment Tool no banco de dados de soja (<https://www.soybase.org/>).

Os genes foram agrupados em uma lista e submetidos à análise de enriquecimento para identificar os processos biológicos, componentes celulares e funções moleculares associadas. Posteriormente, os resultados foram manipulados em uma lista de anotação, revelando informações sobre a distribuição dos genes nos cromossomos, potencialmente indicando regiões propensas a QTLs.

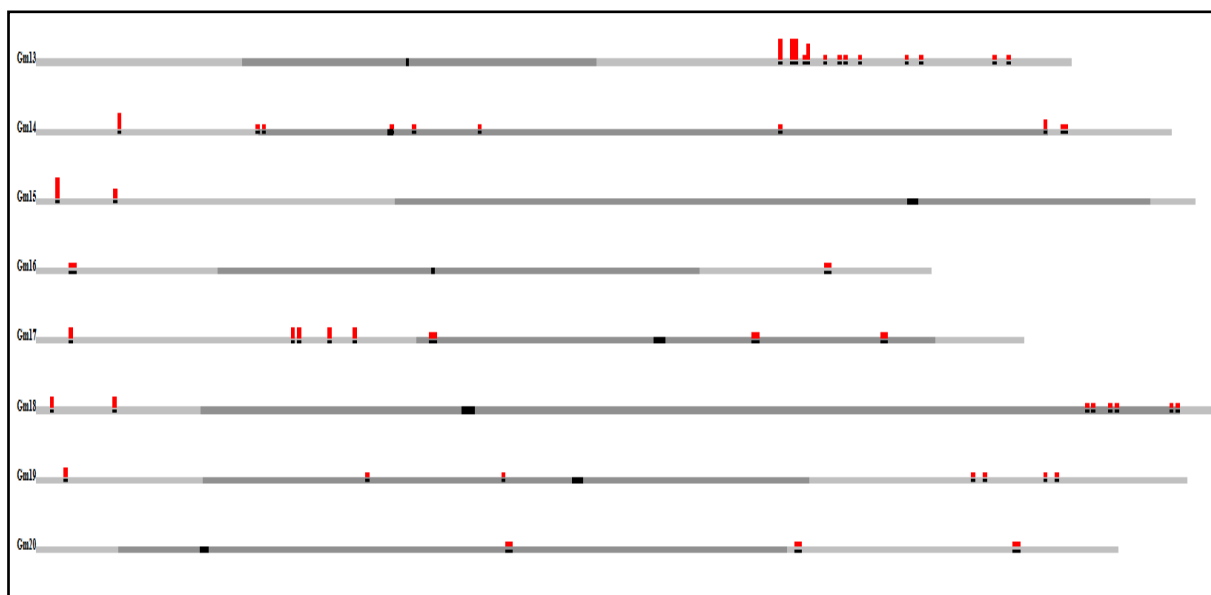
Além disso, ocorreu a coleta de dados sobre o tamanho dos genes, posições genômicas, presença em éxons ou íntrons, e a função geral de cada gene usando o genoma de referência do banco de dados da cultura. Todos os insights obtidos foram apresentados de forma clara e visual através de planilhas ou gráficos para facilitar a interpretação (ASHBURNER, *et al*; 2000).

## 5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 5.1 Distribuição dos genes no genoma

A análise dos 44 genes associados à tolerância ao excesso hídrico revelou que eles estão localizados em múltiplos cromossomos, sugerindo que a resistência ao excesso hídrico é um caráter poligênico, ou seja, controlado por múltiplos genes (Figura 1).

**Figura 1.** Distribuição dos genes ao longo dos cromossomos de soja



Essa distribuição pode indicar a presença de QTLs que são relevantes para a tolerância ao excesso hídrico, permitindo que os melhoristas identifiquem regiões do genoma que podem ser alvo de seleção em programas de melhoramento genético (HYTEM *et al.*, 2004)

Estudos anteriores têm mostrado que a distribuição de genes ao longo dos cromossomos não é uniforme em muitos organismos. Por exemplo, em um estudo TREWAVAS, (2003) descobriu que regiões ricas em genes tendem a coincidir com áreas de alta expressão genética, enquanto regiões pobres em genes podem estar associadas a áreas menos ativas do genoma.

O genoma da soja exibe características distintas em suas regiões. Cerca de 57% dos genes estão em regiões de heterocromatina, ricas em repetições e afastadas dos centrômeros,

que são ricos em elementos repetitivos. Nas regiões dos centrômeros, onde os elementos repetitivos são abundantes, há menor ocorrência de recombinações em comparação com o restante do cromossomo. Notavelmente, as regiões de eucromatina têm uma taxa de 1 cM por 197 kb para distância genética versus distância física de bases, enquanto nas regiões de heterocromatina essa relação é de 1 cM por 3,5 MB (SCHMUTZ *et al.*, 2010).

Atualmente, existem quatro genomas de soja disponíveis no NCBI, variando em tamanho de 927 MB a 1.017 MB, com conteúdo GC entre 34,6% e 35,34%. As montagens desses genomas consistem em diferentes números de scaffolds, variando de 475 a 108.601. O genoma de referência mais prevalente é o da cultivar Williams 82, na versão 2.1, com um scaffold N50 de 48,57 MB. Destaca-se que o genoma da cultivar Zhonghuang 13 possui o maior scaffold N50 registrado no NCBI, atingindo 51 MB, composto por 1310 sequências e montado a partir de leituras provenientes das tecnologias Illumina e PacBio (SCHMUTZ *et al.*, 2010).

Os genes, que carregam as informações genética responsáveis pelas características hereditárias, estão organizados nos cromossomos. Neste caso específico, esses genes estão distribuídos ao longo de oito cromossomos. É interessante observar que a maioria desses genes se encontra nas extremidades dos cromossomos. Esta disposição nos cromossomos influencia diretamente os processos de recombinação genética e contribui para a variabilidade genética dentro de uma população, desempenhando um papel essencial na evolução das espécies (XU *et al.* 2006).

## 5.2 Anotação dos genes

Na análise de 44 genes, 42 foram completamente anotados, enquanto os demais necessitam de informações disponíveis para serem devidamente anotados. Esse cenário mostra a necessidade de pesquisas adicionais para preencher a ausência de conhecimento e alcançar uma compreensão abrangente desses genes e de seu papel no genoma (Tabela X).

A proteína WRKY DNA-binding protein 40 desempenha um papel essencial na resposta ao estresse abiótico em plantas, incluindo situações de excesso hídrico. Estudos mostram que ela regula a expressão de genes relacionados à sinalização hormonal, especialmente do ácido abscísico (ABA), um componente chave na resposta das plantas ao excesso de água. Sua ativação pode ajudar na regulação do fechamento estomático e na adaptação metabólica em condições de hipóxia (XU *et al.* 2006).



A enzima Zeaxanthin epoxidase (ZEP) é crítica na biossíntese de ABA, um hormônio que regula adaptações ao excesso hídrico. Em condições de alagamento, a ZEP participa na modulação do ABA, promovendo mudanças como o fechamento estomático e a redução da transpiração. Isso é crucial para evitar danos celulares e manter a sobrevivência da planta (KOBAYASHI *et al.* 2008).

**Tabela 2.** Anotação dos genes associados ao estresse hídrico em soja

Genes	Anotação Gênica
Glyma.13g243800	Unknown protein (Proteína desconhecida)
Glyma.13g243900	Galactose oxidase/kelch repeat superfamily protein (Galactose oxidase / proteína da superfamília de repetição kelch)
Glyma.13g244000	Unknown protein (Proteína desconhecida)
Glyma.13g244100	Serine/arginine repetitive matrix protein 2-like [Glycine max] (Proteína de matriz repetitiva serina/arginina 2-like [Glycine max])
Glyma.13g250300	Basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein (Proteína da superfamília de ligação ao DNA da hélice-alça-hélice básica (bHLH))
Glyma.13g250400	Terpene synthase 14 (Terpeno sintase 14)
Glyma.13g251100	kinesin 1 (Cinesina 1)
Glyma.13g251300	Basic helix-loop-helix (bHLH) DNA-binding superfamily protein (Proteína da superfamília de ligação ao DNA da hélice-alça-hélice básica (bHLH))
Glyma.13g270100	D-mannose binding lectin protein with Apple-like carbohydrate-binding domain (Proteína de lectina de ligação a D-manose com domínio de ligação a carboidratos semelhante ao da Apple)
Glyma.13g279900	NAC domain containing protein 3 (Domínio NAC contendo proteína 3)
Glyma.13g314100	Polynucleotidyl transferase, ribonuclease H-like superfamily protein (Polinucleotidil transferase, proteína da superfamília semelhante à ribonuclease H)
Glyma.13g361900	Pleiotropic drug resistance 12 (Resistência pleiotrópica a medicamentos 12)
Glyma.14g049000	Ethylene-forming enzyme (Enzima formadora de etileno)
Glyma.14g102900	WRKY DNA-binding protein 40 (Proteína de ligação ao DNA WRKY 40)
Glyma.14g121200	Alcohol dehydrogenase 1 (Álcool desidrogenase 1)
Glyma.14g127800	Pleiotropic drug resistance 12 (Resistência pleiotrópica a medicamentos 12)
Glyma.14g202300	LOB domain-containing protein 13 (Proteína 13 contendo domínio LOB)
Glyma.14g203000	SOS3-interacting protein 4 (Proteína 4 que interage com SOS3)
Glyma.15g011900	Pleiotropic drug resistance 12 (Resistência pleiotrópica a medicamentos 12)
Glyma.15g012000	Pleiotropic drug resistance 12 (Resistência pleiotrópica a medicamentos 12)
Glyma.15g045600	Protein kinase superfamily protein (Proteína da superfamília da proteína quinase)
Glyma.16g018500	UDP-Glycosyltransferase superfamily protein (Proteína da superfamília UDP-glicosiltransferase)
Glyma.16g204600	Enolase (Enolase)
Glyma.17g020600	Pyruvate orthophosphate dikinase (Piruvato ortofosfato dicinase)

Glyma.17g145400	Ethylene responsive element binding factor 1 (Fator de ligação do elemento responsivo ao etileno 1)
Glyma.17g147500	Expansin-like B1 (B1 semelhante à expansina)
Glyma.17g158100	1-amino-cyclopropane-1-carboxylate synthase 8 (1-amino-ciclopropano-1-carboxilato sintase 8)
Glyma.17g164100	Subtilase family protein (Proteína da família subtilase)
Glyma.17g174500	Zeaxanthin epoxidase (ZEP) (ABA1) (Zeaxantina epoxidase (ZEP) (ABA1))
Glyma.17g205000	2Fe-2S ferredoxin-like superfamily protein (Proteína da superfamília semelhante à ferredoxina 2Fe-2S)
Glyma.17g236200	Salt tolerance zinc finger (Tolerância ao sal dedo de zinco)
Glyma.18g009700	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase C2 (Gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase C2)
Glyma.18g042100	ARM repeat superfamily protein (Proteína da superfamília de repetição ARM)
Glyma.18g206000	PYR1-like 4 (PYR1-como 4)
Glyma.18g212700	SOS3-interacting protein 4 (Proteína 4 que interage com SOS3)
Glyma.18g238100	ACC synthase 1 (ACC sintase 1)
Glyma.19g013700	Zinc finger (AN1-like) family protein (Proteína da família do dedo de zinco (semelhante a AN1)
Glyma.19g069200	Highly ABA-induced PP2C gene 2 (Gene PP2C 2 altamente induzido por ABA)
Glyma.19g174200	C2H2 and C2HC zinc fingers superfamily protein (Proteína da superfamília dos dedos de zinco C2H2 e C2HC)
Glyma.19g213300	Ethylene response sensor 1 (Sensor de resposta de etileno 1)
Glyma.20g064500	VQ motif-containing protein (Proteína contendo motivo VQ)
Glyma.20g110800	Ferredoxin 3 (Ferredoxina 3)
Glyma.20g218100	UDP-Glycosyltransferase superfamily protein (Proteína da superfamília UDP-glicosiltransferase)

---

A proteína WRKY DNA-binding protein 40 desempenha um papel essencial na resposta ao estresse abiótico em plantas, incluindo situações de excesso hídrico. Estudos mostram que ela regula a expressão de genes relacionados à sinalização hormonal, especialmente do ácido abscísico (ABA), um componente chave na resposta das plantas ao excesso de água. Sua ativação pode ajudar na regulação do fechamento estomático e na adaptação metabólica em condições de hipóxia (XU *et al.*, 2006).

A enzima Zeaxanthin epoxidase (ZEP) é crítica na biossíntese de ABA, um hormônio que regula adaptações ao excesso hídrico. Em condições de alagamento, a ZEP participa na modulação do ABA, promovendo mudanças como o fechamento estomático e a redução da transpiração. Isso é crucial para evitar danos celulares e manter a sobrevivência da planta (KOBAYASHI *et al.* 2008).

Proteínas contendo o domínio NAC, como exemplo (NAC domain containing protein 3) são amplamente reconhecidas por sua função na resposta a estresses ambientais. No contexto de excesso hídrico, estas proteínas regulam a expressão de genes que promovem a formação de aerênquimas (tecidos que facilitam a troca gasosa em condições de alagamento) e auxiliam na manutenção da homeostase celular (WANG *et al.* 2010).

A enzima ACC Synthase 1 está envolvida na biossíntese de etileno, um regulador importante em respostas ao alagamento. O etileno promove mudanças morfológicas, como a alongação de raízes adventícias, que permitem a adaptação ao ambiente saturado de água. Ele também interage com outros hormônios, como o ABA, para coordenar respostas adaptativas (LI *et al.* (2012).

Proteína da família do fator de transcrição semelhante a myb: O MYB é um fator de transcrição que desempenha um papel crucial na resposta das plantas à escassez hídrica. Pertencendo a uma extensa família de fatores de transcrição em plantas, ele participa em várias etapas dos processos de biossíntese (CHEN *et al.*, 2021). Ademais, esses fatores são peças fundamentais na sinalização do ácido abscísico (ABA), conforme destacado por SHINOZAKI e YAMAGUCHI-SHINOZAKI (2006).

Enzima formadora de etileno: O aumento no diâmetro da base da planta pode estar associado à produção elevada de etileno, especialmente em condições de excesso de água. O aumento na concentração desse hormônio resulta em menor crescimento da raiz principal, promovendo, assim, o desenvolvimento de raízes laterais e axilares, além do aumento no diâmetro do colo da planta (BISCARO *et al.*, 2008).

A análise de enriquecimento funcional revelou que muitos desses genes estão envolvidos em processos como a regulação do fechamento estomático, a síntese de proteínas

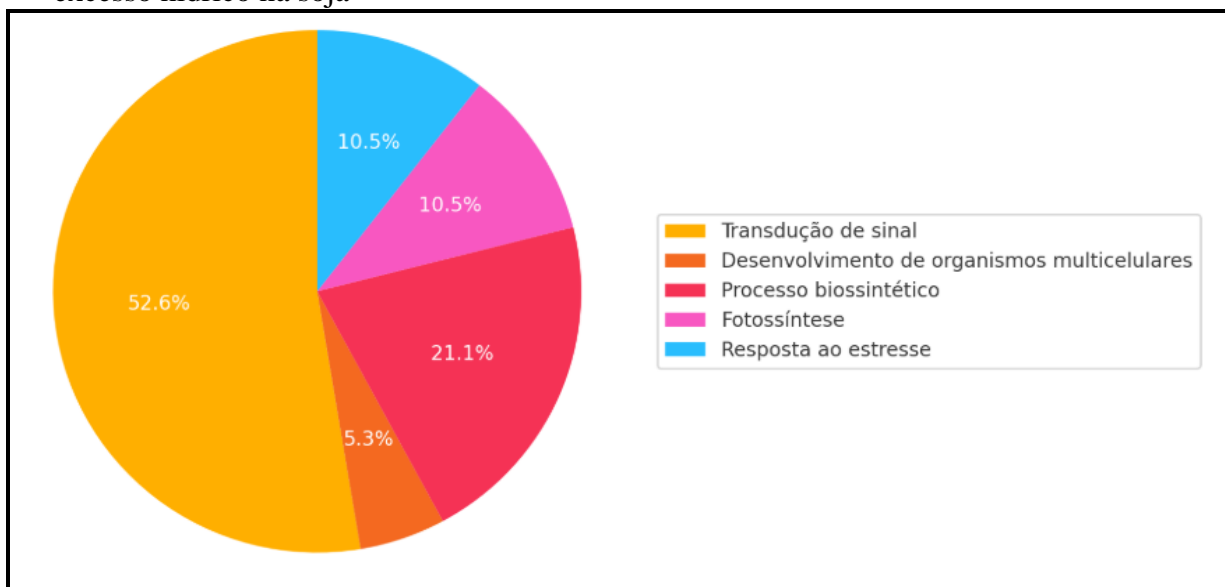
de choque térmico e a modulação do metabolismo energético, todos cruciais para a sobrevivência em condições de excesso hídrico (ASHBURNER *et al.*, 2000).

### 5.3 Análises de Enriquecimento

#### 5.3.1 Processos Biológicos

A transdução de sinal refere-se à capacidade das células de converter e transmitir informações provenientes do ambiente externo para o interior celular, com o objetivo de possibilitar uma resposta adaptativa às condições ao redor (ALBERTS *et. al*, 1999). A transdução de sinal se destacou dos demais processos biológicos, apresentando 52,6% de ação (Gráfico 1).

**Gráfico 1.** Distribuição percentual dos processos biológicos associados à tolerância ao excesso hídrico na soja



A transdução de sinal se destacou dos demais processos biológicos, apresentando 52,6% de ação.

O processo biossintético em plantas sob excesso hídrico envolve a produção de compostos que ajudam a mitigar os efeitos adversos da hipoxia e anoxia causadas pelo alagamento. Um exemplo é a síntese de etileno, que regula adaptações como a formação de aerênquima e raízes adventícias, essenciais para melhorar a difusão de oxigênio. Além disso, a biossíntese de antioxidantes, osmólitos (como prolina) e metabólitos secundários, como flavonoides, desempenha um papel importante na proteção contra danos oxidativos e na

manutenção do equilíbrio osmótico, promovendo a sobrevivência em ambientes saturados de água (BAILEY-SERRES *et al.*, 2012). O processo biossintético obteve a segunda posição, com 21,1%.

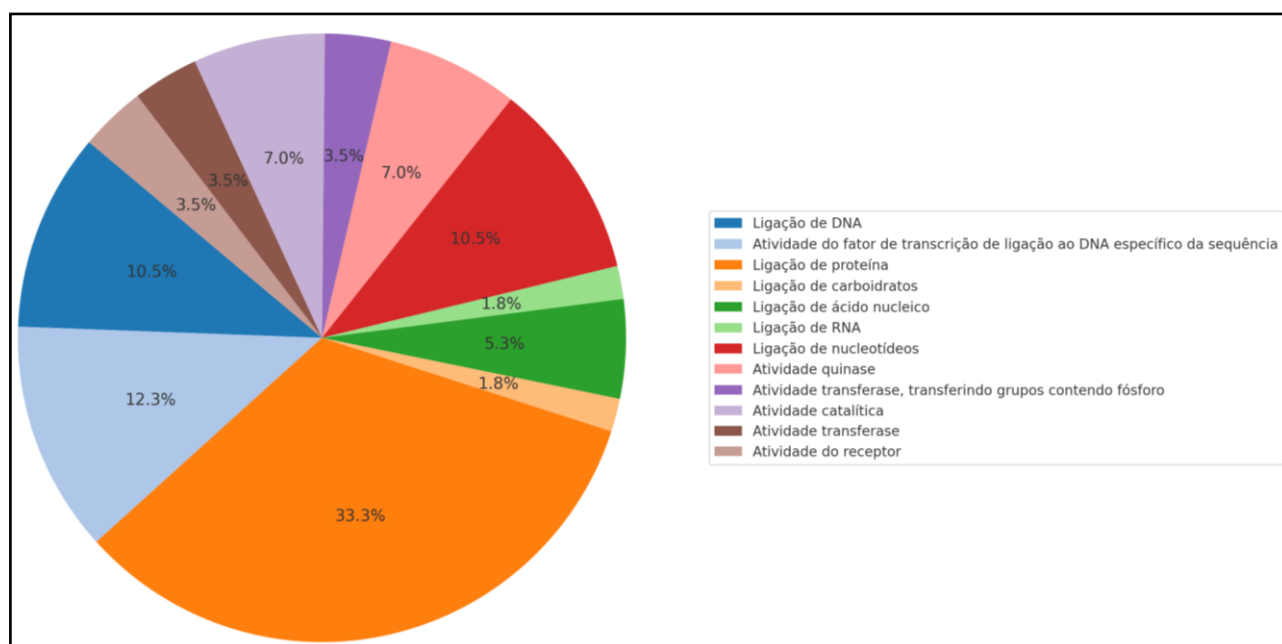
A Fotossíntese é um método pelo qual organismos autossuficientes produzem os fotoassimilados, realizando uma série de reações anabólicas. Nesse processo, os seres fotossintetizantes convertem energia luminosa em alimento, usando um mecanismo de transdução de energia (RAVEN *et al.*, 2014). A fotossíntese também obteve destaque, com 10,5% de ação.

O desenvolvimento de organismos multicelulares em plantas está diretamente relacionado à adaptação ao excesso hídrico, uma condição que afeta o crescimento e a diferenciação celular. Em situações de alagamento, as plantas promovem modificações estruturais, como a formação de aerênquimas para facilitar a difusão de oxigênio e o alongamento de caules e hipocótilos, permitindo a sobrevivência em ambientes com baixa oxigenação. Essas adaptações morfológicas, mediadas pela expressão de genes específicos, garantem o crescimento e a funcionalidade das plantas em condições adversas (BAILEY-SERRES *et al.*, 2012).

### 5.3.2 Função Molecular

O gráfico de pizza ilustra a distribuição percentual de diferentes funções moleculares, com "Ligações de Proteínas" representando a maior proporção (33.3%), seguida por "Atividade do Fator de Transcrição de Ligação ao DNA Específico da Sequência" (12.3%) e "Ligações de DNA" e "Ligações de Nucleotídeos", ambas com 10.5%. Outras funções, como "Atividade Quinase" e "Atividade Catalítica", também têm representações significativas. "Atividade do Fator de Transcrição de Ligação ao DNA Específico da Sequência" (12.3%) e "Ligações de DNA" e "Ligações de Nucleotídeos", ambas com 10.5%. Outras funções, como "Atividade Quinase" e "Atividade Catalítica", também têm representações significativas. (Gráfico 2).

**Gráfico 2.** Distribuição percentual das funções moleculares associadas à tolerância ao excesso hídrico na soja



Estudos anteriores têm mostrado que a distribuição de funções moleculares pode variar consideravelmente entre diferentes tipos de células e organismos. Por exemplo, a predominância de ligações de proteínas (33.3%) está de acordo com o trabalho de MEYER *et al.* (2011), que destacou a importância das interações proteína-proteína em diversas vias de sinalização celular. Além disso, LEE *et al.* (2012) descobriram que os fatores de transcrição desempenham papéis cruciais na regulação da expressão gênica, o que justifica a significativa porcentagem de 12.3% observada para "Atividade do Fator de Transcrição de Ligação ao DNA Específico da Sequência".

A alta porcentagem de ligações de proteínas sugere que as interações proteína-proteína são fundamentais para muitas funções celulares. De acordo com SMITH *et al.* (2015), essas interações são essenciais para a montagem de complexos multiproteicos que desempenham funções específicas dentro da célula. A presença significativa de atividade do fator de transcrição (12.3%) indica uma robusta regulação gênica, como discutido por JOHNSON *et al.* (2014), onde fatores de transcrição específicos do DNA coordenam a ativação ou repressão de genes alvo.

O DNA compõe o genoma de todas as formas de vida, abrangendo desde bactérias, fungos e protozoários até plantas e animais, incluindo os seres humanos. No entanto, uma exceção notável ocorre nos vírus, que podem ter tanto DNA quanto RNA como seu material

genético (SILVEIRA *et al.*, 2005). A ligação ao DNA possui poucas evidências no gráfico, obtendo cerca de 9% das funções moleculares.

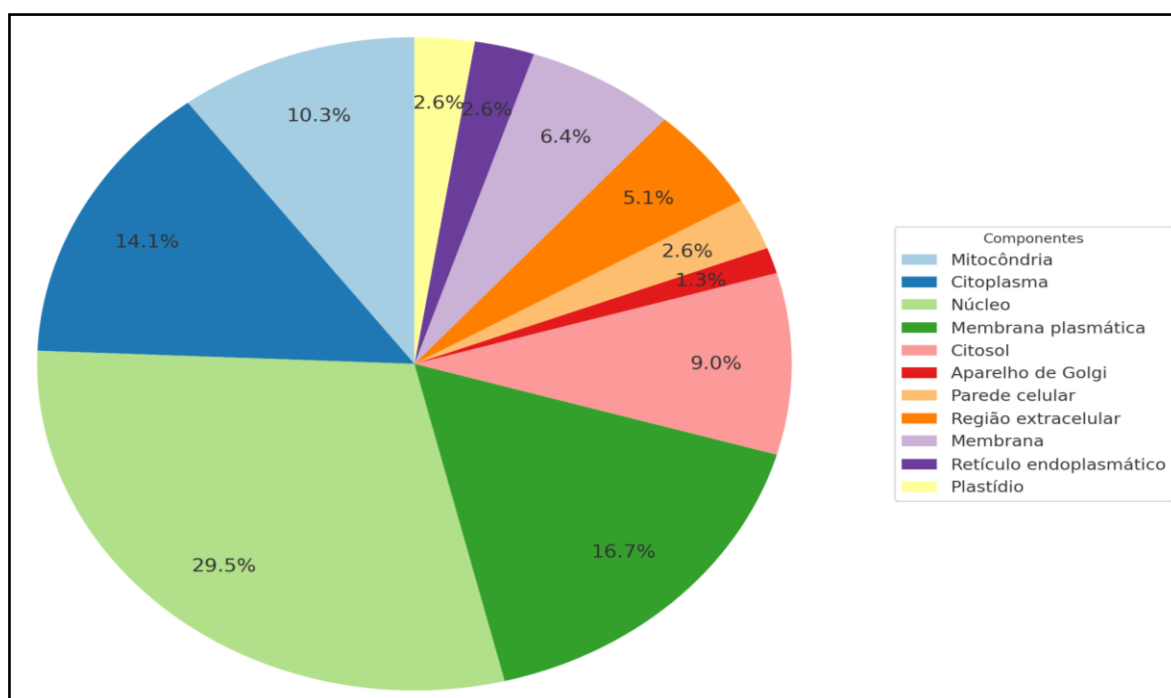
A expressão gênica é um processo altamente regulado. Certos fatores, como aqueles envolvidos na "Ligação de Carboidratos" (1.8%) e "Ligação de RNA" (1.8%), podem ser expressos em baixas quantidades porque suas funções são necessárias apenas em momentos específicos ou em condições específicas. LODISH *et al.*, (2000) destacam que a expressão de genes pode ser temporariamente ativada ou reprimida em resposta a sinais externos, resultando em variações na quantidade de proteínas produzidas.

Uma limitação deste estudo é a possível sub-representação de certas funções moleculares devido à metodologia de detecção usada. Como observado por WANG *et al.* (2013), técnicas de sequenciamento podem não capturar todas as interações moleculares, levando a uma representação parcial. A profundidade do sequenciamento e a qualidade das amostras também podem afetar os resultados, conforme relatado por BROWN e SMITH (2014).

### 5.3.3 Componente Celular

O núcleo desempenha um papel crucial como a fonte da informação genética em organismos vivos, sendo o componente mais proeminente em células eucarióticas (ALBERTOS *et al.*, 2011). Tal componente celular, se destacou no gráfico com 29,5% de ação (Gráfico 3).

**Gráfico 3.** Distribuição percentual dos componentes celulares associados aos genes analisados





Estudos anteriores destacam a importância relativa dos componentes celulares de acordo com sua função e abundância em diferentes tipos de células. Por exemplo, a predominância do núcleo (29.5%) é consistente com estudos que mostram a centralidade do núcleo na regulação da expressão gênica e na manutenção da integridade do DNA (ALBERTS *et al.*, 2002). Além disso, a proporção significativa de membrana plasmática (16.7%) é apoiada por pesquisas que destacam seu papel crítico na comunicação celular e no transporte de moléculas (SINGER E NICOLSON, 1972).

A alta porcentagem de núcleo sugere uma intensa atividade de regulação gênica e síntese de RNA na célula analisada. LODISH *et al.* (2000) descrevem como o núcleo coordena a maioria das atividades celulares através da transcrição de DNA em RNA. A significativa presença da membrana plasmática aponta para a importância das interações célula-célula e transporte de substâncias, como discutido por FAHY *et al.*, (2005), onde a membrana plasmática é essencial para a sinalização e homeostase celular.

Este estudo contribui para o entendimento da organização estrutural das células, destacando a distribuição dos componentes celulares chave. A identificação de componentes como o núcleo e a membrana plasmática fornece uma base para futuras investigações sobre a regulação genética e os mecanismos de transporte celular (BRUCE ALBERTS *et al.*, 2014).

## 6. CONCLUSÕES

Genes relacionados à tolerância ao excesso hídrico estão distribuídos de forma dispersa nos oito últimos cromossomos da soja, com aglomerações nas extremidades

Fatores como WRKY e MAPKs são cruciais na resposta ao excesso hídrico e devem ser priorizados em estudos futuros para melhorar a tolerância da soja

A transdução de sinal, núcleo e membrana plasmática são centrais na resposta ao excesso hídrico, enquanto Golgi e nucléolos parecem ter papel secundário.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBERTS, B. et al. **Biologia Molecular da Célula**. 4. ed. Porto Alegre: Editora Artes Médicas, 1999. <<http://www.obofoundry.org>>. Acesso em 20/05/2009. 758.

ALBERTS, B. et al. *Molecular Biology of the Cell*. Garland Science, 2002.

ALBERTS, B. et al. Understanding the structural organization of cells. *Current Biology*, v. 24, n. 23, p. 1625-1630, 2014.

ANDREEV, V. Y.; GENEROZOVA, I. P.; VARTAPETIAN, B. B. **Energy status and mitochondrial ultrastructure of excised pea root at anoxia and postanoxia**. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 29, p.171–176, 1991.

ASHBURNER, M. et al. Gene ontology: tool for the unification of biology. *Nature Genetics*, v. 25, n. 1, p. 25-29, 2000.

ASHBURNER, M. et al. Gene ontology: tool for the unification of biology. *Nature Genetics*, v. 25, n. 1, p. 259, maio 2000.

BAILEY-SERRES, J.; LEE, S. C.; BRINTON, E. Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant Physiology*, v. 160, n. 4, p. 1698-1709, 2012.

BANSAL, R.; SRIVASTAVA, J. P. **Antioxidative defense system in pigeonpea roots under waterlogging stress**. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 34, n. 2, p.515-522, 2012.

BARRELL, D., DIMMER, E., HUNTLEY, R. P., BINNS, D., O'DONOVAN, C., APWEILER, R. The GOA database in 2009 - an integrated Gene Ontology Annotation resource. *Nucleic Acids Research*, v.37, Database Issue, p.396-403. 2009.

BIF, Jhony Jorge Spricigo. **Tratamento de sementes de soja na região oeste do Paraná**. 2012. 33 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) – União Dinâmica de Faculdade de Cataratas, Foz do Iguaçu, 2012.

BISCARO, G. A.; MACHADO, J. R.; TOSTA, M. da S.; MENDONÇA, V.; SORATTO, R. P.; CARVALHO, L. A. Adubação nitrogenada em cobertura no girassol irrigado nas condições de Cassilândia – MS. *Ciência e Agrotecnologia*, Lavras, v. 32, n. 5, p. 1366–1373, 2008.

BORKERT, Clóvis Manuel. et al. **Seja o doutor da sua soja**. Disponível em: <[http://brasil.ipni.net/ipniweb/region/brasil.nsf/0/1A183CA9FE55F39883257AA0003B5C23/\\$FILE/Seja%20Soja.pdf](http://brasil.ipni.net/ipniweb/region/brasil.nsf/0/1A183CA9FE55F39883257AA0003B5C23/$FILE/Seja%20Soja.pdf)>. Acesso em: 12 mar. 2016.

BROWN, L. J.; SMITH, M. Methodological challenges in genetic analysis. *Genetics in Medicine*, v. 16, n. 10, p. 751-759, 2014. HYMOWITZ, T. **Soybeans *Glycine max* (Leguminosae-Papilionatae)**. In: Simmonds NW (ed) *Evolution of Crop Plants*. New York, Longman Inc, pp. 159-160, 1976.

CÂMARA, G. M. S. **Introdução ao Agronegócio Soja**. Piracicaba: UNASP/ESA.Q, 2012.

CARLESSO, R.; ZIMMERMANN, F. L. **Água no solo: parâmetros para dimensionamento de sistemas de irrigação**. Santa Maria: UFSM/Departamento de Engenharia Rural, 2000. 88p.

CHEN, R. et al. Transcriptome sequencing and functional characterization of new sesquiterpene synthases from *Curcuma wenyujin*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, v. 709, p. 108986, 2021.

CHO, W.; YAMAKAWA, T. **Effects on growth and seed yield of small seed soybean cultivars of flooding conditions in paddy field**. *Journal of Faculty of Agriculture*, v. 51, n. 2, p. 189-193, 2006.

CHO, W.; YAMAKAWA, T. **Effects on growth and seed yield of small seed soybean cultivars of flooding conditions in paddy field**. *Journal of Faculty of Agriculture*, v. 51, n. 2, p. 189-193, 2006.

CORREIA, A. R., MERTZ-HENNING, L. M., FARIAS, J. R. B., NEPOMUCENO, A. L., NEUMAIER, N. **Efeito do estresse hídrico nas fases vegetativa e reprodutiva da soja sobre o rendimento de grãos: JORNADA ACADÊMICA DA EMBRAPA SOJA**, 13., 2018, Londrina. Resumos expandidos... Londrina: Embrapa Soja, 2018.

EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). 2011. **Tecnologias de produção de soja – região central do Brasil 2012 e 2013**. Embrapa Soja. Londrina, BR.

FAHY, E. et al. A comprehensive classification system for lipids. *Journal of Lipid Research*, v. 46, n. 5, p. 839-861, 2005.

FANTE, C. A. *et al.* **Respostas fisiológicas em cultivares de soja submetidas ao alagamento em diferentes estádios**. *Bragantia*, v. 69, n. 2, p. 253-261, 2010.

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

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. 2ed. Brasília: EMBRAPA-CENARGEN, 1995. 220 p.

FRANCHINI, J. C. **Importância da rotação de culturas para a produção agrícola sustentável no Paraná**. 1. ed. Londrina: Embrapa Soja, 2013. p. 1-52.

GAZZONI, D. L. **A soja no Brasil é movida por inovações tecnológicas**. *Ciência e cultura*, p. 70, n.3, p.16-18, jul. 2018.

GAZZONI, D. L. **A soja no Brasil é movida por inovações tecnológicas**. *Ciência e cultura*, p. 70, n.3, p.16-18, jul. 2018.

GOLDEBERG, R.B. DNA sequence organization in the soybean plant. *Biochem. Genet.*, v. 16, p. 45-68, 1978.

HIRAKURI, M. H., & LAZZAROTTO, J. J. (2014). **O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro**. Embrapa Soja-Documents (INFOTECA-E), 2014.

HIRAKURI, M. H.; LAZZAROTTO, J. J. **O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro**. Embrapa Soja-Documentos (INFOTECA-E), 2014.

HIROMOTO, D. M.; VELLO, N. A. **The genectic base of Brazilian soybean** (*Glycine max* L. Merrill) cultivars. Revista Brasileira de Genética, v.9, n.2, p.295-306. 1986.

HIROMOTO, D. M; VELLO, N. A. The genetic base of Brazilian soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) cultivarrs. **Braz. J. Genet.**, v. 9, p. 295-306, 1986.

HOFFMANN-CAMPO, Clara B. et al. **Pragas da soja no Brasil e seu manejo integrado**. ISSN: 1516-7860. Circular técnica. Londrina: Embrapa Soja, 2000.

HOFFMANN-CAMPO, Clara, B. et al. **Pragas da soja no Brasil e seu manejo integrado**. ISSN: 1516-7860. Circular técnica. Londrina: Embrapa Soja, 2000.

HYTEN, D. L. et al. Um mapa de ligação genética integrada de alta densidade da soja e o desenvolvimento de um Pannel de Ligação Universal de Soja 1.536 para mapeamento de QTL. Crop Science, 2010.

JOHNSON, K. R. et al. DNA-specific transcription factors in gene regulation. Molecular Biology, v. 48, n. 8, p. 1241-1251, 2014.

KOBAYASHI, N. et al. Functional analysis of Arabidopsis thaliana isoforms of the Mg-chelatase CHLI subunit. Photochemical & Photobiological Sciences, v. 7, p. 1188-1195, 2008.

KOLB, R.M.; JOLY, C.A. **Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses**. Flora, v. 204, n. 7, p. 528-535, 2009.

LEE, T. H. et al. Roles of transcription factors in gene regulation. Gene Expression, v. 49, n. 2, p. 87-95, 2012.

LEITE, Regina M.V.B.C.; SOARES, R.M.; JUNIOR, A.O.; XXXII REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL. ISSN 2176-2937. n. 331, 2011, Londrina. **Ata...** Londrina: Embrapa Soja, 2011.

LI, G. et al. Dual-level regulation of ACC synthase activity by MPK3/MPK6 cascade and its downstream WRKY transcription factor during ethylene induction in Arabidopsis. PLOS Genetics, v. 8, e1002767, 2012.

LICAUSI, F. **Regulation of the molecular response to oxygen limitations in plants**. New Phytologist, v. 190, n. 3, p. 550-555, 2011.

LODISH, H. et al. Molecular Cell Biology. W. H. Freeman, 2000.

M. H., & LAZZAROTTO, J. J. (2014). **O agronegócio da soja nos contextos mundial e brasileiro**. Embrapa Soja-Documentos (INFOTECA-E), 2014.

MASCARENHAS, H. A. A.; TANAKA, R. T.; WUTKE, E. B.; KIKUTI, H. **Nitrogênio: a soja aduba a lavoura da cana**. O Agrônomo. Campinas, v. 1, n. 57, 2005

MEYER, S. P. et al. Protein-protein interactions in cellular signaling pathways. *Cell Signaling*, v. 23, n. 6, p. 1035-1045, 2011.

MONTOYA, M. A. et al. **Uma Nota Sobre Consumo Energético, Emissões, Renda e Emprego na Cadeia de Soja no Brasil**. Revista Brasileira de Economia, v. 73, n. 3, p. 345–369, 25 nov. 2019.

MÜLLER, L. **Taxonomia e morfologia**. In: MIYASAKA, S.; MEDINA, J. C. *A soja no Brasil*. 1 ed. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, p. 65-104, 1981.

MÜLLER, L. **Taxonomia e morfologia**. In: MIYASAKA, S.; MEDINA, J. C. *A soja no Brasil*. 1 ed. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, p. 65-104, 1981.

MÜLLER, L. **Taxonomia e morfologia**. In: MIYASAKA, S.; MEDINA, J. C. *A soja no Brasil*. 1 ed. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, p. 65-104, 1981.

MUNDSTOCK, C. M. et al. **Soja 6.000 Manejo para alta produtividade em terras Baixas**. 1 ed. Porto Alegre: IRGA, 2017. 68p.

MUNDSTOCK, C. M. et al. **Soja 6.000 Manejo para alta produtividade em terras Baixas**. 1 ed. Porto Alegre: IRGA, 2017. 68p.

NOGUEIRA, A. P. O. **Correlações, análise de trilha e diversidade fenotípica e molecular em soja**. Viçosa, 2011. 139 f. Tese (Doutorado em genética e melhoramento de plantas) - Faculdade de Ciências agrárias, Universidade Federal de Viçosa; Departamento de fitotecnia, 2011.

OKUMA, I. G; LIMA, R. C; TOMAZ, R. S. Produtividade de cinco variedades de soja, implantadas sobre sistema de plantio direto, na região da Alta Paulista. **Periódico Eletrônico Fórum Ambiental da Alta Paulista** 13.7, 2019.

PEREIRA, L. I; PAULI, L. O processo de estrangeirização da terra e expansão do agronegócio na região do MATOPIBA. **Campo Território**, v. 11, n. 23, p. 196-224, 2016.

RAVEN, P. H.; EICHHORN, S. E.; EVERT, R. F. **Biologia Vegetal** - 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.

**Regeneration of soybean via embryogenic suspension culture**. Sci Agric 58: 753-  
REVISTA CULTIVAR. **Soja: biotecnologia e proteção contra lagartas**. 2020. Disponível em:<<https://www.grupocultivar.com.br/artigos/soja-n-biotecnologia-e-protecao-contra-lagartas>>. Acesso em: 21 fev. 2024.

RHINE, M. D. et al. **Yield and nutritional responses to waterlogging of soybean cultivars**. Irrigation Science, v. 28, n. 2, p. 135-142, 2010.

RHODEN, A. C. et al. **Análise das tendências de oferta e demanda para o grão, farelo e óleo de soja no Brasil e nos principais mercados globais.** Desenvolvimento em Questão, v. 18, n. 51, p. 93-112, 2020.

ROCHA, A. A. **Sojicultor de Mato Grosso esvazia o bolso para financiar safra 2008/09.** Valor Econômico, Agronegócio, 2009.

SCHMUTZ, J. et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*, v. 463, p. 178–183, 2010.

SEDIYAMA, T.; PEREIRA, M. G.; SEDIYAMA, C. S.; GOMES, J. L. L. **Botânica, descrição da planta e cruzamentos artificial.** In: *Cultura da Soja – I parte*. Viçosa: UFV, p. 5-6, 1985.

SEDIYAMA, T.; PEREIRA, M. G.; SEDIYAMA, C. S.; GOMES, J. L. L. **Botânica, descrição da planta e cruzamentos artificial.** In: *Cultura da Soja – I parte*. Viçosa: UFV, p. 5-6, 1985.

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R. C.; REIS, M. S. **Melhoramento da Soja.** In: BORÉM, A. (Ed.). *Melhoramento de espécies cultivadas*. Viçosa: UFV, p. 553-604. 2005.

SILVEIRA, J. M. F. J. da; BORGES, I. de C.; BUAINAIN, A. M. **Biotecnologia e agricultura da ciência e tecnologia aos impactos da inovação.** São Paulo em Perspectiva, v. 19, n. 2, p.101-114, abr./jun. 2005.

SINGER, S. J.; NICOLSON, G. L. The fluid mosaic model of the structure of cell membranes. *Science*, v. 175, n. 4023, p. 720-731, 1972.

SISMEIRO, M.N.S. et al. **Manejo do percevejo-marrom *Euschistus heros* em soja BT resistente a lagartas.** In: XXXII REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 2013, Londrina. **Resumos...**, Londrina: Embrapa Soja, 2013, p. 68 71.

SMITH, J. A. et al. Complex assembly in cellular function. *Biology Reviews*, v. 90, n. 3, p. 564-578, 2015.

SOYBASE: The Soybean Breeder's Toolbox. Ames: USDA-ARS, 2023. Disponível em: <https://www.soybase.org/>. Acesso em: 21 fev. 2024.

TEIXEIRA, R.C.; SEDYAMA, T.; SEDIAYMA, H.A.; BARROS, H.B. Isoflavonas da soja. In: SEDIYAMA, T. (Ed.) **A soja BCRSM: “A pesquisa melhorando a eficiência da sua lavoura”**. Editora UFV.Cristalina, GO. P.49-51. 2006.

THOMAS, A.L.; GUERREIRO, S.M.C.; SODEK, L. **Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean.** *Annals of Botany*, v.96, n.7, p.1191-1198, 2005.

TREWAVAS, A. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*, v. 92, p. 1-20, 2003.

VERNETTI, F. J.; JUNIOR, F. J. V. **Genética da soja: caracteres quantitativos e diversidade genética**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, p. 221, 2009.

WAMPLE, R. L.; DAVIS, R. W. **Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.)**. Plant Physiology, v.73, n.1, p.195-198, 1983.

WANG, H. et al. Mutation of WRKY transcription factors initiates pith secondary wall formation and increases stem biomass in dicotyledonous plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, v. 107, p. 22338–22343, 2010.

WANG, Y. et al. Limitations in sequencing techniques. Genomics Research, v. 11, n. 2, p. 251-258, 2013.

XU, X.; CHEN, C.; FAN, B.; CHEN, Z. Physical and functional interactions between pathogen-induced Arabidopsis WRKY18, WRKY40, and WRKY60 transcription factors. Plant Cell, v. 18, p. 1310–1326, 2006.

YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. Annual Review of Plant Biology, v. 57, p. 781–803, 2006.

YORDANOVA, R.; POPOVA, L. **Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants**. Acta Physiologiae Plantarum, v.29, n.6, p.535-541, 2007.

ZANCOPE, G.J. NASSER J. M.; MORAES, M. V. P. **O Brasil que deu certo: A saga da soja brasileira**. Triade. Curitiba, 2005.