UNIVERSIDADE FEDERAL DO PIAUÍ
CAMPUS MINISTRO PETRÔNIO PORTELLA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
MESTRADO EM AGRONOMIA

MARCOS VINÍCIUS CARVALHO DE CASTRO

CARACTERIZAÇÃO DOS MECANISMOS DE TOLERÂNCIA ÀS ALTAS TEMPERATURAS EM FEIJÃO-FAVA.

Teresina – PI
2026

MARCOS VINÍCIUS CARVALHO DE CASTRO

CARACTERIZAÇÃO DOS MECANISMOS DE TOLERÂNCIA ÀS ALTAS TEMPERATURAS EM FEIJÃO-FAVA.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia - PPGA, do Campus Ministro Petrônio Portella - CMPP, Centro de Ciências Agrárias - CCA, da Universidade Federal do Piauí - UFPI, na área de concentração Genética e Melhoramento, como requisito para obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento/Agronomia.

Orientador(a): Profa. Dra. Verônica Brito da Silva
Coorientador(a): Prof. Dr. Rafael de Souza Miranda

Teresina – PI

2026

FICHA CATALOGRÁFICA
Universidade Federal do Piauí
Biblioteca Setorial CCA
Serviço de Representação Temática da Informação

C355c Castro, Marcos Vinícius Carvalho de.
Caracterização dos mecanismos de tolerância às altas temperaturas em feijão-fava. / Marcos Vinícius Carvalho de Castro. -- 2026.
108 f.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Piauí, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2026.
"Orientadora: Profa. Dra. Verônica Brito da Silva."

1. *Phaseolus lunatus*. 2. Termotolerância. 3. Fotoassimilados. I. Silva, Verônica Brito da. II. Título.

CDD 635.651

Bibliotecário: Rafael Gomes de Sousa - CRB3/1163

MARCOS VINÍCIUS CARVALHO DE CASTRO

CARACTERIZAÇÃO DOS MECANISMOS DE TOLERÂNCIA ÀS ALTAS TEMPERATURAS EM FEIJÃO-FAVA

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Piauí, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Mestre em Genética e Melhoramento.

APROVADA em 24 de julho de 2026

Comissão Julgadora:

gov.br Documento assinado digitalmente
RAFAEL DE SOUZA MIRANDA
Data: 27/07/2026 09:25:09-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

_____
Prof. Dr. Rafael de Souza Miranda - UFPI

gov.br Documento assinado digitalmente
CARLOS HUMBERTO AIRES MATOS FILHO
Data: 25/07/2026 18:03:40-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

_____
Prof. Dr. Carlos Humberto Aires Matos Filho – UFPI

gov.br Documento assinado digitalmente
MARCONES FERREIRA COSTA
Data: 25/07/2026 09:21:32-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

_____
Prof. Dr. Marcones Ferreira Costa – UFPI

gov.br Documento assinado digitalmente
VERONICA BRITO DA SILVA
Data: 27/07/2026 12:08:45-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

_____
Profa. Dra. Verônica Brito da Silva - UFPI
(Orientadora)

TERESINA-PI
2026

AGRADECIMENTOS

A Deus que me guiou, me protegeu e me deu forças para concluir esta etapa da minha vida.

Agradeço a todos os professores que ministraram aulas para a turma de pós-graduação em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Piauí – Campus Ministro Petrônio Portela, possibilitando a formação, oportunizando a realização do mestrado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do estado do Piauí (FAPEPI) pela bolsa concedida.

A minha orientadora, Dra. Verônica Brito da Silva, por toda paciência, atenção, disponibilidade, ajuda, pelos ensinamentos durante essa etapa. Obrigado pelo incentivo e pela confiança depositada em mim.

Ao meu coorientador Dr. Rafael de Souza Miranda pelo apoio na realização do trabalho e ensinamentos. Obrigado pelo incentivo e pela confiança.

Ao Laboratório de Agrobiodiversidade, coordenado pelas professoras Dra. Regina Lucia Ferreira Gomes e Dra. Angela Celis de Almeida Lopes por ter cedido o material genético do Banco Ativo de Germoplasma de *Phaseolus* da UFPI e pelo auxílio fornecido na condução do experimento.

A Rede Interuniversitária para o Desenvolvimento do Setor Sucroenergético (RIDESA), através do Programa de Melhoramento Genético da Cana-de-Açúcar da Universidade Federal do Piauí (PMGCA-UFPI) pelo espaço e maquinário cedido.

Ao grupo de pesquisa BIOPLANT coordenado pelo Prof. Dr. Rafael de Souza Miranda pelo auxílio fornecido na condução, fornecimento de reagentes e análise dos dados obtidos no experimento, com a colaboração especial de Teonis Batista da Silva, Renato Oliveira de Sousa, João Alves Carvalho e Karolayne Ribeiro Caetano.

Laboratório de citogenética coordenado pelos professores: Dra. Livia do Vale Martins e Dr. Marcones Ferreira Costa pelo auxílio fornecido na condução, fornecimento de reagentes e análise dos dados obtidos no experimento.

Ao Dr. Carlos Humberto Aires Matos Filho agradeço por todos os ensinamentos e por todo suporte na análise dos dados e no apoio no manejo da cultura do feijão-fava.

A todos os trabalhadores da Universidade Federal do Piauí, em especial aos técnicos de laboratório Joelto Pires Messias, Cibele Fernandes Pereira Brito pela ajuda no manuseio dos genótipos e controle com o banco de germoplasma.

À minha mãe Conceição de Maria Santos Carvalho e ao meu pai Salvador Marques de Castro tudo que aprendi foi com eles, sempre serei imensamente grato por todos os ensinamentos, conselhos e pela forma como me educaram, pelo apoio que sempre tive durante a graduação e a pós-graduação, por sempre zelar e cuidar de mim.

Às minhas irmãs: Sabrina Carvalho de Castro e Jorgielle Alencar de Castro, por fornecerem apoio, afeto e espelho na minha jornada de vida..

Aos meus familiares e amigos, por todo o apoio durante o mestrado.

Aos amigos da Universidade Federal do Piauí: Deivison Borge da Silva Almeida, Flávio Ricardo da Costa Oliveira Santos, Guilherme Damasceno de Sousa, João Vitor Morais Sousa, João Gilberto Soares Xavier, Paulo Egdio Araújo Ferreira, João Pedro Souza Lima, Teonis Batista da Silva, Caio Petrick Monteiro da Cruz, Kaio Davi Veras Ribeiro, Maria Caroline Teixeira Alves Araujo, Laureana Luiza Oliveira da Silva, Junia Mariza Alves Araújo, Bruna dos Santos Torres, Vanessa Gomes de Moura, Kathully Karolaine Brito Torres, Josieli Lima da Silva, agradeço a cada um pela amizade, pelos momentos de descontração e por todo o apoio nesse período.

Gostaria de ratificar ainda mais os agradecimentos a meus amigos Deivison Borge da Silva Almeida e Flávio Ricardo da Costa Oliveira Santos que participaram ativamente nas etapas dos experimentos fornecendo apoio e amizade. Sem vocês seria muito difícil a realização deste trabalho.

Aos amigos da vida, agradeço pelo apoio e incentivo em muitos momentos.

A todos que de alguma maneira contribuíram nesta etapa e na execução deste trabalho.

RESUMO

O aumento das temperaturas, associado às mudanças climáticas, representa uma importante restrição à produção de feijão-fava (Phaseolus lunatus L.), particularmente em regiões quentes e semiáridas. Este estudo avaliou genótipos de feijão-fava em condições de temperatura elevada, a fim de identificar linhagens termotolerantes e compreender os mecanismos que regem a tolerância térmica na cultura com base em características vegetativas, fisiológicas, bioquímicas, reprodutivas e produtivas. Para isso, o presente trabalho se subdividiu em dois capítulos, em que no primeiro houve uma prospecção em 16 genótipos, incluíndo linhagens e variedades tradicionais com objetivo de identificar as estratégias de termotolerância da cultura do feijão-fava e selecionar acessos com comportamentos contrastantes por meio da investigação dos parâmetros de crescimento vegetativo, trocas gasosas, eficiência quântica do fotossistema II, pigmentos fotossintéticos, características agronômicas e rendimento de grãos. Estes parâmetros foram mensurados em condições de campo no primeiro semestre de 2025 para o ranqueamento de desempenho segundo o índice de seleção Mulamba e Mock (1978). Como resultado geral, houve a identificação de genótipos com desempenhos contrastantes, sendo as linhagens H25-64 e H94-31 com desempenhos fisiológicos e produtivos superiores, enquanto que as variedades tradicionais UFPI-1356 e VG5 e a linhagem H25-63 expressaram baixo rendimento e eficiência fisiológica em condições de estresse térmico. Ademais, as análises multivariadas indicaram que o enchimento dos grãos sob temperaturas elevadas encontrou-se correlacionado negativamente com a eficiência fisiológica sob condição de estresse térmico, demonstrando que o CO2 assimilado não estava sendo destinado prioritariamente ao enchimento dos grãos. No segundo capítulo, com o objetivo de avaliar a remobilização desses recursos sob estresse térmico e compreender os mecanismos de termotolerância da cultura, cinco genótipos de feijão-fava foram selecionados com base no desempenho em campo e ranqueamento no índice de seleção Mulamba e Mock, sendo eles, H25-64 e H94-31 caracterizadas como termotolerantes, H25-54, com tolerância intermediária e H25-63 e UFPI-1356, com sensibilidade térmica. Estes genótipos foram conduzidos para avaliações ao longo do seu ciclo de desenvolvimento sob dois regimes térmicos representativos, de condições naturais (44–46 °C) e de estresse severo (50–52 °C) da região semiárida do Nordeste. Ademais, foram mensurados aspectos do desenvolvimento vegetativo, dos teores de pigmentos, das trocas gasosas, parâmetros bioquímicos, com avaliação das enzimas antioxidantes, proteínas, H2O2 e malondialdeído e parâmetros reprodutivos, com a avaliação da viabilidade polínica. Os resultados corroboram com os obtidos no primeiro capítulo, demonstrando que a limitação produtiva do feijão-fava sob estresse térmico não decorre exclusivamente de danos diretos ao maquinário fotossintético, em vez disso, reside na relação entre fonte-dreno, onde a planta prioriza a sobrevivência vegetativa em detrimento da reprodução devido ao alto custo metabólico da homeostase térmica.

Palavras-chave: *Phaseolus lunatus*, Estresse térmico, Termotolerância, Fotoassimilados, Fonte-dreno.

ABSTRACT

Temperature increase associated with climate change represents a major constraint on lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) production, particularly in hot and semi-arid regions. This study evaluated lima bean genotypes under high-temperature conditions in order to identify thermotolerant lines and understand the mechanisms governing thermal tolerance in the crop based on vegetative, physiological, biochemical, reproductive, and yield-related traits. To this end, the present work was divided into two chapters. In the first chapter, a screening was carried out on 16 genotypes, including lines and landraces, aiming to identify thermotolerance strategies in lima bean and to select accessions with contrasting performance through the investigation of vegetative growth parameters, gas exchange, photosystem II quantum efficiency, photosynthetic pigments, agronomic traits, and grain yield. These parameters were measured under field conditions during the first semester of 2025 for performance ranking according to the Mulamba and Mock (1978) selection index. As an overall result, genotypes with contrasting performance were identified, with lines H25-64 and H94-31 showing superior physiological and yield performance, while the landraces UFPI-1356 and VG5 and the line H25-63 expressed low yield and physiological efficiency under heat stress conditions. Furthermore, multivariate analyses indicated that grain filling under elevated temperatures was negatively correlated with physiological efficiency under heat stress, demonstrating that assimilated CO_2 was not being primarily allocated to grain filling. In the second chapter, aiming to evaluate the remobilization of these resources under heat stress and to understand the thermotolerance mechanisms of the crop, five lima bean genotypes were selected based on field performance and ranking according to the Mulamba and Mock selection index, namely: H25-64 and H94-31, characterized as thermotolerant; H25-54, with intermediate tolerance; and H25-63 and UFPI-1356, with heat sensitivity. These genotypes were subjected to evaluations throughout their developmental cycle under two representative thermal regimes of the semi-arid Northeast region: natural conditions (44–46 °C) and severe stress (50–52 °C). In addition, measurements were taken of vegetative development, pigment contents, gas exchange, biochemical parameters, including assessment of antioxidant enzymes, proteins, H_2O_2, and malondialdehyde and reproductive parameters, with pollen viability assessment. The results corroborate those obtained in the first chapter, demonstrating that the yield limitation of lima bean under heat stress does not derive exclusively from direct damage to the photosynthetic apparatus; rather, it resides in the source-sink relationship, whereby the plant prioritizes vegetative survival over reproduction due to the high metabolic cost of thermal homeostasis.

Keywords: *Phaseolus lunatus*, Heat stress, Thermotolerance, Photoassimilates, Source-sink.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Plantio, tratos culturais e coleta de dados da avaliação dos 16 genótipos de feijão-fava sob condição de estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025. 45

Figura 2 - Representação visual das sementes de feijão-fava das variedades locais e das linhagens. Teresina-PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 46

Figura 3 - Esquematização da avaliação das trocas gasosas com analisador de gases infravermelho (IRGA) dos 16 genótipos de feijão-fava em campo. Teresina, 2025. Fonte: Miranda, 2025. 48

Figura 4 - Temperatura máxima, mínima e média mensal e horas de luz dia em Teresina-PI durante o período de fevereiro de 2025 a agosto de 2025 (Airport, 2025; ITERES26, 2025). 51

Figura 5 - Resultado da comparação do desempenho agronômico entre os genótipos avaliados em comparação com o genótipo VG5. O número dentro da caixa e as diferentes intensidades de vermelho e verde expressam a magnitude da alteração em termos de aumento/diminuição em relação à referência, para valores absolutos e detalhes estatísticos Tabela 3. 55

Figura 6 - Resultado da comparação do desempenho vegetativo entre os genótipos avaliados em comparação com o genótipo VG5. O número dentro da caixa e as diferentes intensidades de vermelho e verde expressam a magnitude da alteração em termos de aumento/diminuição em relação à referência, para valores absolutos e detalhes estatísticos tabela 4. 58

Figura 7 Resultado da comparação do desempenho fisiológico entre os genótipos avaliados em comparação com o genótipo VG5. O número dentro da caixa e as diferentes intensidades de vermelho e verde expressam a magnitude da alteração em termos de aumento/diminuição em relação à referência, para valores absolutos e detalhes estatísticos tabela 5. 60

Figura 8 Biplot das variáveis estudadas para os genótipos de feijão-fava cultivados em condições de altas temperaturas. 62

Figura 9 (A) Enchimento dos vaso, (B) aferição do peso seco e peso com 100% da capacidade de campo para estimar o volume de água a ser adicionado diariamente para manutenção da CC em 80%., (C) pesagem diária dos vasos para a manutenção uniforme da capacidade hídrica. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025. 75

Figura 10 Avaliação dos parâmetros de desenvolvimento (Altura e diâmetro) realizadas com fita métrica. (A) Ambiente controle, (B) Ambiente estressante. Teresina 2025. Fonte: Silva, 2025. 77

Figura 11 Coleta das plantas para a mensuração dos aspectos vegetativos. (A) Ambiente controle, (B) Ambiente estressante e (C), captura das imagens das folhas e pesagem da massa fresca dos vegetais. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025. 78

Figura 12 Coleta dos dados fisiológicos. (A) obtenção dos pigmentos fotossintéticos por meio do uso do clorofiLog, (B) coleta dos dados de temperatura foliar e 79

(C) Avaliação das trocas gasosas por meio do analisador de gases infravermelho (IRGA). Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.
Figura 13 Coleta dos trifólios com o uso de nitrogênio líquido para a avaliação das enzimas antioxidantes, proteínas, H_2O_2 e MDA. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025. 80
Figura 14 Quantificação dos parâmetros bioquímicos. (A) Pesagem das folhas, (B) Maceração das amostras para a obtenção dos extratos e (C) Quantificação enzimática, H_2O_2 e MDA. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025 82
Figura 15 Avaliação do gametófito masculino. (A) Botões florais do feijão-fava em estádio de pré-antese, (B) grãos de pólen viáveis corados com Orceína a 2% e (C) grãos de pólen viáveis corados com azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 83
Figura 16 Temperaturas máximas e mínimas registradas por meio do termo-higrômetro digital. (A) Ambiente de controle. (B) Ambiente estressante. Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 85
Figura 17 Comparação visual do crescimento de cinco genótipos cultivados em ambiente de controle (planta à esquerda em cada par) e em ambiente de estresse (planta à direita em cada par) 30 dias após a germinação. Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 88
Figura 18 Altura da planta aos 20 (A) e 45 (B) dias após a germinação. Diâmetro do caule aos 20 (C) e 45 (D) dias, cultivada em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 89
Figura 19 Massa fresca (A), massa seca da planta (B), área foliar (C), perímetro foliar (D), teor relativo de água (E) e área foliar específica (F), cultivadas em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 90
Figura 20 Conteúdo de clorofila a e b aos 20 (A), 35 (B) e 60 (C) dias após a germinação, cultivadas em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 91
Figura 21 Taxa fotossintética líquida (A), taxa de transpiração (B), condutância estomática (C) e rendimento quântico efetivo do fotossistema II (D), cultivados em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 93
Figura 22 Eficiência do uso da água (A), eficiência intrínseca do uso da água (B), eficiência instantânea de carboxilação (C) e temperatura foliar (D), cultivadas em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 94

Figura 23 Superóxido dismutase (A), ascorbato peroxidase (B), peroxidase (C), proteínas (D), malondialdeído (E) e peróxido de hidrogênio (F), cultivados em um ambiente controle e em um ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 96

Figura 24 Análise comparativa da viabilidade do pólen em fava em ambiente controle. Médias de viabilidade do pólen com testes colorimétricos utilizando orceína acética a 2% e azul de metileno. Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 98

Figura 25 Biplot das variáveis canônicas de genótipos de feijão-fava submetidos a estresse térmico. As siglas representam as variáveis: taxa de assimilação de CO_2 (A), transpiração (E), eficiência quântica do fotossistema (ΦPSII), condutância estomática (gs), eficiência do uso da água (EUA), eficiência de carboxilação (EiC), massa fresca (MF), massa seca (MS), área foliar (AF), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD), proteínas (Protein), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e malondialdeído (MDA). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 99

Figura 26 Análise biplot GGE para o desempenho de genótipos de feijão-fava em condições de controle (1) e estresse térmico (2). (A) Representação da média e estabilidade dos genótipos. (B) Gráfico "Which-won-where" ilustrando o desempenho relativo em cada ambiente com base em variáveis fisiológicas e bioquímicas: taxa de assimilação de CO_2 (A), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ΦPSII), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD) e eficiência de carboxilação (EiC). Teresina, 2025 Fonte: Autoria própria, 2025. 100

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Atributos físico-químicos do solo coletados na camada 0 a 20 cm, Teresina - PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 44

Tabela 2 - Identificação de genótipos, genealogia e padrão de crescimento avaliados quanto à tolerância térmica, Teresina - PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025 46

Tabela 3 - Resumo da análise de variância (ANOVA) das variáveis estudadas. Resultados da análise de variância em parcelas subdivididas para as variáveis estudadas em 16 genótipos de feijão-fava 51

Tabela 4 Teste de Scott-Knott, para os caracteres: número de dias para floração (NDF), número de dias para maturação (NDM), comprimento da vagem (CV), largura da vagem (LV), espessura da vagem (EV), comprimento da semente (CS), largura da semente (LS), espessura da semente (ES), número de lóculo por vagem (NLV), número de sementes por vagem (NSV), massa de 100 grãos (MCG), peso de 10 vagens (P10V) e produtividade (PROD) em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 53

Tabela 5 Teste de Scott-Knott, para os caracteres: massa fresca (MF), massa seca (MS), massa seca foliar (MSF), área foliar (AF), número de folhas (N), área foliar específica (AFE), Conteúdo Relativo de Água (CRA), índice de área foliar (IAF), em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025 56

Tabela 6 Teste de Scott-Knott, para os caracteres: eficiência quântica do fotossistema II (ΦPSII), fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (gs); Eficiência no uso da água (EUA), eficiência na carboxilação (A/Ci), Eficiência intrínseca no uso da água (iEUA), clorofila a (chl_a), clorofila b (chl_b), clorofilas totais (chl_t), carotenoides (ca_r), concentração de CO_2 interna (Ci), razão da concentração interna e externa de CO_2 (Ci/Ca), em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 59

Tabela 7 Ordenamentos, sentido de seleção e as médias das progênies avaliadas de feijão-fava sob altas temperaturas, baseadas no índice de seleção de ranks de Mulamba e Mock para as variáveis: número de dias para a floração (NDF); número de dias para a maturação (NDM), massa de cem grãos (MCG); produtividade (PROD); eficiência quântica do fotossistema II (ΦPHYII); fotossíntese líquida (A); clorofila a (Chla); clorofila b (Chlb); clorofilas totais (Chlt); e carotenoides (Car). Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 62

Tabela 8 Ordenamentos e médias das 5 progênies selecionadas em 16 genótipos de feijão-fava, baseadas no índice de seleção de ranks de Mulamba e Mock (1978) nas variáveis. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025 76

Tabela 9 Resumo da análise de variância (ANOVA) das variáveis estudadas. Resultados da análise de variância em parcelas subdivididas para as variáveis estudadas em plantas de feijão-fava. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 86

Tabela 10 Resumo da análise de variância (ANOVA) das variáveis reprodutivas estudadas. Resultados dos Quadrados Médios da análise de variância em delineamento inteiramente casualizado em plantas de feijão-fava no ambiente 1. ORC: Orceína acética 2%; AM: Azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 87

Tabela 11 Teste de Tukey com significância de 5% para os caracteres: clorofila a (Chla1), clorofila b (Chl_{b1}), clorofila a (Chl_{a2}), clorofila b (Chl_{b2}), clorofila a (Chl_{a3}), clorofila b (Chl_{b3}), altura (AT_1); diâmetro do caule (DT_1), altura (AT_2), diâmetro do caule (DT_2), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 91

Tabela 12 Teste de Tukey com significância de 5% para as características: Massa fresca (MF), massa seca da planta (MS), área foliar (AF), perímetro foliar (PF), área foliar específica (AFE), conteúdo relativo de água (CRA), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 92

Tabela 13 Teste de Tukey com significância de 5% para as seguintes características: taxa fotossintética líquida (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (gs), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ΦPSII), eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (iEUA), eficiência instantânea de carboxilação (EiC), temperatura foliar (TF), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico.Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025 94

Tabela 14 Teste de Tukey com significância de 5% para os caracteres: superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD), proteína (protein), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), malondialdeído (MDA), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 96

Tabela 15 Teste de Tukey com significância de 5% para os caracteres de viabilidade polínica do feijão-fava no ambiente 1. ORC: Orceína acética 2%; AM: Azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025. 98

SUMÁRIO

1	**INTRODUÇÃO GERAL**	**17**
2	**ESTRATÉGIA EXPERIMENTAL**	**19**
3	**CAPÍTULO 1: REFERENCIAL TEÓRICO**	**20**
3.1	**Caracterização do Feijão-fava**	**20**
3.1.1	Classificação botânica	20
3.1.2	Importância econômica	21
3.2	**Consequências do estresse térmico em plantas**	**22**
3.2.1	Efeitos no desempenho vegetativo	22
3.2.2	Efeitos no desempenho agronômico	23
3.2.3	Efeitos no desempenho fisiológico	24
3.2.3.1	Eficiência da maquinaria fotossintética	25
3.2.3.2	Geração de espécies reativas de oxigênio	26
3.2.3.3	Danos à membrana celular	27
3.3	**Mecanismo de defesa vegetal**	**28**
3.3.1	Dinâmica de partição de fotoassimilados	28
3.3.2	Mecanismo enzimático de defesa antioxidante	29
3.4	**Estratégias de seleção para tolerância ao estresse**	**30**
3.4.1	Seleção baseada em múltiplos caracteres	30
3.4.2	índice de seleção Mulamba e Mock	32
	REFERÊNCIAS	**33**
4	**CAPÍTULO 2: TOLERÂNCIA AO ESTRESSE TÉRMICO EM FEIJÃO-FAVA: ESTRATÉGIAS FISIOLÓGICAS E AGRONÔMICAS CONTRASTANTES ENTRE LINHAGENS MELHORADAS E VARIEDADES CRIOULAS**	**40**
	RESUMO	**40**
4.1	**Introdução**	**42**
4.2	**Material e Métodos**	**43**
4.2.1	Condições experimentais e climáticas	43
4.2.2	Seleção dos genótipos	44
4.2.3	Caracterização agronômica	46

4.2.4 Caracterização das trocas gasosas..... 46
4.2.5 Pigmentos fotossintéticos..... 47
4.2.6 Caracterização vegetativa..... 48
4.2.7 Análise estatística..... 48
4.3 Resultados..... 50
4.3.1 Desempenho do crescimento vegetativo..... 51
4.3.2 Desempenho agronômico..... 54
4.3.3 Desempenho fisiológico..... 57
4.3.4 Análise multivariada..... 60
4.3.5 Índice de seleção..... 61
4.4 Discussão..... 63
4.4.1 Estratégias de crescimento sob estresse térmico..... 63
4.4.2 Partição de fotoassimilados como determinante do rendimento……. 64
4.4.3 Eficiência fisiológica versus capacidade fotossintética…….. 64
4.4.4 Análise multivariada..... 65
4.5 Considerações finais..... 66
REFERÊNCIAS..... 67
5 CAPÍTULO 3: DISCRIMINAÇÃO DE GENÓTIPOS DE FEIJÃO-FAVA QUANTO À TOLERÂNCIA AO ESTRESSE TÉRMICO: UMA ABORDAGEM MULTIFATORIAL……..... 71
RESUMO..... 71
5.1 Introdução..... 72
5.2 Material e Métodos..... 73
5.2.1 Condições experimentais 73
5.2.2 Seleção dos genótipos..... 74
5.2.3 Caracterização morfológica..... 75
5.2.4 Caracterização fotossintética..... 77
5.2.5 Caracterização bioquímica..... 78
5.2.6 Viabilidade polínica..... 81
5.2.7 Análise de dados..... 82
5.3 Resultados..... 84
5.3.1 Condições experimentais 84
5.3.2 Desenvolvimento vegetativo..... 86

5.3.3 Aspectos fisiológicos..... 91
5.3.4 Aspectos bioquímicos..... 94
5.3.5 Aspectos reprodutivos..... 96
5.3.6 Análises multivariadas..... 97
5.4 Discussão..... 99
5.5 Considerações finais 103
REFERÊNCIAS..... 104
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS..... 108

1 INTRODUÇÃO GERAL

As projeções do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC) divulgadas no relatório de 2023, indicam um aumento de 3,7 ± 1,1 °C na temperatura média global da superfície até o final deste século, caso a atual taxa de aquecimento global continue sem a implementação de estratégias eficazes de mitigação. Mesmo que todos os países do mundo implementem medidas para enfrentar tal problemática climática, é provável que tais ações ainda sejam insuficientes para limitar o aquecimento global de 1,5ºC acima dos níveis pré-industriais (IPCC, 2023).

As mudanças climáticas intensificam a ocorrência de estresses abióticos, os quais impactam diretamente no desempenho vegetal, impedindo que alcancem sua capacidade máxima de desenvolvimento (Tene *et al*., 2023; Zahra *et al*., 2023; Wang *et al*., 2024). O estresse abiótico pode ser definido como qualquer condição ambiental que impede a planta de expressar seu potencial genético (Taiz; Zeiger, 2017). Diante de alterações físicas no ambiente, as plantas passam por modificações em seu desenvolvimento e metabolismo, que dependendo do tipo e da sua intensidade de estresse, podem desencadear a morte do organismo.

Entre os estresses abióticos capazes de afetar o desempenho do vegetal, o estresse térmico destaca-se de acordo com as mudanças climáticas e aquecimento global. Alterações mínimas de 1°C na temperatura são suficientes para promover impactos negativos aos vegetais, uma vez que esses organismos respondem diretamente às mudanças ambientais, alterando sua fisiologia e morfologia para possibilitar condições de sobrevivência e reprodução (Soltani *et al*., 2019; Saini *et al*., 2022). Sob condições de estresse térmico, as plantas adotam diferentes estratégias para preservar seu desenvolvimento, como a redução da taxa de crescimento, e a utilização das suas reservas armazenadas na forma de amido nas estruturas vegetativas (Saini *et al*., 2022). Porém, todas essas estratégias baseiam-se no manejo dos produtos da fotossíntese, denominados fotoassimilados.

O feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) apresenta sensibilidade a altas temperaturas em diferentes fases fenológicas. A exposição prolongada a altas temperaturas afeta negativamente a taxa de germinação das sementes de feijão-fava (Tene *et al*., 2023). Além disso, o aumento da temperatura durante a fase de desenvolvimento vegetativo pode promover o seu encurtamento, com a antecipação das fases reprodutivas dos genótipos, reduzindo o tempo da planta em desenvolver estruturas vegetativas robustas para suportar a demanda energética da fase subsequente (Bomers *et al*., 2022; Sher *et al*., 2024).

Embora o estresse térmico possa promover o adiantamento da fase reprodutiva, sua persistência durante esta fase é bastante prejudicial ao vegetal. O efeito do estresse térmico na reprodução vegetal é muito amplo, afetando simultaneamente diversos tecidos reprodutivos. Essa condição causa anormalidades no desenvolvimento floral, incluindo alterações estruturais, redução das estruturas florais e a formação de flores estéreis (Resentini *et al*., 2023).

A cultura do feijão-fava apresenta sensibilidade nas suas estruturas reprodutivas devido ao estresse térmico (Suárez *et al*., 2020; Ernest;Wisser, 2023). Vargas *et al*. (2021) e Resentini *et al*. (2023), evidenciam que assim como a maioria das culturas, os feijões apresentam maior sensibilidade no gametófito masculino, sendo o estresse térmico capaz de impactar diretamente no desenvolvimento da antera e do grão de pólen, levando a anormalidades morfológicas, que comprometem a fecundação e consequentemente a geração de grãos.

Ainda englobando os prejuízos do estresse térmico durante a fase reprodutiva, o enchimento dos grãos é um caractere severamente impactado pelas condições ambientais do vegetal (De Ron *et al*., 2016; Bomers *et al*., 2022; Li *et al*., 2025). Isso é refletido nas dimensões e formato dos grãos de feijão-fava produzidos quando a planta é submetida ao estresse térmico durante esta fase (Machado *et al*., 2022). As deformidades se associam diretamente a quantidade e ao destino dos fotoassimilados produzidos, bem como a manutenção da atividade das enzimas responsáveis por converter os açúcares em amido dentro do grão (Shao *et al*., 2021).

Em nível fisiológico as altas temperaturas podem destruir as membranas celulares, inibir a fotossíntese e promover o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), promovendo dano oxidativo a estruturas celulares como proteínas e ácidos nucleicos. Além disso, promove o aumento da perda de água, murcha, e redução do crescimento radicular, impedindo a associação com microrganismos simbióticos primordiais para as leguminosas, e até mesmo à morte da planta (Zahra *et al*., 2023; Sato *et al*., 2024).

Apesar da crescente relevância das mudanças climáticas para a segurança alimentar, a compreensão dos mecanismos fisiológicos e bioquímicos que regem a resposta do feijão-fava ao estresse térmico prolongado ainda são incipientes. Nesse contexto, alinhando-se aos principais objetivos dos programas de melhoramento de feijão-fava da Universidade Federal do Piauí, o presente trabalho buscou identificar genótipos termotolerantes e compreender os mecanismos inerentes à tolerância térmica na cultura.

2 ESTRATÉGIA EXPERIMENTAL

O presente trabalho foi estruturado em duas etapas experimentais sequenciais e complementares, organizadas na forma de capítulos científicos articulados com objetivo de compreender os mecanismos fisiológicos, bioquímicos e reprodutivos que determinam a tolerância do feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) a temperaturas elevadas. A lógica de encadeamento adotada partiu de uma abordagem ampla de prospecção em condição de campo, seguida de uma investigação mecanística detalhada em ambiente controlado.

No primeiro momento, correspondente ao Capítulo 1, foi conduzida uma prospecção com dezesseis genótipos de feijão-fava, compreendendo quatorze linhagens em geração avançada (F_{10}) e duas variedades tradicionais. Essa etapa foi conduzida em condição de campo, sob o regime térmico natural observado em Teresina-PI durante o primeiro semestre de 2025, com o objetivo de identificar, dentre um conjunto genético amplo, os materiais com desempenho contrastante quanto às características vegetativas, fisiológicas, agronômicas e produtivas sob estresse térmico. Para a ordenação e seleção dos genótipos mais promissores, foi empregado o índice de seleção não paramétrico de Mulamba e Mock (1978), que permitiu hierarquizar os materiais avaliados sem a necessidade de atribuição de pesos econômicos complexos, priorizando a posição relativa dos genótipos para múltiplas variáveis de interesse simultaneamente.

A partir do ranqueamento, foram selecionados cinco genótipos com comportamentos contrastantes para compor a segunda etapa experimental: as linhagens H25-64 e H94-31, caracterizadas como termotolerantes; a linhagem H25-54, com tolerância intermediária; e a linhagem H25-63 e a variedade tradicional UFPI-1356, classificadas como sensíveis ao estresse térmico. O segundo experimento, correspondente ao Capítulo 2, foi então conduzido em ambiente controlado, sob delineamento inteiramente casualizado em esquema fatorial (genótipos × ambientes), submetendo os cinco genótipos selecionados a dois regimes térmicos representativos das condições da região semiárida nordestina: um ambiente de temperatura natural (44–46 °C) e um ambiente de estresse severo (50–52 °C). Essa etapa permitiu isolar o efeito da temperatura como fator experimental controlado e aprofundar a investigação para além dos parâmetros vegetativos e agronômicos avaliados em campo, incorporando a caracterização das trocas gasosas, dos pigmentos fotossintéticos, dos parâmetros bioquímicos indicadores de estresse oxidativo (enzimas antioxidantes, proteínas totais, peróxido de hidrogênio e malondialdeído) e da viabilidade do gametófito masculino.

3 CAPÍTULO 1

REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Caracterização do feijão-fava

3.1.1 Classificação botânica

O feijão-fava, conhecido também por outras denominações, como feijão-lima, fava, fava-belém, fava-manteiga, fava-lima ou fava-rajada tem sua origem relatada em dois centros de domesticação, Mesoamericana e Andina (Baudoin, 1988; Guimarães *et al*., 2007; Bitocchi *et al*., 2017). A região mesoamericana compreende o sul do México/América Central, enquanto a região andina refere-se a áreas dos Andes e regiões adjacentes (Bitocchi *et al*., 2017). O feijão-fava é uma cultura diversificada com variedades de grãos com diferentes tamanhos, os grãos maiores denominados de "Lima Grande" representam o conjunto gênico Andino, enquanto que os grupos "Sieva" e "Batata" representam o conjunto gênico Mesoamericano com tamanho dos grãos menores (Silva *et al*., 2017; Bitocchi *et al*., 2017).

A diversidade de formas e origens da espécie reflete-se em sua posição taxonômica dentro de uma das famílias botânicas mais relevantes para a alimentação humana. O gênero *Phaseolus*, está classificado na divisão Angiospermae, classe Dicotyledoneae, subclasse Rosidae, ordem Fabales, família Fabaceae (Piper, 1926; Baudet, 1977; Baudoin, 1988). As leguminosas constituem a terceira maior família de plantas com flores, sendo os seus grãos uma fonte significativa de amido, proteína e óleo para a alimentação humana (Maphosa; Jideani, 2017; Carlini; Lucini; Velázquez, 2024). Estimativas mostram que há cerca de 50 espécies do gênero *Phaseolus*, sendo cinco delas domésticas: *P. vulgaris*, *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* Gray e *P. polyanthus* Greenm (Bitocchi *et al*., 2017; Adebo, 2023).

A espécie *P. lunatus* é encontrada sob a forma de duas variedades botânicas: *P. lunatus* var. *lunatus*, que inclui as populações domesticadas, e *P. lunatus* var. *silvester*, constituída das populações silvestres (Baudet, 1977). A cultura apresenta ciclo anual, bienal ou perene, germinação epígena e hábito de crescimento indeterminado ou determinado. Possuem folhas trifoliadas; inflorescência de 8 a 25 cm; vagens de 30 - 90 mm de comprimento e 15 - 30 mm de largura, com duas a quatro sementes, pêndula, alongada, achatada e pontiaguda; sementes de 6 - 15 mm de comprimento e 5 - 12 mm de largura,

podendo assumir o formato rombóide, redonda ou reniforme (Vieira, 1992, Silva 2002; Guimarães *et al*., 2007; Assunção-Filho *et al*., 2022). O peso de 100 sementes varia de 30 a 150 g (Vieira, 1992; Brito *et al*., 2020). Predominantemente autógama, com taxa de fecundação cruzada de até 38,1% (Penha *et al*. 2017).

Formas intermediárias, resultante da hibridação natural entre formas silvestre e domesticadas são observadas por toda a América Latina apresentando rusticidade e caracteres de interesse comercial (Baudoin *et al*. 2004; Bitocchi *et al*., 2017; Medeiros *et al*., 2024). Essa ampla variabilidade morfológica e genética consolidada ao longo do processo de domesticação em diferentes centros de origem, constitui a base dos programas de melhoramento genético da espécie, especialmente para a identificação de genótipos adaptados a condições ambientais adversas, como o estresse térmico.

3.1.2 Importância econômica

O feijão-fava é cultivado em diversas regiões do mundo, principalmente em áreas de clima tropical e temperado da Europa, África, Ásia e América. Os Estados Unidos destacam-se como os maiores produtores mundiais da cultura, sobretudo para o consumo na forma de grãos verdes e em conserva (Garcia *et al*., 2021; Lopes *et al*., 2024). O país também se sobressai na comercialização da cultura devido ao desenvolvimento de cultivares com caracteres favoráveis a alta produtividade, o porte determinado, precocidade e plantas tolerantes a estresses bióticos e abióticos (Garcia *et al*., 2021).

Ainda no continente americano, o Peru também possui relevância na produção mundial de feijão-fava, especialmente pelo cultivo de variedades com sementes grandes e brancas, apresentando concentrações baixas de ácido cianídrico, conhecida como “pallar”, destinadas principalmente para exportação (Gambini-de la Cruz *et al*., 2025). No Brasil, segundo dados divulgados da safra de 2024, o feijão-fava concentrou sua produção predominantemente no Nordeste, com 99,5% da produção total concentrando-se na região (IBGE, 2025).

A área plantada na safra de 2024, segundo os dados divulgados pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, foi de 33.928 hectares, totalizando uma produção de 10.502 t. Entretanto, o rendimento médio foi de 329 kg/ha. A distribuição da produção nos estados do Nordeste ocorreu de forma desigual com destaque para o Ceará, com 4.307 t, seguido da Paraíba com 2.839 t, Pernambuco com 1.280 t e Piauí com 679 t. O estado do Piauí registrou avanço expressivo na safra de 2024, ascendendo da sexta para a quarta posição

no ranking nacional de produção, o que evidencia o crescente interesse pela cultura no estado e reforça a relevância de iniciativas locais de pesquisa e melhoramento.

A produção nacional de feijão-fava não é destinada para a exportação, esse cenário é consequência de múltiplos fatores, dentre eles o uso predominante de germoplasma proveniente das próprias colheitas dos agricultores e intercâmbio de sementes entre as comunidades rurais. Esses materiais são denominados de variedades locais, variedades tradicionais ou ainda de variedades crioulas e geralmente apresentam porte indeterminado e elevada heterogeneidade genética (Garcia *et al*., 2021; Lopes *et al*., 2024). Somado a isso, há uma limitação de trabalhos a respeito da compreensão da variabilidade genética disponível e determinação de ideótipos com uniformidade produtiva.

Apesar disso, as comunidades apresentam sementes locais com uma ampla base genética (Penha *et al*., 2017; De Melo *et al*., 2022). Essa diversidade genética reflete uma importante fonte inestimável de recursos genéticos representando matéria-prima essencial para obtenção de variedades mais produtivas e tolerantes a pragas e estresses ambientais, sendo de grande importância para o melhoramento genético das espécies de interesse agrícola (Martinez-Nieto *et al*., 2020; Chacón-Sánchez *et al*., 2021). Nesse sentido, a caracterização e avaliação dessa variabilidade genética, aliados ao desenvolvimento de genótipos adaptados às condições climáticas regionais, configuram-se como estratégias fundamentais para elevar a competitividade e a sustentabilidade da cultura no Brasil.

3.2 Consequências do estresse térmico em plantas

3.2.1 Efeitos no desempenho vegetativo

Cada espécie vegetal possui requisitos térmicos específicos e faixas de temperatura ideais, indispensáveis para manter a homeostase do crescimento e desenvolvimento (Taiz; Zeiger, 2017). O feijão-fava apresenta uma faixa térmica ideal entre 20-30 °C (Machado *et al*., 2022). A exposição prolongada a temperaturas estressantes implica na redução do vigor vegetativo, promovendo alterações morfoagronômicas severas, como o murchamento e a desorganização do mesofilo, o que compromete diretamente a condutância estomática e a capacidade fotossintética (Kumar *et al*., 2025; González *et al*., 2025)

Temperaturas acima dessa faixa ideal promovem alterações no desenvolvimento da cultura. Todavia, o feijão-fava possui diferentes formas de responder às condições de estresse térmico. Tal multiplicidade de respostas, representa a plasticidade fenotípica, caracterizada

por um mecanismo de aclimatação vegetal que evidencia variações na morfologia da planta em resposta às condições ambientais, presente em abundância no gênero *Phaseolus*, como destacado nos trabalhos de Tene *et al*. (2023) e Tene *et al*. (2025).

Estes trabalhos destacam ainda o comportamento adotado por algumas espécies do gênero*,* no qual produzem folhas mais espessas e com maior densidade do mesofilo com o objetivo de reduzir a perda de água. Todavia, Lal *et al*. (2022), relatam em trigo, o aumento da transpiração como um mecanismo para garantir a manutenção da temperatura foliar a nível fisiológico possibilitando a ocorrência da fotossíntese em um limiar tolerável para o vegetal. Comportamento destacado por Junior *et al*. (2019) em espécies de feijão-fava.

Ademais, muitas pesquisas evidenciam as consequências das altas temperaturas ao longo do ciclo, ocasionando limitações na disponibilidade de carboidratos, reduzindo o crescimento das estruturas vegetativas (Tene *et al*., 2025). Todavia, trabalhos como de Soltani *et al*., (2019), destacam que o estresse moderado não reduz significamente a produção de carboidratos, atribuindo os prejuízos do desempenho vegetal à alterações na dinâmica fonte-dreno, em que o aparecimento de drenos competitivos limitam a disponibilidade de carbono. Diante disso, nota-se que tais modificações estruturais, frequentemente observadas, são reflexos das alterações das dinâmicas promovidas pelo estresse térmico a nível fisiológico.

3.2.2 Efeitos no desempenho agronômico

O estresse térmico impacta negativamente o desempenho agronômico das culturas em todas as fases do ciclo biológico, sendo os efeitos mais severos observados durante a fase reprodutiva. Sob condições de estresse térmico prolongado, as plantas tendem a antecipar o florescimento como mecanismo de fuga ao estresse, reduzindo o período vegetativo (Wang *et al*., 2024). Todavia, esse adiantamento fenológico não se traduz em vantagem produtiva, uma vez que as plantas não atingem o desenvolvimento vegetativo suficiente para suportar a carga energética demandada pela reprodução. Observa-se, em diversas culturas de interesse econômico, como a soja (Poudel *et al*., 2023), o milho (El-Sappah *et al*., 2022), trigo (Ababaei; Chenu, 2020) e o feijão-comum (Soltani *et al*., 2019), uma acentuada redução no rendimento associada à exposição a altas temperaturas.

Em nível floral, o estresse térmico promove abortamento e esterilidade, comprometendo a capacidade de formação dos grãos. O gametófito masculino é o tecido reprodutivo mais sensível ao estresse, sendo o desenvolvimento da antera e do grão de pólen

diretamente afetados por altas temperaturas (Chaturvedi *et al*., 2021; Goel *et al*., 2023). Na cultura do feijão-fava, essa sensibilidade polínica já foi relatada mesmo sob variações térmicas moderadas (Ernest; Wisser, 2023).

As consequências do estresse térmico na fase reprodutiva não se limitam ao abortamento floral, mas estendem-se ao enchimento dos grãos, etapa igualmente vulnerável às condições ambientais. Nas leguminosas em geral, relata-se uma alteração drástica no conteúdo nutricional dos grãos, com comprometimento da deposição de amido, óleos e proteínas (Priya *et al*., 2023). Esse desequilíbrio composicional está diretamente associado à partição deficiente de fotoassimilados e à inativação de invertases da parede celular sob estresse térmico, conforme documentado em estudos com soja (Goel *et al*., 2023).

Em feijão-fava, essas alterações se manifestam em deformidades nos grãos e na produção de sementes com dimensões inferiores ao padrão, reflexo direto da insuficiência no fluxo de carbono para os órgãos de reserva durante o período crítico de enchimento (Machado *et al.*, 2022). Embora o desempenho fotossintético seja frequentemente citado como causa primária da redução do rendimento, a relação entre a queda nas taxas de assimilação de CO_2 e a redução do tamanho dos grãos não é direta nem exclusiva.

O gargalo produtivo, por sua vez, resulta da combinação entre a limitação da oferta de fotoassimilados, a interrupção do transporte de sacarose para os drenos reprodutivos e a demanda metabólica adicional imposta pelos mecanismos de defesa ao estresse, aspectos que serão detalhados nas seções subsequentes (Soltani *et al*., 2019).

3.2.3 Efeitos no desempenho fisiológico

O desempenho do vegetal sob a condição de estresse térmico é reflexo direto dos mecanismos de sinalização que a planta possui e consequentemente das respostas bioquímicas e fisiológicas ativadas (Chakrabarti, 2021; El-Sappah *et al*., 2022; Kumar *et al*., 2025). Taiz e Zeiger (2017), destacam que os mecanismos de defesa adotados não são uniformes e dependem da intensidade e duração do estresse. Assim, o vegetal adota respostas diferentes para eventos térmicos agudos e crônicos.

De maneira geral, o estresse térmico prejudica o metabolismo vegetal devido ao seu efeito diferencial sobre a estabilidade proteica e nas reações enzimáticas, provocando um desacoplamento de diferentes reações e a acumulação de intermediários tóxicos e espécies reativas de oxigênio (EROs) (Ru *et al*., 2023; Sher *et al*., 2024). No feijão comum é relatado que a persistência de altas temperaturas impõem um custo metabólico de manutenção elevado,

desviando o fluxo de fotoassimilados da biomassa produtiva para os mecanismos de reparo celular e síntese de osmoprotetores (Lal *et al*., 2022).

3.2.3.1 *Eficiência da Maquinaria Fotossintética*

A fotossíntese, por ser um processo altamente termolábil, é severamente afetada pelo estresse térmico (Zheng *et al*., 2025; Kim *et al.*, 2026). Parâmetros fundamentais afetados englobam a eficiência quântica máxima do fotossistema II (PSII), a condutância estomática e a taxa de transpiração, bem como a atividade da rubisco ativase e demais enzimas associadas à assimilação de carbono (Sato *et al*., 2024; Samat *et al*., 2025). Tais alterações promovem a redução na taxa de carboxilação e, consequentemente, na produção de fotoassimilados, reduzindo a eficiência do uso da água e resultando na inibição generalizada do crescimento vegetativo (Lal *et al*., 2022; Thenveettil *et al.*, 2025; Zheng *et al*., 2025).

Os cloroplastos atuam como sensores especializados de estímulos intra e extracelulares, em condições de estresse térmico possuem papel fundamental na ativação das vias de sinalização retrógrada (Guidi; Piccolo; Landi, 2019; Li; Kim, 2022). Por outro lado, essas organelas têm suas estruturas severamente comprometidas, os tilacóides, por possuírem constituição membranosa rica em ácidos graxos insaturados, sofrem aumentos críticos em sua fluidez. Esse fenômeno desorganiza o complexo de antena e os centros de reação, promovendo um desequilíbrio iônico evidenciado pelo vazamento de prótons (Samat *et al.*, 2025).

Nessa perspectiva, o vazamento de prótons através da membrana tilacoidal decorrente da perda de integridade da bicamada lipídica sob altas temperaturas, compromete o gradiente eletroquímico necessário para a fosforilação (Chen *et al*., 2022). As membranas tilacoidais possuem complexos protéicos integralmente inseridos, o fotossistema I (PSI) e o fotossistema II (PSII) que formam os centros primários de reação da fotossíntese (Taiz; Zeiger, 2017). Estes centros concentram os pigmentos fotossintéticos formando o complexo antena, sendo responsáveis pela captação da energia luminosa e pelo transporte de elétrons (Ul Hassan *et al*., 2022; Kim *et al*., 2026)

Em contrapartida, o PSII, em condições de estresse térmico tem sua atividade reduzida, em especial devido a sensibilidade da proteína D1, visto que é o componente central do seu centro reação (Li; Kim, 2022; Inagaki, 2022). Sob estresse térmico, a D1 torna-se o alvo primário da inibição fisiológica, uma vez que as altas temperaturas suprimem a síntese

constante desta proteína, resultando no colapso da fase fotoquímica da fotossíntese, exacerbando a geração de EROs (Li; Kim, 2022; Coast *et al*., 2022).

Ademais, os pigmentos são degradados pelo aumento das temperaturas e pelo ataque direto de EROs, impactando o rendimento da absorção luminosa e promovendo a clorose foliar, um sinal morfológico claro do dano causado pelo estresse térmico (Ul Hassan *et al*., 2022). Todavia, embora elevados teores de clorofila a e b, sejam associados ao elevado potencial fotossintético, sob estresse térmico a abundância desses pigmentos pode tornar-se deletéria se a capacidade de processamento do PSII estiver comprometida (Guidi; Piccolo; Landi, 2019; Coast *et al*., 2022).

Buscando contornar os danos causados pelo aquecimento, as plantas estabelecem um sistema sofisticado de trocas gasosas, intensificando a transpiração para resfriar as suas folhas (Lal *et al*., 2022; Thenveettil *et al*., 2025). Apesar disso, a condutância estomática favorece a difusão de CO_2, que em momentos de altas temperaturas possibilita a manutenção de altas concentrações de CO_2 nas células fotossintéticas (Staniak; Szpunar-Krok; Kocira, 2023; Kim *et al*., 2026).

A ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (rubisco), por sua vez possui afinidade tanto com oxigênio quanto com o gás carbônico, assim, alterações na proporção desses gases promovem a fotorrespiração (Chen *et al*., 2022; Samat *et al*., 2025). Esse desvio cinético aumenta o fluxo fotorrespiratório, o qual, embora atue como um dreno de elétrons para evitar o excesso de energia no PSII, torna-se uma fonte primária de peróxido de hidrogênio nos peroxissomos (Geange *et al*., 2021; Coast *et al*., 2022).

Outrossim, embora a fotossíntese seja limitada pelo fechamento estomático sob estresse térmico, o gargalo bioquímico reside na termolabilidade da enzima rubisco ativase (Zheng *et al*., 2025). Esta enzima atua em consonância com a rubisco, removendo inibidores de açúcar-fosfato que se ligam aos sítios ativos da rubisco, mantendo-a em um estado cataliticamente ativo (Taiz; Zeiger, 2017). A inativação desta enzima impossibilita a atuação da rubisco, resultando na redução da taxa de carboxilação, mesmo que a concentração de CO_2 esteja adequada (Chen *et al*., 2022).

3.2.3.2 *Geração de espécies reativas de oxigênio*

Como consequência do interrompimento de rotas metabólicas altamente energéticas, nas mitocôndrias e cloroplastos, são formadas as EROs (Mansoor *et al*., 2022; Wang *et al*., 2023). Essas moléculas podem ser geradas como resultado de excitação, formando oxigênio

singleto ($^1O_2$), ou de sucessivas adições de elétrons ao O_2, reduzindo-o ao radical ânion superóxido (O_2^-), radical hidroperoxila (HO_2) ou peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e radical hidroxila (OH^-) (Sachdev *et al*., 2021; Fortunato *et al*., 2023).

Fortunato *et al*. (2023), evidenciam três fontes principais de geração de EROs nos cloroplastos, no PSII, associado à oxidação incompleta da água, na cadeia de transporte de elétrons via interação da plastoquinona, e no fotossistema I (PSI), devido à oxidação da ferredoxina que reduz O_2 a $O_2^{\bullet -}$. Na cadeia respiratória mitocondrial, os complexos I e III são os locais mais comuns de geração de $O_2^{\bullet -}$ (Bao *et al*., 2024).

Em consonância, a geração de EROs também provém da atividade da NADPH-oxidase da membrana plasmática, também denominada de homólogas da oxidase do burst respiratório (RBOH), com papel crucial na geração de EROs para a sinalização defensiva, catalisando a oxidação do NADPH para gerar ânions superóxido (Zhou *et al*., 2025).

O excesso de EROs desencadeia danos oxidativos a biomoléculas, como pigmentos, proteínas, lipídios, carboidratos e DNA, levando a lesões celulares e morte celular (Li; Kim, 2022; Wang *et al*., 2023). Por sua vez, tais radicais produzidos, apesar de danosos, possuem papéis cruciais na tolerância do vegetal, atuando na modulação de sinais moleculares que induzem mudanças no metabolismo celular (Mansoor *et al*., 2022; Wang *et al*., 2023). Desse modo, apesar destas funções desempenhadas pelas EROs, o acúmulo excessivo dessas moléculas sob estresse térmico prolongado ultrapassa a capacidade de neutralização do sistema antioxidante, direcionando seus efeitos deletérios prioritariamente às membranas celulares, cujos componentes lipídicos constituem alvos preferenciais do ataque oxidativo.

3.2.3.3 *Danos à membrana celular*

As membranas celulares figuram, como o principal local de dano celular decorrente do acúmulo de EROs, sendo simultaneamente a primeira barreira comprometida pelo estresse térmico e o alvo mais sensível à peroxidação lipídica induzida pelos radicais gerados em excesso (Chakrabarti, 2021; Mas-ud *et al*., 2025). Sendo compostas por uma matriz lipídica-proteica dinâmica, as membranas celulares são responsáveis por preservar a homeostase celular, facilitar a transdução de sinais e controlar o transporte (Taiz; Zeiger, 2017; Harayama; Antonny, 2023; Chen *et al*., 2026). A fluidez dessa matriz é o fator determinante de sua funcionalidade, sendo dependente da composição lipídica e,

especialmente, da proporção entre ácidos graxos insaturados e saturados (Maryam *et al.*, 2025; Shajar *et al.*, 2025).

Quanto maior o número de insaturações na cadeia lipídica, maior o grau de entropia da molécula, consequentemente maior a fluidez da bicamada (Chen *et al*., 2026). Assim, é fundamental o equilíbrio e a manutenção de níveis de fluidez. Todavia, o estresse térmico altera o equilíbrio das proporções de insaturações, causando uma transição de fase nos lipídios da membrana de um estado ordenado para um desordenado, aumentando a permeabilidade a íons e metabólitos desencadeando uma cascata de danos celulares (Su *et al*., 2025; Maryam *et al.*, 2025).

Como resposta adaptativa, os vegetais ativam mecanismos que reduzem o grau de insaturação lipídica (Kumar *et al*., 2025). Isto ocorre porque cada ligação dupla presente nas cadeias de ácidos graxos atua como um sítio preferencial de ataque para espécies reativas de oxigênio, como o radical hidroxila, desencadeando reações em cadeia de peroxidação lipídica. Esse processo culmina na formação de aldeídos citotóxicos, como o malondialdeído (MDA) e o 4-hidroxinonenal (4-HNE), que subsequentemente reagem com proteínas de membrana (Chen *et al*., 2026)

As plantas, por sua vez, possuem mecanismos reguladores de expressão que inativam o grupo das enzimas chamadas dessaturases de ácidos graxos (FAD), responsáveis por produzir duplas ligações nos ácidos graxos (Cerone; Smith, 2022). Essa resposta adaptativa visa reduzir o índice de insaturação dos lipídios de membrana, contrabalançando a superfluidez induzida pelo aquecimento (Su *et al*., 2025). Em condições em que a quantidade de insaturações é mantida elevada, mesmo sob estresse, a desordem na fluidez é suficiente para ocasionar o rompimento dessa estrutura (Kumar *et al*., 2025; Jiang; Van Zanten; Sasidharan, 2025).

3.3 Mecanismos de defesa vegetal

3.3.1 Dinâmica de Partição de Fotoassimilados

A taxa fotossintética determina a quantidade de carbono fixado, todavia, nem todo o carbono fixado é convertido em açúcares disponíveis para translocação (Aluko *et al*., 2021). Os feixes vasculares vegetais possibilitam o fluxo dos fotoassimilados para vários órgão-dreno, assim como as folhas jovens, caules, raízes, frutos e sementes, entretanto a distribuição dos fotoassimilados ocorre de maneira diferencial (Lal *et al*., 2022).

Sob estresse térmico, ocorre um desequilíbrio severo na relação fonte-dreno (Parihar *et al*., 2025). Nas folhas maduras, a redução da atividade da rubisco e os danos tilacoidais limitam a síntese de trioses-fosfato (Sharma *et al.*, 2022; Parihar *et al*., 2025). Simultaneamente, temperaturas elevadas aumentam exponencialmente a taxa respiratória, fazendo com que uma parcela maior do carbono fixado seja consumida para a sobrevivência celular e reparo de membranas, em detrimento da exportação de sacarose para os órgãos de reserva e enchimento dos grãos (Lal *et al*., 2022; Kim *et al*., 2026).

Assim, em resposta às altas temperaturas, as plantas costumam alterar seu padrão de investimento de biomassa como estratégia de sobrevivência (Scafaro *et al*., 2023; Parihar *et al*., 2025). Geralmente, observa-se uma redução na razão raiz/parte aérea, uma vez que a expansão radicular é severamente reprimida pelo aquecimento do solo, limitando a absorção de água e nutrientes (Ahmad *et al*., 2022). Além disso, nas leguminosas ocorre a redução na associação com microrganismos fixadores de nitrogênio por conta da redução da distribuição dos fotoassimilados (Soltani *et al*., 2019).

Ademais, a estratégia de escape via antecipação do florescimento reduz o período vegetativo, resultando em plantas menores e com menor número de sítios de fixação de frutos (Parihar *et al*., 2025). O transporte de longa distância da sacarose depende da manutenção de um gradiente de concentração entre a fonte e o dreno. Em genótipos de leguminosas, em condições de estresse térmico, a inibição das enzimas invertases nos órgãos reprodutivos interrompe o fluxo de carbono, sendo este um dos principais fatores determinantes para o abortamento de flores e a redução da massa final das sementes (Zheng *et al*., 2025)

Adicionalmente, a dinâmica de distribuição de fotoassimilados é influenciada pela ativação dos mecanismos de defesa ao estresse térmico (Li; Kim, 2022). Nesta situação, a planta prioriza a sobrevivência, promovendo o redirecionamento dos fotoassimilados para a síntese de osmólitos, enzimas antioxidantes, proteínas de choque térmico e outros (Wang *et al*., 2023).

3.3.2 Mecanismos enzimáticos de defesa antioxidante

Diante do acúmulo de espécies reativas de oxigênio desencadeado pelo estresse térmico, a manutenção do equilíbrio redox celular torna-se condição indispensável para a sobrevivência do vegetal (Fortunato *et al*., 2022; Kim *et al*., 2026). Nesse contexto, as plantas desenvolveram um sistema de defesa antioxidante sofisticado, composto por agentes enzimáticos e não enzimáticos, cuja atividade coordenada determina a capacidade da célula de

neutralizar o excesso de EROs sem comprometer suas funções sinalizadoras (Fortunato *et al*., 2022; Zahra *et al*., 2023).

Na ausência de enzimas antioxidantes suficientes para neutralizar o excesso de espécies reativas de oxigênio, as organelas celulares não conseguem desempenhar suas funções adequadamente, resultando em peroxidação lipídica, danos às proteínas causados pela oxidação, degradação de moléculas de DNA e ácidos nucleicos (Ru *et al*., 2023; Sher *et al*., 2024).

Algumas EROs podem reagir de maneira espontânea com antioxidantes celulares, mas algumas se comportam de maneira instável, apresentando degradação espontânea antes mesmo de ocasionar danos celulares (Suzuki, 2023). Associado ao conjunto de defesa antioxidante, as enzimas superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), catalase (CAT) e peroxidase (POD) destacam-se por neutralizar as espécies reativas de oxigênio (Taiz; Zeiger, 2017).

A SOD atua como a primeira linha de defesa, catalisando a dismutação do radical superóxido ($O_2\bullet^-$) em peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio (O_2) (Chen *et al*., 2024). Sua atividade é fundamental para evitar que o superóxido inative enzimas associadas à produção e metabolismo dos carboidratos. A POD atua na oxidação de vários substratos orgânicos utilizando o H_2O_2, restringindo a propagação de danos oxidativos (Gong *et al*., 2023; Madhu *et al*., 2023).

De maneira análoga a APX atua utilizando o ascorbato como doador de elétrons e desempenha um papel fundamental na eliminação de H_2O_2 via ciclo ascorbato-glutationa (Shen; Zhou; Yang, 2024). A CAT atua na conversão direta de H_2O_2 em água e oxigênio, sem a necessidade de redutores (Gong *et al*., 2023; Liang *et al*., 2023). As enzimas antioxidantes possuem uma rede de reciclagem eficiente, a qual permite que as células vegetais mantenham níveis de radicais em níveis controlados.

3.4 Estratégias de Seleção para tolerância ao estresse

3.4.1 Seleção baseada em múltiplos caracteres

A seleção de genótipos tolerantes ao estresse térmico em feijão-fava é um desafio complexo, dado que a tolerância é uma característica poligênica, influenciada por uma rede interconectada de respostas fisiológicas, bioquímicas e morfológicas (Tene *et al*., 2023). O

sucesso do melhoramento genético necessita que o caráter possua alguns pré-requisitos fundamentais, como herdabilidade e ampla variabilidade genética na população.

A estratégia de seleção baseada em múltiplos caracteres supera as limitações da seleção direta para rendimento, que frequentemente apresenta baixa herdabilidade sob estresse. Dessa forma, torna-se possível identificar genótipos capazes de equilibrar estabilidade produtiva e eficiência dos mecanismos de termotolerância (Ramalho *et al*., 2024; Nascimento *et al*., 2025; Costa *et al*., 2025). No contexto do melhoramento genético, a herdabilidade permite predizer a confiabilidade do valor fenotípico, sendo medida da acurácia do processo seletivo, e quantificar a proporção de seleção que se espera ganhar quando a seleção for praticada (Nascimento *et al*., 2025).

Os métodos de seleção simultânea podem ser agrupados em três metodologias: método *tandem*, que consiste na seleção de um caráter por vez, esperando que os demais caracteres permaneçam inalterados ou sejam melhorados indiretamente (Moeinizade *et al*., 2020); método dos *níveis independentes de eliminação*, que se baseia na delimitação de padrões mínimos de desempenho para os caracteres avaliados e a seleção ocorre nos indivíduos que apresentam desempenho dentro dos limites estabelecidos (Akdemir, 2019); e método do *índice de seleção*, fundamentado na combinação linear de valores fenotípicos em um único valor, como resultado, tem-se uma medida que concentra os méritos e deméritos de cada genótipo para vários caracteres (Ramalho *et al*., 2024).

Existem diferentes metodologias de índice de seleção, que subdividem-se em índices paramétricos genotípicos e não paramétricos fenotípicos. Entre os índices paramétricos, destacam-se o índice clássico de Smith (1936) e Hazel (1943), que se baseiam nas estimativas de variâncias e covariâncias genéticas e fenotípicas e atribuição de pesos e índice-base de Williams (1962), que se baseia na utilização apenas dos pesos econômicos associados aos caracteres. Destaca-se dentre os índices não paramétricos fenotípicos o índice de soma e postos de Mulamba e Mock (1978), que desconsidera a magnitude absoluta dos dados e prioriza a posição relativa dos genótipos.

O objetivo da utilização dos índices de seleção baseiam-se em identificar genótipos que concentrem o maior número de alelos favoráveis em relação a todos os caracteres de interesse (Ramalho *et al*., 2024). O uso dessas metodologias é mais frequente em programas de melhoramento de espécies alógamas associados a metodologia de seleção recorrente. Entretanto, tais estratégias também podem ser adaptadas para programas de melhoramento de espécies autógamas.

3.4.2 Índices de seleção Mulamba e Mock

O índice de Mulamba e Mock (1978), também conhecido como índice de soma de postos, destaca-se como ferramenta metodológica particularmente adequada para programas de melhoramento genético, por permitir a seleção simultânea de múltiplos caracteres sem exigir a atribuição de pesos econômicos complexos ou o conhecimento prévio de matrizes de variância e covariância. O método baseia-se na classificação ordinal dos genótipos para cada variável avaliada, seguida da soma de suas posições, conferindo clareza interpretativa e flexibilidade de aplicação independentemente da escala ou unidade das variáveis analisadas, conforme descrito pela seguinte equação:

$$I_{MM}i = n_{ij}$$

$I_{MM}i$ - índice de classificação do genótipo *i*;

n_{ij} - número de classificação do genótipo *i* em relação à característica *j*.

Existem alguns estudos sobre a utilização do índice de seleção Mulamba e Mock na cultura do feijão-fava. Dama *et al*. (2023), realizaram a comparação entre testes não paramétricos e a análise de componentes principais (PCA) para a seleção de genótipos. Em seus resultados, destacaram a eficiência do índice de soma de postos na classificação de variedades promissoras para programas de melhoramento evidenciando a menor clareza interpretativa da PCA na classificação dos genótipos.

De maneira semelhante, Nascimento *et al.* (2025), avaliaram 40 linhagens de feijão-fava em Teresina-PI e 34 linhagens em Tianguá-CE, utilizando o índice de seleção Mulamba e Mock para selecionar as linhagens mais promissoras. Nesse estudo, foram atribuídos pesos econômicos baseados nos componentes de variância e parâmetros genéticos, reduzindo assim a subjetividade na escolha dos pesos e priorizando caracteres com maior controle genético e potencial de ganho por seleção.

Diante disso, essa metodologia pode ser aplicada no programa de melhoramento de feijão-fava visando a identificação de genótipos tolerantes às altas temperaturas, permitindo integrar variáveis fisiológicas, produtivas e morfológicas independentemente da escala ou unidade das variáveis analisadas, possibilitando a classificação com clareza dos genótipos avaliados.

REFERÊNCIAS

ABABAEI, B.; CHENU, K. Heat shocks increasingly impede grain filling but have little effect on grain setting across the Australian wheatbelt. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 284, p. 107889, 2020. DOI: https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107889.

ADEBO, J. A. A Review on the Potential Food Application of Lima Beans (*Phaseolus lunatus* L.), an Underutilized Crop. **Applied Sciences**, v. 13, n. 3, p. 1996, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/app13031996.

AHMAD, M. et al. What Did We Learn From Current Progress in Heat Stress Tolerance in Plants? Can Microbes Be a Solution? **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 794782, 2022. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2022.794782.

AKDEMIR, D. et al. Multi-objective optimized genomic breeding strategies for sustainable food improvement. **Heredity**, v. 122, p. 672–683, 2019. DOI: https://doi.org/10.1038/s41437-018-0147-1.

ALUKO, O. O. et al. Sucrose Utilization for Improved Crop Yields: A Review Article. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 9, p. 4704, 2021. DOI: https://doi.org/10.3390/ijms22094704.

ASSUNÇÃO FILHO, J. R. et al. Selection of superior genotypes of lima bean landraces by multivariate approach. **Revista Caatinga**, v. 35, p. 87-95, 2022.

BAO, L. et al. Nanobiotechnology-mediated regulation of reactive oxygen species homeostasis under heat and drought stress in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1418515, 2024. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1418515.

BAUDET, J. C. The taxonomic status of the cultivated types of lima bean (*Phaseolus lunatus* L.). **Tropical Grain Legume Bulletin**, v. 7, p. 29–30, 1977.

BAUDOIN, J. P. Genetic resources, domestication and evolution of lima bean, *Phaseolus lunatus*. In: GEPTS, P. (ed.). Genetic resources of *Phaseolus* bean. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 393-407.

BAUDOIN, J. P. et al. Ecogeography, demography, diversity and conservation of *Phaseolus lunatus* L. in the central valley of Costa Rica. Systematic and ecogeographic studies on crop genepools. Rome: International Plant Genetic Resource Institute, 2004.

BOMERS, S. et al. Towards a heat-tolerant variety of cowpea (*Phaseolus coccineus* L.) using plant genetic resources. **Agronomy**, v. 12, n. 3, p. 612, 2022. DOI: https://doi.org/10.3390/agronomy12030612.

BRITO, M. V. D. et al. Univariate and multivariate approaches in the characterization of lima bean genotypes. **Revista Caatinga**, v. 33, n. 2, p. 571–578, 2020. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-21252020v33n230rc.

CHACÓN-SÁNCHEZ, M. I. et al. Gene flow in *Phaseolus* beans and its role as a possible determinant of ecological fitness and cultivar expansion. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 618709, 2021.

CHAKRABARTI, A. Phospholipid asymmetry in biological membranes: is the role of phosphatidylethanolamine underappreciated?. **The Journal of Membrane Biology**, v. 254, p. 127–132, 2021.

CHATURVEDI, P. et al. Heat stress response mechanisms in pollen development. **New Phytologist**, v. 231, n. 2, p. 571-585, 2021. DOI: https://doi.org/10.1111/nph.17380.

CHEN, B. et al. Membrane stability under heat stress: molecular signaling, lipid remodeling, and defense mechanisms in plants. **Plant Cell Reports**, v. 45, p. 32, 2026. DOI: https://doi.org/10.1007/s00299-026-03715-x.

CHEN, X. et al. Identification and Analysis of the Superoxide Dismutase (SOD) Gene Family and Potential Roles in High-Temperature Stress Response of Herbaceous Peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). **Antioxidants**, v. 13, n. 9, p. 1128, 2024. DOI: https://doi.org/10.3390/antiox13091128.

COAST, O. et al. Wheat photosystem II heat tolerance: evidence for Genótipo-by-Ambiente interactions. **The Plant Journal**, v. 111, n. 5, p. 1368-1382, 2022. DOI: https://doi.org/10.1111/tpj.15894.

COSTA, G. A. L. et al. Avaliação de estratégias de melhoramento de feijão-fava para o Nordeste brasileiro. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, p. e82174, 2025. Disponível em: https://revistas.ufg.br/pat/article/view/82174. Acesso em: 8 mar. 2026.

DAMAS, L. R. et al. Selection of lima bean accessions for fresh and dry production. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 27, n. 8, p. 625–631, 2023. DOI: https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v27n8p625-631.

DE MELO, L. F. et al. Assessment of Genetic Diversity in *Phaseolus lunatus* Landrace Germplasm for Use in Breeding Programs. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 41, p. 292–303, 2023. DOI: https://doi.org/10.1007/s11105-022-01367-1.

DE RON, A. M. et al. Seedling emergence and phenotypic response of common bean germplasm to different temperatures under controlled conditions and in open field. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1087, 2016.

EL-SAPPAH, A. H. et al. Heat Stress-Mediated Constraints in Maize (*Zea mays*) Production: Challenges and Solutions. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 879366, 2022. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2022.879366.

ERNEST, E. G.; WISSER, R. J. Multiple physiological mechanisms involved in reproduction could be targeted for breeding heat tolerance in lima bean. **Crop Science**, v. 64, n. 1, p. 179-191, 2024. DOI: https://doi.org/10.1002/csc2.21167.

FORTUNATO, S. et al. Redox Signaling in Plant Heat Stress Response. **Antioxidants**, v. 12, n. 3, p. 605, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/antiox12030605.

GAMBINI-DE LA CRUZ, T. A. et al. Agromorphological characterization and historical analysis of the pallar moche (*Phaseolus lunatus* L.) cultivated in ica, peru. **Tropical and Subtropical Agroecosystems**, v. 28, n. 2, 2025.

GEANGE, S. R. et al. The thermal tolerance of photosynthetic tissues: a global systematic review and agenda for future research. **New Phytologist**, v. 229, n. 5, p. 2497-2513, 2021. DOI: https://doi.org/10.1111/nph.17052.

GOEL, K. et al. Thermosensitivity of pollen: a molecular perspective. **Plant Cell Reports**, v. 42, p. 843–857, 2023. DOI: https://doi.org/10.1007/s00299-023-03003-y.

GONG, M. et al. Influence of High-Temperature and Intense Light on the Enzymatic Antioxidant System in Ginger (*Zingiber officinale* Roscoe) Plantlets. **Metabolites**, v. 13, n. 9, p. 992, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/metabo13090992.

GONZALEZ, M. et al. Thermal tolerance is linked to anatomical but not morphological leaf traits in woody species of Andean tropical montane forests. **British Ecological Society**, v. 39, n. 6, p. 1537-1549, 2025. DOI: https://doi.org/10.1111/1365-2435.70048.

GUIDI, L.; LO PICCOLO, E.; LANDI, M. Chlorophyll Fluorescence, Photoinhibition and Abiotic Stress: Does it Make Any Difference the Fact to Be a C3 or C4 Species?. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 174, 2019. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00174.

GUIMARÃES, W. N. R. et al. Caracterização morfológica e molecular de acessos de feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.). **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, n. 1, p. 37–45, 2007. DOI: https://doi.org/10.1590/S1415-43662007000100005.

HARAYAMA, T.; ANTONNY, B. Beyond fluidity: the role of lipid unsaturation in membrane function. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology**, v. 15, p. a041409, 2023. DOI: https://doi.org/10.1101/cshperspect.a041409.

HAZEL, L. N. The genetic basis for constructing selection indexes. Genetics, Austin, v. 28, p. 476-490, 1943.

IBGE. INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Produção de feijão-fava. Disponível em: https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/fava/br. Acesso em: 3 nov. 2025.

INAGAKI, N. D1 protein processing: a mysterious process carried out in the thylakoid lumen. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 5, p. 2520, 2022. DOI: https://doi.org/10.3390/ijms23052520.

IPCC. Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Genebra: IPCC, 2023. p. 1-34.

JIANG, Z.; VAN ZANTEN, M.; SASIDHARAN, R. Mechanisms of plant acclimation to multiple abiotic stresses. **Communications Biology**, v. 8, p. 655, 2025. DOI: https://doi.org/10.1038/s42003-025-08077-w.

JÚNIOR, S. G. J. et al. Respostas fisiológicas de genótipos de fava (*Phaseolus lunatus* L.) submetidas ao estresse hídrico cultivadas no Estado do Ceará. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 34, n. 3, p.413-422, 2019. DOI: http://dx.doi.org/10.1590/0102-778634304. 3.

KIM, K.-H. et al. Climate-Resilient Soybean: Integrated Breeding Strategies for Mitigating Drought and Heat Stress. **Agriculture**, v. 16, n. 4, p. 445, 2026. DOI: https://doi.org/10.3390/agriculture16040445.

KUMAR, A. et al.Crop adaptation to rising temperatures: Understanding heat stress and plant resilience mechanisms. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 26, n. 21, p. 10426, 2025. DOI: https://doi.org/10.3390/ijms262110426.

LAL, M. K. et al. From source to sink: mechanistic insight of photoassimilates synthesis and partitioning under high temperature and elevated [CO_2]. **Plant Molecular Biology**, v. 110, p. 305–324, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/s11103-022-01274-9.

LAL, M. K. et al. Physiological and molecular insights into wheat responses to heat stress. **Plant Cell Reports**, v. 41, p. 501–518, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/s00299-021-02784-4.

LI, M.; KIM, C. Chloroplast ros and stress signaling. **Plant Communications**, v. 3, n. 1, 2022. DOI: https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264.

LIANG, P. et al. Catalase promotes whitefly adaptation to high temperature by eliminating reactive oxygen species. **Insect Science**, v. 30, n. 5, p. 1293-1308, 2023. DOI: https://doi.org/10.1111/1744-7917.13157.

LOPES, A. C. A. L. et al. Vinte anos de pesquisas com o feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) na Universidade Federal do Piauí. **Revista RG News**, v. 10, n. 1, 2024.

MACHADO, E. O. et al. Evaluation of lima bean accessions at high temperatures. **Revista Caatinga**, v. 35, n. 4, p. 791–798, 2022. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-21252022v35n406rc.

MADHU et al. Glutathione Peroxidases in Plants: Innumerable Role in Abiotic Stress Tolerance and Plant Development. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 42, p. 598–613, 2023. DOI: https://doi.org/10.1007/s00344-022-10601-9.

MANSOOR, S. et al. Reactive Oxygen Species in Plants: From Source to Sink. **Antioxidants**, v. 11, n. 2, p. 225, 2022. DOI: https://doi.org/10.3390/antiox11020225.

MAPHOSA, Y.; JIDEANI, V. A. The role of legumes in human nutrition. In: HUEDA, M. C. (ed.). Functional foods — Improve your health through the right foods. Londres: Intech Open, 2017. p. 103–121.

MARTÍNEZ-NIETO, M. I. et al. Resilience Capacity Assessment of the Traditional Lima Bean (*Phaseolus lunatus* L.) Landraces Facing Climate Change. **Agronomy**, v. 10, n. 6, p. 758, 2020. DOI: https://doi.org/10.3390/agronomy10060758.

MARYAM, A. et al. Beyond the membrane: the pivotal role of lipids in plants abiotic stress adaptation. **Plant Growth Regulation**, v. 105, p. 1869–1887, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s10725-025-01363-x.

MAS-UD, M. A. et al. Current understanding of heat shock protein-mediated responses to heat stress in rice. **Environmental and Experimental Botany**, v. 237, 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2025.106192.

MOEINIZADE, S. et al. Multi-trait Genomic Selection Methods for Crop Improvement. **Genetics**, v. 215, n. 4, p. 931–945, 2020. DOI: https://doi.org/10.1534/genetics.120.303305.

MULAMBA, N. N.; MOCK, J. J. Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. **Egyptian Journal of Genetics and Cytology**, Alexandria, v. 7, n. 1, p. 40–51, 1978.

NASCIMENTO, M. dos S. et al. Selection of early lima bean lines for grain yield. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 55, p. 82796, 2025. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-40632025v5582796.

SILVA, R. N. O. et al. Phenotypic diversity in lima bean landraces cultivated in Brazil, using the Ward-MLM strategy. **Chilean Journal of Agricultural Research**, v. 77, n. 1, 2017. DOI: http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392017000100004.

PARIHAR, P. et al. Sucrose synthase dynamics and its potential role in heat stress tolerance in cereals. **Frontiers in Plant Science**, v. 16, p. 1652076, 2025. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1652076.

PENHA, J. S. et al. Estimation of natural outcrossing rate and genetic diversity in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L. var. *lunatus*) from Brazil using SSR markers: implications for conservation and breeding. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 64, p. 1-10, 2017.

PIPER, C. V. Studies in American Phaseolinae. Contributions from the United States National Herbarium, v. 22, p. 663–701, 1926.

POUDEL, S. et al. Quantifying the physiological, yield, and quality plasticity of Southern USA soybeans under heat stress. **Plant Stress**, v. 9, p. 100195, 2023. DOI: https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100195.

PRIYA, M. et al. Investigating the influence of elevated temperature on nutritional and yield characteristics of mung bean (*Vigna radiata* L.) genotypes during seed filling in a controlled Ambiente. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1233954, 2023. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1233954.

RAMALHO, M. A. P. et al. Aplicações da Genética Quantitativa no Melhoramento de Plantas Autógamas. 1. ed. Lavras: Editora UFLA, 2024. 456 p.

RESENTINI, F. et al. The impact of heat stress in plant reproduction. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1271644, 2023. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1271644.

SACHDEV, S. et al. Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. **Antioxidants**, v. 10, n. 2, p. 277, 2021. DOI: https://doi.org/10.3390/antiox10020277.

SAINI, N. et al. Molecular insights into the detection, regulation, and enhancement of heat tolerance in plants. **Plant Cell Reports**, v. 41, p. 799–813, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/s00299-021-02793-3.

SAMAT, A. T. et al. Plant responses to heat stress and advances in mitigation strategies. **Frontiers in Plant Science**, v. 16, p. 1638213, 2025. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1638213.

SANTOS, D. et al. Produtividade e morfologia de vagens e sementes de variedades de fava no Estado da Paraíba. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 10, p. 1407–1412, 2002. DOI: https://doi.org/10.1590/S0100-204X2002001000008.

SATO, H. et al. Complex plant responses to drought and heat stress under climate change. **The Plant Journal**, v. 117, n. 6, p. 1873-1892, 2024. DOI: https://doi.org/10.1111/tpj.16612.

SCAFARO, A. P. et al. Rubisco deactivation and chloroplast electron transport rates co-limit photosynthesis above optimal leaf temperature in terrestrial plants. **Nature Communications**, v. 14, p. 2820, 2023. DOI: https://doi.org/10.1038/s41467-023-38496-4.

SHAJAR, F. et al. Understanding lipid-mediated defense mechanisms in plant responses to abiotic stress. **The Nucleus**, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s13237-025-00550-5.

SHARMA, N.; THAKUR, M.; SURYAKUMAR, P.; MUKHERJEE, P.; RAZA, A.; PRAKASH, C.S.; ANAND, A. 'Breathing Out' under Heat Stress—Respiratory Control of Crop Yield under High Temperature. **Agronomy**, v. 12, n. 806, 2022. DOI: https://doi.org/10.3390/agronomy12040806.

SHEN, L.; ZHOU, Y.; YANG, X. Genome-wide identification of ascorbate peroxidase (APX) gene family and the function of SmAPX2 under high temperature stress in eggplant. **Scientia Horticulturae**, v. 326, 2024. DOI: https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112744.

SHER, A. et al. Heat stress effects on legumes: Challenges, management strategies and future insights. **Plant Stress**, v. 13, 2024. DOI: https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100537.

SMITH, H. F. Discriminant function for plant selection. **Annals of Eugenics**, v. 7, p. 240-250, 1936.

SOLTANI, A. et al. Elevated temperatures cause loss of seed set in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) potentially through the disruption of source-sink relationships. **BMC Genomics**, v. 20, p. 312, 2019. DOI: https://doi.org/10.1186/s12864-019-5669-2.

STANIAK, M.; SZPUNAR-KROK, E.; KOCIRA, A. Responses of Soybean to Selected Abiotic Stresses—Photoperiod, Temperature and Water. **Agriculture**, v. 13, n. 1, p. 146, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/agriculture13010146.

SU, X. et al. Cell survival mechanisms during abiotic stress: focus on the plasma membrane. **Stress Biology**, v. 5, p. 1, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s44154-024-00195-5.

SUZUKI, N. Fine Tuning of ROS, Redox and Energy Regulatory Systems Associated with the Functions of Chloroplasts and Mitochondria in Plants under Heat Stress. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 24, n. 2, p. 1356, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/ijms24021356.

TAIZ, L. et al. Fisiologia e desenvolvimento vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888 p.

TENE, T. M. et al. Traits Related to Heat Stress in *Phaseolus* Species. **Agriculture**, v. 13, n. 5, p. 953, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/agriculture13050953.

TENE, T. M. et al. Star of biochemical traits of heat-tolerant and heat-sensitive *Phaseolus* Genótipos in coping with heat stress. **Plant Growth Regulation**, v. 105, p. 1511–1528, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s10725-025-01340-4.

THENVEETTIL, N. et al. Drought and high nighttime temperature impact on soybean seed yield and quality under ambient and elevated CO_2 environment. **Scientific Reports**, v. 15, p. 36679, 2025. DOI: https://doi.org/10.1038/s41598-025-20392-0.

UL HASSAN, M. et al. Linking Plants Functioning to Adaptive Responses Under Heat Stress Conditions: A Mechanistic Review. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 41, p. 2596–2613, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/s00344-021-10493-1.

VARGAS, Y. et al. Physiological and genetic characterization of heat stress effects in a common bean RIL population. **PLoS ONE**, v. 16, n. 4, p. e0249859, 2021. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249859.

ZAHRA, N. et al. Plant photosynthesis under heat stress: Effects and management. **Environmental and Experimental Botany**, v. 206, 2023. DOI: https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105178.

ZHENG, Y. et al. The Genetics and Breeding of Heat Stress Tolerance in Wheat: Advances and Prospects. **Plants**, v. 14, n. 2, p. 148, 2025. DOI: https://doi.org/10.3390/plants14020148.

ZHOU, D. et al. NADPH Oxidase Coordinating With ROS Regulation: A Biochemical Footprinting in Plant Development. **Physiologia Plantarum**, v. 177, n. 6, 2025. DOI: https://doi.org/10.1111/ppl.70668.

4 CAPÍTULO 2

TOLERÂNCIA AO ESTRESSE TÉRMICO EM FEIJÃO-FAVA: ESTRATÉGIAS FISIOLÓGICAS E AGRONÔMICAS CONTRASTANTES ENTRE LINHAGENS MELHORADAS E VARIEDADES CRIOULAS

RESUMO

O aumento das temperaturas associado às mudanças climáticas representa um dos principais fatores limitantes à produção de feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.), particularmente em regiões quentes e semiáridas. Este primeiro capítulo avaliou 16 genótipos de feijão-fava em condições de temperatura acima da faixa ideal da cultura, a fim de identificar genótipos termotolerantes com base em características vegetativas, fisiológicas e produtivas. Para isso, foram avaliados parâmetros de crescimento vegetativo, trocas gasosas, eficiência quântica do fotossistema II, pigmentos fotossintéticos, características agronômicas e rendimento de grãos de dezesseis genótipos, incluindo linhagens e variedades tradicionais. Diferenças significativas foram detectadas entre os genótipos para características avaliadas, indicando variabilidade genética substancial. As linhagens H25-64 e H94-31 exibiram desempenho superior em condições estressantes, evidenciado pela elevada eficiência fotossintética e produtividade. Ademais, a linhagem H81-32 apresentou baixo crescimento vegetativo e desempenho fisiológico, mas destacou-se como a linhagem de maior produtividade e peso de cem grãos, sugerindo alocação eficiente de fotoassimilados para os drenos reprodutivos. Por outro lado, as linhagens H25-56 e H25-67 apresentaram alta taxa de assimilação de CO_2, mas essa vantagem fisiológica não esteve associada a um rendimento de grãos elevado, todavia associaram-se a valores elevados de transpiração e condutância estomática. As variedades tradicionais expressaram características associadas à rusticidade e à adaptação morfológica, como dimensões maiores das vagens, confirmando sua relevância como fontes de alelos. Análises multivariadas indicaram que a produtividade sob temperaturas elevadas está negativamente correlacionada com a eficiência fisiológica. A identificação do comportamento dos genótipos por meio da prospecção revelou parentais promissores para o programa de melhoramento genético de feijão-fava, contribuindo para a sustentabilidade dos sistemas de produção sob mudanças climáticas.

Palavras chave - *Phaseolus lunatus*, Termotolerância, Variedades locais, Linhagens, Melhoramento de plantas.

4.1 Introdução

O feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) é uma leguminosa de alto valor nutricional amplamente explorada em regiões de clima tropical e temperado (Garcia *et al*., 2021). Apesar de sua importância, a espécie permanece sub-representada nas estatísticas globais, sendo agrupada na categoria genérica de "feijões secos" (Ernest; Wisser, 2024). Além disso, a viabilidade produtiva dessa cultura enfrenta desafios ocasionados pelo aumento das temperaturas.

Os danos causados pelo estresse térmico ocorrem ao longo de todo o ciclo fenológico e variam de acordo com o estágio de desenvolvimento. No nível fisiológico, o estresse promove a desnaturação de proteínas e, consequentemente, a interrupção de vias metabólicas, levando à produção de intermediários tóxicos e espécies reativas de oxigênio (EROs) que desestabilizam membranas celulares, proteínas e ácidos nucleicos (Angon *et al*., 2024; Zhao *et al*., 2025).

Esses danos se refletem em alterações morfológicas quando ocorrem durante o crescimento vegetativo, desencadeando reduções na altura da planta, área foliar e diâmetro do caule aspectos comumente observados, além de clorose e queima das folhas (Zhao *et al*., 2025). No estágio reprodutivo, o estresse térmico afeta a fecundidade, a viabilidade do óvulo, a receptividade do estigma e a formação do pólen, prejudicando os processos de fertilização e pós-fertilização (Lohani; Singh; Bhalla, 2020; Ernest; Wisser, 2024).

Além disso, altas temperaturas durante o enchimento dos grãos podem diminuir o rendimento resultando na formação de grãos pequenos e deformados (Lohani; Singh; Bhalla, 2020; Zhao *et al*., 2025). Sob estresse térmico, a eficiência energética e a alocação de fotoassimilados constituem um mecanismo chave de tolerância das plantas, especialmente durante a fase reprodutiva, na qual as plantas enfrentam uma compensação fisiológica entre manter a atividade fotossintética das folhas e direcionar recursos para o desenvolvimento de estruturas reprodutivas (Chaturvedi *et al*., 2021; Lohani; Singh; Bhalla, 2020). Assim, as plantas tendem a promover ajustes dinâmicos na distribuição de carbono entre os processos de crescimento, manutenção e defesa.

O desenvolvimento de cultivares tolerantes às altas temperaturas, juntamente com uma compreensão detalhada das respostas fisiológicas das plantas a altas temperaturas, representa uma estratégia promissora para garantir a segurança alimentar em cenários de mudanças climáticas (Jin *et al*., 2024). Diante disso, o presente capítulo objetivou-se em

avaliar 16 genótipos de feijão-fava quanto à tolerância térmica em condição de campo, investigando aspectos morfológicos, fisiológicos e de rendimentos.

4.2 Material e Métodos

4.2.1 Condições experimentais e climáticas

O experimento foi instalado no Departamento de Fitotecnia do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Piauí, em Teresina – PI, localizado na latitude 05° 05' 21"S, longitude 42°48'07" W a 72 m de altitude, em condição de campo de março a agosto de 2025.

O delineamento utilizado foi o de blocos casualizados com três repetições, sendo a parcela constituída de 20 plantas, distribuídas em 4 fileiras com 5 linhas, com espaçamento 0,5 m entre linhas, 1,0 m entre fileiras, 1,5 m entre parcelas e 2 m entre blocos. Foram semeadas três sementes por cova, tratadas com fungicida Maxim©, ademais, houve a adubação de fundação com a aplicação de 5g de adubo químico (NPK: 5:30:15) conforme as necessidades do solo (tabela 1). Os tratos culturais com a aplicação de inseticida e fungicida foram realizados sempre que se fizeram necessários (figura 1).

Tabela 1 - Atributos físico-químicos do solo coletados na camada 0 a 20 cm, Teresina - PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Atributos						
pH	M.O (g kg^{-1})	P (mg/dm^3)	K	Ca	Mg	V (%)
5,6	12,4	62,7	0,25	1,9	0,93	86,4

Note: M.O: Matéria orgânica; P: Fósforo; K: Potássio; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio; V: Saturação por base.



Figura 1 - Plantio, tratos culturais e coleta de dados da avaliação dos 16 genótipos de feijão-fava sob condição de estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.

As temperaturas diárias durante o período de cultivo em campo foram obtidas por meio de relatórios divulgados mensalmente pelo *AIRPORT* (Aeroporto de Teresina - Senador Petrônio Portela), com temperaturas médias máximas e temperaturas médias mínimas, complementadas com as temperaturas da estação meteorológica do departamento de fitotecnia da Universidade Federal do Piauí. A irrigação por aspersão foi realizada conforme as necessidades da cultura.

4.2.2 Seleção dos genótipos

Dezesseis genótipos de feijão-fava foram avaliados, compreendendo quatorze linhagens na geração F_{10} com hábito de crescimento determinado e duas variedades tradicionais com hábito de crescimento indeterminado. As linhagens determinadas exibem crescimento vegetativo restrito, arquitetura compacta da planta, ramificação reduzida e floração mais sincronizada. Essas linhagens, originárias de cruzamentos biparentais, foram avançadas pelo método de Bulk modificado até a geração F_6 e seleção em F_8 para características agronômicas de interesse, incluindo precocidade, ramos laterais curtos e eretos e coloração branca das sementes.

As linhagens foram selecionadas a partir de um estudo prévio com 36 linhagens nos municípios de Tianguá (CE) e Teresina (PI), em que foram filtradas 14 linhagens com base no índice de seleção Mulamba e Mock (1978), para os caracteres de precocidade, produtividade e características de sementes com padrão comercial (Nascimento *et al*., 2025).

As linhagens avaliadas no presente trabalho foram: H94-30, H94-31, H81-32, H81-33, H81-34, H25-53, H25-54, H25-56, H25-57, H25-58, H25-63, H25-64, H25-66 e H25-67. Também foram incluídas duas variedades tradicionais, caracterizadas por hábito de crescimento indeterminado, crescimento vegetativo contínuo, maior alongamento dos ramos e floração prolongada, sendo a: UFPI-1356, conhecida localmente como "Fava branca", e VG5, conhecida como "Boca de moça" (figura 02 e tabela 2). Essas variedades tradicionais foram incluídas por serem amplamente cultivadas e apresentarem bom desempenho produtivo na região semiárida do Nordeste do Brasil, particularmente a "Boca de moça" no estado do Piauí e "Fava branca" no estado do Ceará.

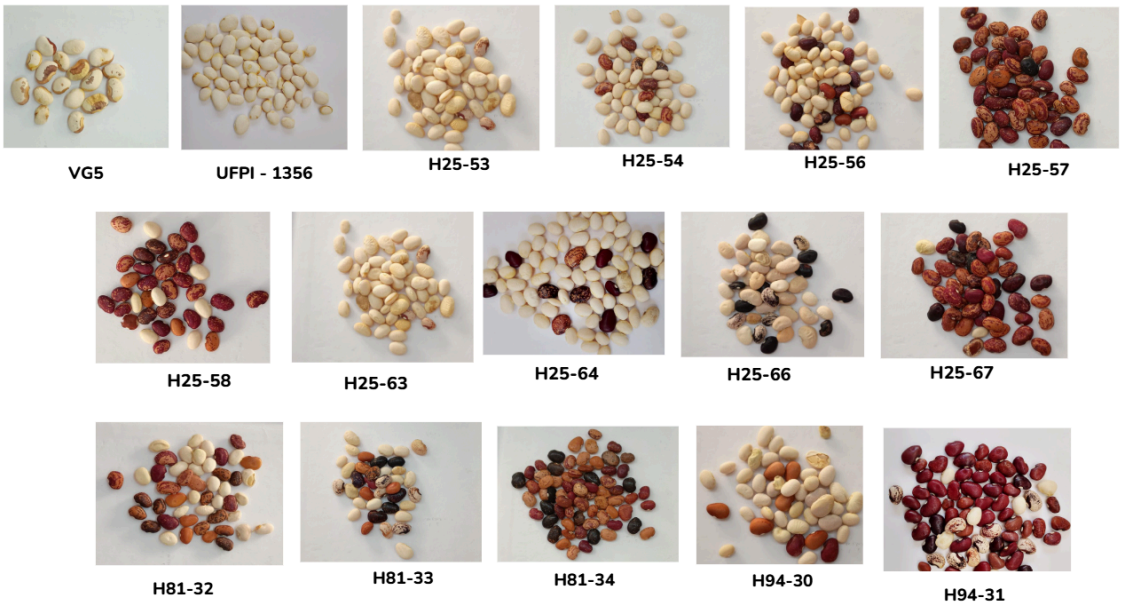


Figura 2 - Representação visual das sementes de feijão-fava das variedades locais e das linhagens. Teresina-PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tabela 2 - Identificação de genótipos, genealogia e padrão de crescimento avaliados quanto à tolerância térmica, Teresina - PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

N°	Genótipos	Genealogia	Hábito de crescimento
1	VG5	Variedade local - PI	Indeterminado
2	UFPI-1356	Variedade local - CE	Indeterminado
3	H25-53	UFPI 628 x G25136	Determinado
4	H25-54	UFPI 628 x G25136	Determinado
5	H25-56	UFPI 628 x G25136	Determinado
6	H25-57	UFPI 628 x G25136	Determinado
7	H25-58	UFPI 628 x G25136	Determinado
8	H25-63	UFPI 628 x G25136	Determinado
9	H25-54	UFPI 628 x G25136	Determinado
10	H25-66	UFPI 628 x G25136	Determinado
11	H25-67	UFPI 628 x G25136	Determinado
12	H81-32	UC 92 x UFPI 728	Determinado
13	H81-33	UC 92 x UFPI 728	Determinado

14	H81-34	UC 92 x UFPI 728	Determinado
15	H94-30	UC 92 x UFPI 628	Determinado
16	H94-31	UC 92 x UFPI 628	Determinado

4.2.3 Caracterização agronômica

Para análise dos aspectos morfoagronômicos, utilizaram-se 13 descritores para *P. lunatus* (*Bioversity International,* 2007): Número de dias para o início da floração (NDF): do período entre a emergência e a época em que 50% das plantas apresentarem flores; Número de dias para maturação (NDM): compreendendo o período entre a emergência e a época em que 50% das vagens estiverem maduras; Comprimento da vagem (CV): Aferidas por meio de um paquímetro de 10 vagens tomadas ao acaso; Largura da vagem (LV): Aferidas por meio de um paquímetro de 10 vagens tomadas ao acaso; Espessura da vagem (EV): Aferidas por meio de um paquímetro de 10 vagens tomadas ao acaso; Comprimento da semente (CS): Aferidas por meio de um paquímetro de 10 sementes tomadas ao acaso; Largura da semente (LS): Aferidas por meio de um paquímetro de 10 sementes tomadas ao acaso; Espessura da semente (ES): Aferidas por meio de um paquímetro de 10 sementes tomadas ao acaso; Número de locos por vagem (NLV): quantidade de funículos em 10 vagens tomadas ao acaso; Número de sementes por vagem (NSV): quantidade de sementes em 10 vagens tomadas ao acaso; Massa de 100 grãos (MCG): refere-se ao peso de 100 grãos amostrados aleatoriamente, expresso em grama; Massa de 10 vagens (P10V): Massa de 10 vagens tomadas ao acaso; Produtividade de grãos (PROD): refere-se ao peso total de grãos na área da parcela em gramas, transformados para kg/ha.

4.2.4 Caracterização das trocas gasosas

Para as trocas gasosas, foi selecionada uma planta por parcela escolhida da área útil, com folhas saudáveis e sem amarelamento (figura 3). As trocas gasosas foram mensuradas na primeira folha plenamente expandida da planta, no período entre 8:00 e 10:30h, utilizando o modelo Li 6800 (*Portable Photosynthesis System* - LI) da LICOR®, utilizando-se radiação fotossinteticamente ativa (PAR) constante (1000 µmol fótons m^{-2} s^{-1}) acoplado a fluorômetro modelo LI-600. Foram avaliadas a taxa de fotossíntese líquida (A, µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}), a transpiração (E, mmol de H_2O/m^2s^{-1}), a concentração interna de CO_2 (Ci, µmol de CO_2/mol de ar), a concentração externa de CO_2 (Ca) e a condutância estomática (gs, mol de H_2O/m^2s^{-1}), a eficiência quântica do fotossistema II (ΦPSII) de plantas com 130 dias após a emergência.

Com base nestes dados, foram quantificadas a razão da concentração interna e externa de CO_2 (Ci/Ca), eficiência do uso da água (EUA; (A/E)), obtida a partir da razão entre fotossíntese líquida (A) e transpiração (E), eficiência intrínseca no uso da água (iEUA; (A/gs)), estimado a partir da razão entre fotossíntese líquida (A) e a condutância estomática (gs) e eficiência instantânea de carboxilação (A/Ci), obtido da razão da fotossíntese líquida e a concentração interna de CO_2.



Figura 3 - Esquematização da avaliação das trocas gasosas com analisador de gases infravermelho (IRGA) dos 16 genótipos de feijão-fava em campo. Teresina, 2025. Fonte: Miranda, 2025.

4.2.5 Pigmentos fotossintéticos

Outro parâmetro avaliado foram os pigmentos fotossintéticos, clorofila a, b e totais e carotenoides. Para avaliação seguiu-se o protocolo de Wellburn (1994), onde os pigmentos foram extraídos de três discos foliares de 1,0 cm² das plantas com 140 dias após a emergência. Os discos foram acondicionados em tubos de ensaio envoltos em papel alumínio, contendo solução de dimetilsulfóxido (DMSO) saturado com carbonato de cálcio. Após 72 h no escuro, os extratos foram incubados em banho-maria a 65°C por uma hora. A quantificação foi realizada em espectrofotômetro, nas absorvâncias de 665 nm, 649 nm e 480 nm. Os valores dos comprimentos de onda foram submetidos às seguintes fórmulas:

$$Chl_a = (12.47 \times A_{665} - 3.62 \times A_{649})$$

$$Chl_b = (25.06 \times A_{649} - 6.50 \times A_{665})$$

$$Chl_t = (7.15 \times A_{665}) + (18.71 \times A_{649})$$

$$Ca_r = (1000 \times A_{480} - 1.29 Chl_a - 53.78 Chl_b)/220.$$

4.2.6 Caracterização vegetativa

Para as avaliações estruturais da planta, observaram-se a massa fresca (MF, g), massa seca da planta (MS, g) e da folha (MSF, g), número de folhas (N), área foliar (AF, cm^2), conteúdo relativo de água (CRA, g cm^{-2}), área foliar específica (AFE, cm^2 g^{-1}) e índice de área foliar (IAF). A aferição baseou-se no método destrutivo, no qual houve a coleta de uma planta por parcela, a mesma submetida a análise das trocas gasosas com 140 dias após a emergência. Em seguida ocorreu a pesagem da massa fresca e a retirada das folhas, as quais passaram por captura de imagens para serem analisadas no software R, utilizando o pacote EBImage, o qual forneceu o número de folhas e área foliar. As demais variáveis foram aferidas por meio de métodos indiretos.

A avaliação da massa fresca e seca e massa foliar seca foram realizadas por meio da pesagem em balança analítica, com os valores expressos em gramas. De acordo com os dados de AF, MF e MSF, foram calculados a área foliar específica, expressa pela razão entre a área foliar e a massa seca das folhas (Benincasa, 2003), conteúdo relativo de água, o qual foi aferido com base na seguinte fórmula adaptada de Mantovani (1999): massa fresca - massa seca foliar / área foliar. O índice de área foliar foi estimado a partir da área foliar total/1600, unidade de área do solo, determinada em 40 cm x 40 cm.

4.2.7 Análise estatística

Os resultados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade (Levene) seguido da análise de variância (ANOVA). Nas situações onde foram encontradas significância estatística entre as interações, o teste de Scott-Knott a 5% foi aplicado. Os dados que não atenderam aos pressupostos de normalidade foram transformados utilizando o modelo Box-Cox.

Com objetivo de comparar o desempenho dos genótipos aplicou-se uma análise de Heatmap por meio da utilização de um genótipo de referência para a obtenção do desempenho relativo (DR) de cada genótipo avaliado na respectiva variável. O genótipo de referência selecionado foi a variedade local, cultivada no estado do Piauí, VG5. O valor foi obtido a partir da fórmula:

DR = desempenho do genótipo X para variável Y/Desempenho do genótipo referência para variável Y.

Após este momento, os dados seguiram para análise de componentes principais (PCA), com a construção do biplot das variáveis correlacionadas de maior impacto dentro dos 16 genótipos. Para a sua elaboração, as variáveis menos correlacionadas e que concentraram menor variância foram excluídas.

Ademais, para a construção do ranking de desempenho alinhado aos interesse do programa de melhoramento em selecionar materiais produtivos e com eficiência fisiológica sob condição de estresse térmico, empregou-se o índice de seleção Mulamba e Mock (1978), para variáveis: produtividade, massa de cem grãos, número de dias para floração e maturação, eficiência quântica do fotossistema II, fotossíntese líquida, clorofilas a, b e totais e carotenóides. Para todas as variáveis foram atribuídos pesos econômicos iguais, com valor unitário (peso = 10), uma vez que o objetivo foi conferir importância equivalente aos caracteres agronômicos, fisiológicos e de pigmentação no ranqueamento dos genótipos sob estresse térmico. Os genótipos foram então hierarquizados com base na soma de suas posições relativas em cada variável, do mais tolerante ao mais sensível ao estresse térmico.

Essas análises estatísticas e confecções gráficas foram realizadas pelo software R, versão 4.5.1 (R development core team, 2008), utilizando os pacotes ExpDes.pt, factoMineR, factoextra e metan, também os programas SAS e GENES (Cruz *et al*., 2013), e SigmaPlot®14.0 (Systat Software, Chicago, IL, USA).

4.3 Resultados

O regime térmico observados ao longo do ciclo da cultura estão representados na figura 04, a qual apresenta as temperaturas máximas, médias e mínimas no intervalo compreendido entre 03 de fevereiro e 01 de agosto, com medições realizadas em espaçamento médio de sete dias. A análise do perfil climático revelou que as maiores temperaturas registradas se concentraram no período de maio a julho, com valores máximos variando entre 34,0 °C e 36,5 °C. Esse intervalo coincidiu com as fases fenológicas críticas de florescimento e maturação das vagens.



Figura 4 - Temperatura máxima, mínima e média mensal em Teresina-PI durante o período de fevereiro de 2025 a agosto de 2025 (Airport, 2025; ITERES26, 2025).

Mediante a análise de variância (ANOVA) aplicada às 34 variáveis avaliadas, constatou-se a existência de diferenças significativas entre os genótipos cultivados sob condição de estresse. Conforme apresentado na tabela 3, o teste F revelou efeitos significativos a 1% e 5% de probabilidade para a maioria dos caracteres analisados, indicando expressiva variabilidade fenotípica entre os genótipos. A significância estatística observada para a maioria das variáveis possibilitou a realização de testes de comparação de médias, o Scott-Knott a 5% e análises multivariadas.

Tabela 3 - Resultados da análise de variância para as variáveis estudadas em 16 genótipos de feijão-fava: número de dias para floração (NDF), número de dias para maturação (NDM), comprimento da vagem (CV), largura da vagem (LV), espessura da vagem (EV), número de lóculos por vagem (NLV), número de sementes por vagem (NSV), comprimento da semente (CS), largura da semente (LS), espessura da semente (ES), peso de 10 vagens (P10V), massa de cem grãos (MCG), produtividade de grãos (PROD), massa fresca (MF), massa seca (MS), massa seca

foliar (MSF), área foliar (AF), número de folhas (N), área foliar específica (AFE), conteúdo relativo de água (CRA), índice de área foliar (IAF), eficiência quântica do fotossistema II (ΦPSII), fotossíntese líquida (A), transpiração (E), concentração de CO_2 interna (Ci), razão da concentração interna e externa de CO_2 (Ci/Ca), condutância estomática (gs), clorofila a (Chl_a), clorofila b (Chl_b), clorofila total (Chl_t), carotenóides (Ca_r), eficiencia do uso da água (EUA), eficiência intrínseca no uso da água (iEUA), eficiência instantânea de carboxilação (A/Ci), em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Q.M.							
Fonte de variação	NDF (dias)	NDM (dias)	CV (mm)	LV (mm)	EV (mm)	NLV	NSV
Bloco	22,15	5,77	17,18	0,305	0,397	0,060	0,58
Genótipo	497,77**	239,88**	256,76**	4,066**	1,209*	0,883^{ns}	0,17^{ns}
CV (%)	8,29	8,1	6,25	5,18	7,48	9,91	13,22
Fonte de variação	CS (mm)	LS (mm)	ES (mm)	P10V (g)	MCG (g)	PROD (kg/ha)	MF (g)
Bloco	0,258	0,113	0,064	6,126	33,91	14627	996,5
Genótipo	9,82**	2,851**	0, 566**	130,345**	641,12**	43597**	3872,3**
CV (%)	6,89	7,28	5,85	9,05	13,26	45,09	9,91
Fonte de variação	MS (g)	MSF (g)	AF (cm²)	N	AFE (cm² g^{-1})	CRA (g cm^{-2})	IAF
Bloco	326,54	46,46	1549120	569,04	439,22	0,0047	1,575
Genótipo	259,99**	39,61**	2735276**	574,04**	676,26**	1,084**	0,738**
CV (%)	9,55	16,35	8,31	8,05	13,06	21,18	15
Fonte de variação	ΦPSII	A (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	E (mmol H_2O m^{-2} s^{-1})	Ci	Ci/Ca	gs (mol H_2O m^{-2} s^{-1})	Chl_a (µg/g)
Bloco	0,013	9,97	11,80	1621,73	0,011	0,0014	1093211
Genótipo	0,0228**	15,72**	17,05**	398,37^{ns}	0,0037^{ns}	0,0108**	752984**
CV (%)	18,09	9,41	9,43	7,62	8,28	9,68	8,38
Fonte de variação	Chl_b (µg/g)	Chl_t (µg/g)	Ca_r (µg/g)	EUA	iEUA	A/Ci	
Bloco	705384	1440004	92789	0,1392	0,00015	200,65	
Genótipo	1556540**	2582221**	131367**	0,021**	0,00019**	112,19**	
CV (%)	8,63	6,97	8,14	5,23	12,06	13,07	

Note: ** significativos a 1 % de probabilidade; ^{ns} não-significativo, Q.M. quadrado médio.

4.3.1 Desempenho do crescimento vegetativo

Os resultados da avaliação do crescimento vegetativo da planta foram submetidos ao teste de Scott-Knott (tabela 4). As variáveis demonstraram a formação de diferentes grupos, indicando a plasticidade fenotípica do feijão-fava sob estresse térmico. O genótipo H25-58 apresentou o maior valor médio de massa fresca (MF), ultrapassando 200 g, sendo

significativamente superior aos demais. A maioria dos genótipos apresentou valores intermediários, situando-se entre 80 g e 120 g. Entre os menores valores médios destacaram-se H81-32, H25-64 e VG5, próximos de 60 g, caracterizando genótipos de baixo acúmulo de biomassa fresca sob estresse.

O maior valor médio de massa seca (MS) foi observado em H25-58, atingindo aproximadamente 45 g, e sendo o único a compor o grupo estatístico distinguido dos demais, em contrapartida os menores valores são H81-32, seguido pelo H81-34, VG5 e H25-64.

De modo geral, os resultados evidenciam a superioridade dos genótipos H25-58 e UFPI-1356 na produção de biomassa sob estresse térmico (Figura 5 e tabela 4), tanto em massa fresca quanto em matéria seca, enquanto outros genótipos apresentaram desempenho apenas intermediário ou reduzido. Estes resultados fornecem respostas relacionadas à alocação dos fotoassimilados, uma vez que as plantas foram coletadas no período de enchimento dos grãos.

A área foliar (AF) revelou uma tendência semelhante, o qual plantas com maior acúmulo de biomassa possuíam folhas com maiores áreas, assim os genótipos H25-58 e UFPI-1356 se sobressaíram aos demais.

Tabela 4 - Teste de Scott-Knott, para os caracteres: massa fresca (MF), massa seca (MS), massa seca foliar (MSF), área foliar (AF), número de folhas (N), área foliar específica (AFE), Conteúdo Relativo de Água (CRA), índice de área foliar (IAF), em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

	Parâmetros							
Genótipos	MF (g)	MS (g)	MSF (g)	N	AFE (cm^2 g^{-1})	AF (cm^2)	CRA (g cm^{-2})	IAF
VG5	61,38 e	17,00 e	5,33 d	21,67 f	46,60 d	775,10 g	2,18 b	0,48 e
UFPI – 1356	106,62 c	34,46 b	13,97 b	70,78 a	100,15 a	3528,73 a	0,94 c	2,38 a
H25-53	85,06 d	20,20 d	7,72 d	35,00 d	65,87 b	935,52 f	1,32 c	0,94 d
H25-54	87,48 d	21,76 d	7,54 d	34,00 d	49,48 d	1057,26 f	1,63 b	0,66 e
H25-56	100,91 c	22,43 d	9,02 c	33,67 d	46,05 d	1048,23 f	2,02 b	0,76 d
H25-57	90,69 d	16,69 e	7,11 d	37,67 d	58,09 c	1038,11 f	1,53 c	0,75 d
H25-58	202,49 a	44,92 a	18,60 a	68,00 a	75,92 b	3587,04 a	1,97 b	1,67 b
H25-63	88,90 d	16,98 e	6,37 d	31,33 e	69,38 b	1291,02 e	1,05 c	1,34 c

H25-64	64,31 e	18,67 e	6,81 d	31,00 e	65,00 b	1025,14 f	0,96 c	0,76 d
H25-66	96,10 d	34,09 b	12,93 b	49,33 b	75,66 b	2747,80 b	1,10 c	1,25 c
H25-67	100,86 c	25,07 d	10,25 c	37,33 d	40,83 d	980,86 f	2,53 a	0,61 e
H81-32	49,14 e	10,75 f	5,09 d	29,00 e	67,99 b	739,29 g	0,66 c	0,57 e
H81-33	117,39 c	29,60 c	8,71 c	44,33 c	53,14 c	1583,52 d	2,04 b	0,87 d
H81-34	83,49 d	15,28 e	8,69 c	34,67 d	60,25 c	1002,88 f	0,93 c	0,76 d
H94-30	145,76 b	36,83 b	12,88 b	53,33 b	57,90 c	2251,65 c	2,56 a	1,19 c
H94-31	83,70 d	22,95 d	7,51 d	30,00 e	46,80 d	976,45 f	1,64 b	0,60 e

Observando o Heatmap (figura 5), o genótipo referência apresentou valores reduzidos quanto aos aspectos de crescimento vegetativo, sendo ultrapassado pelos demais genótipos. Todavia, a variável em que mais se destacou foi o CRA, em que a variedade tradicional concentrou a maior média, ficando atrás somente das linhagens H94-30 e H25-67.

Ao avaliar o contraste entre o desempenho vegetativo das variedades tradicionais avaliadas, nota-se que a VG5 apresentou baixo desenvolvimento vegetativo, mas apresentou controle hídrico refinado e folhas mais espessas como destacado pela AFE, em contrapartida, a UFPI-1356 contou com estruturas robustas e menor teor hídrico em suas estruturas vegetativas bem como altos valores de AFE, evidenciando folhas menos espessas.

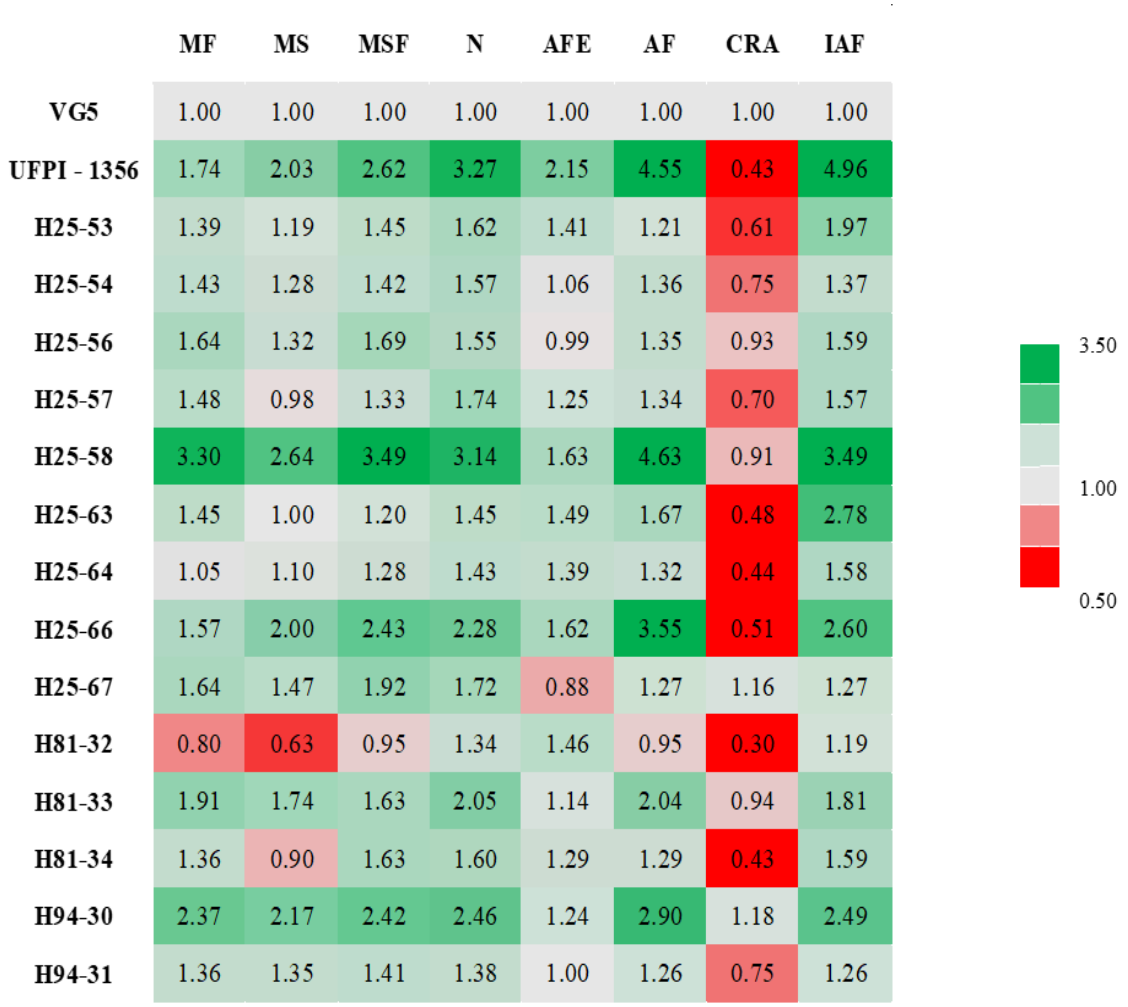


Figura 5 - Heatmap das características foliares de 16 genótipos de feijão-fava. O número dentro da caixa e as diferentes intensidades de vermelho e verde expressam a magnitude da alteração em termos de aumento/diminuição em relação à referência. MF: Massa fresca; MS: Massa seca; MSF: Massa seca foliar; N: Número de folhas; AFE: Área foliar específica; AF: Área foliar; CRA: Conteúdo relativo de água; IAF: Índice de área foliar. Teresina-PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

4.3.2 Desempenho agronômico

Os resultados submetidos ao teste de Scott-Knott (tabela 5), demonstraram a formação de diferentes grupos, indicando a diversidade no comportamento dos genótipos cultivados sob altas temperaturas. Para o número de dias para o início da floração (NDF), os maiores valores foram registrados em UFPI-1356 e VG5, ambos com média próxima a 90 dias. Todavia, a maioria das linhagens concentraram-se entre 50 e 60 dias, indicando a precocidade nestes genótipos, indicativo do sucesso das sucessivas seleções priorizando essa característica nas gerações antecessoras.

O número de dias para a maturação (NDM), apresentou os maiores valores médios em UFPI-1356, H25-53 e VG5, ambos próximos de 125 dias. A maioria dos genótipos apresentou valores intermediários, entre 100 e 115 dias, o menor ciclo foi registrado em H25-56, com maturação em torno de 90 dias.

Os genótipos UFPI-1356 e VG5 destacaram-se consistentemente no grupo superior para a maioria das variáveis relacionadas ao tamanho das vagens e sementes. As linhagens H25-64, H25-58, H25-57, H25-53, H94-31, H25-63, H94-30, H25-56, H81-33, H25-67, H81-34, H25-66 e H25-54, formaram um grupo de desempenho inferior para a maioria dessas características, com exceção do número de lóculos por vagem (NLV) e número de sementes por vagem (NSV) por vagem, para os quais não houve formação de grupos estatisticamente distintos.

A produtividade (PROD) contou com um coeficiente de variação (CV) elevado, com 45,09%, apesar disso, vale ressaltar a peculiaridade do caráter, o qual é controlado por muitos genes e tem uma alta influência ambiental. Nesta variável o genótipo H81-32, exibiu média superior a 600,0 kg ha^{-1}, diferindo significativamente dos demais. O menor desempenho foi observado em VG5, com valor médio de aproximadamente 120,0 kg ha^{-1}.

Tabela 5 - Teste de Scott-Knott, para os caracteres: número de dias para floração (NDF), número de dias para maturação (NDM), comprimento da vagem (CV), largura da vagem (LV), espessura da vagem (EV), comprimento da semente (CS), largura da semente (LS), espessura da semente (ES), número de lóculo por vagem (NLV), número de sementes por vagem (NSV), massa de 100 grãos (MCG), peso de 10 vagens (P10V) e produtividade (PROD) em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

	Parâmetros												
Genótipos	NDF (dias)	NDM (dias)	CV(cm)	LV(cm)	EV (cm)	NLV	NSV	CS (cm)	LS (cm)	ES (cm)	P10V (g)	MCG (g)	PROD (kg ha^{-1})
VG5	83,33 a	113,67 a	87,85 a	18,37 a	10,49 a	2,83	2,6	16,78 a	10,55 a	6,26 a	29,68 b	65,32 b	124,26 c
UFPI-1356	85,67 a	123,3 a	83,78 a	17,58 a	10,54 a	3,23	3	16,55 a	11,18 a	6,25 a	33,73 a	81,59 a	199,22 c
H25-53	68,33 b	111,00 a	56,19 b	14,77 b	8,23 b	2,67	2,27	11,51 b	8,35 b	5,10 b	12,76 d	30,18 d	221,79 c
H25-54	54,00 c	98,67 b	59,42 b	15,02 b	8,66 b	2,7	2,13	10,86 c	7,79 b	5,08 b	10,81 d	28,25 d	162,83 c
H25-56	46,00 d	87,67 b	56,38 b	13,75 b	8,92 b	2,73	2,5	10,52 c	7,46 b	4,90 b	11,15 d	26,95 d	311,90 c
H25-57	60,00 c	103,3 b	56,73 b	14,39 b	8,69 b	2,63	2,13	11,99 b	8,91 b	5,06 b	11,21 d	33,99 d	161,46 c
H25-58	65,00 c	103,0 b	61,09 b	14,70 b	8,85 b	2,83	2,5	11,87 b	8,51 b	5,15 b	13,04 d	33,91 d	200,48 c

H25-63	59,67 c	102,7 b	63,93 b	15,67 b	8,67 b	2,97	2,62	12,02 b	8,33 b	5,22 b	15,38 c	33,39 d	159,31 c
H25-64	54,67 c	94,00 b	59,21 b	15,28 b	8,92 b	2,93	2,53	10,27 c	7,50 b	5,14 b	11,69 d	26,31 d	384,88 b
H25-66	43,33 d	97,00 b	59,28 b	15,63 b	9,12 b	2,87	2,33	12,10 b	8,74 b	4,95 b	14,54 c	38,84 c	213,93 c
H25-67	61,00 c	102,6 b	60,27 b	15,01 b	8,60 b	2,73	2,17	12,08 b	8,46 b	4,82 b	12,43 d	35,73 d	159,87 c
H81-32	44,00 d	95,67 b	62,68 b	15,87 b	9,54 b	2,83	2,37	12,56 b	9,15 b	5,01 b	13,38 d	44,65 c	615,07 a
H81-33	50,67 d	98,33 b	64,18 b	15,62 b	9,35 b	3,07	2,57	12,08 b	8,79 b	4,83 b	14,33 c	35,38 d	327,41 c
H81-34	48,67 d	94,00 b	59,27 b	14,68 b	9,09 b	3	2,27	11,83 b	8,46 b	5,02 b	12,63 d	32,25 d	275,07 c
H94-30	45,00 d	92,00 b	57,49 b	15,02 b	9,29 b	2,6	2,13	12,03 b	8,29 b	5,46 b	12,91 d	38,44 c	221,57 c
H94-31	62,33 c	104,6 b	65,81 b	16,33 b	8,86 b	2,73	2,23	12,83 b	8,84 b	5,26 b	15,78 c	43,09 c	2.1 c

A partir da comparação e visualização dos caracteres morfológicos das sementes e vagens por meio do Heatmap (figura 6), notou-se que houve uma distinção significativa entre as linhagens e as variedades tradicionais. Para os caracteres de precocidade, número de dias para o início do florescimento e maturação, os genótipos UFPI-1356 e VG5 apresentaram os ciclos mais longos, todavia, exibiram dimensões de vagens e sementes superiores. Em contrapartida, as linhagens, obtiveram um ciclo vegetativo mais curto, porém, apresentaram dimensões de vagens e sementes menores e contaram com as maiores proporções de produtividade.

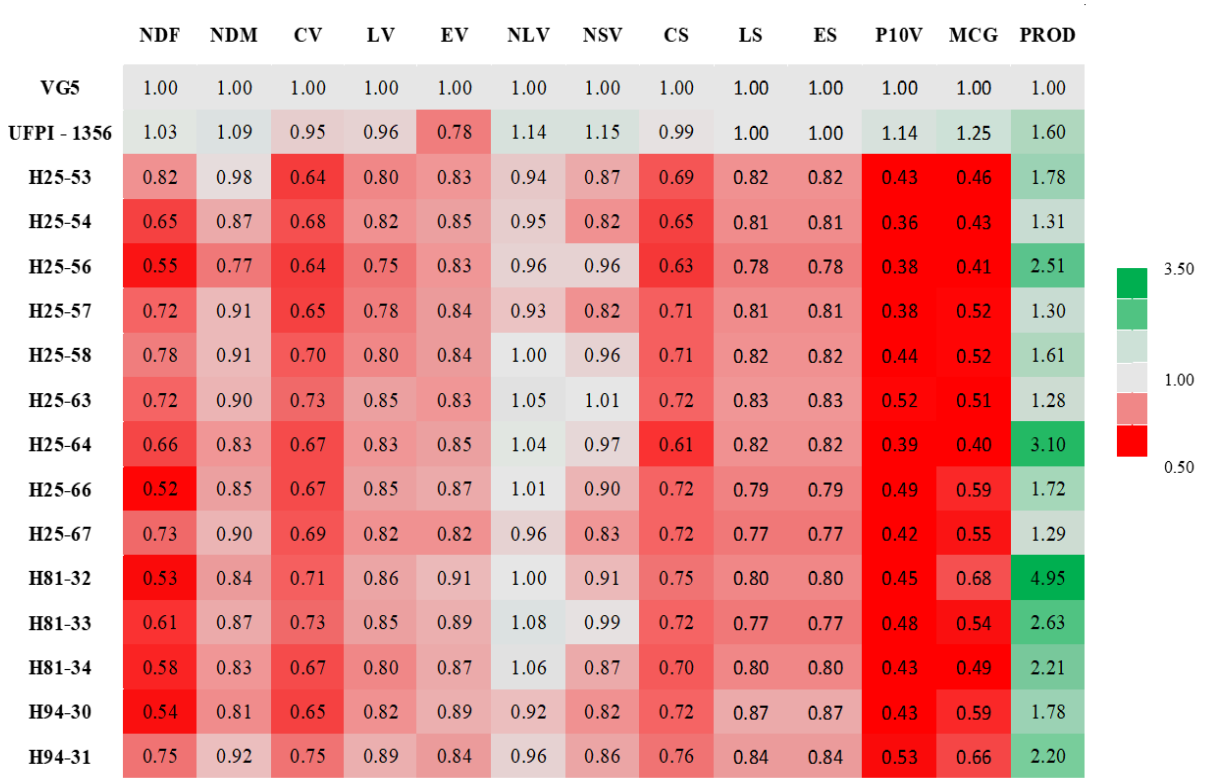


Figura 6 - Heatmap das características de rendimento de 16 genótipos de feijão-fava. O número dentro da caixa e as diferentes intensidades de vermelho e verde expressam a magnitude da alteração em termos de aumento/diminuição em relação à referência,. CS: Comprimento da semente; CV: Comprimento da vagem; ES: espessura da semente; EV: Espessura da vagem; LS: Largura da semente; LV: Largura da vagem; MCG: Massa de 100 grãos; NDF: número de dias para o início da floração; NDM: Número de dias para maturação; NLC: Número de lóculos por vagem; NSV: Número de sementes por vagem; P10V: Peso de 10 vagens; PROD: Produtividade. Teresina-PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

4.3.3 Desempenho fisiológico

As variáveis de desempenho fisiológico apresentaram a formação de grupos distintos por meio do teste Skott Knott (tabela 6). A influência do estresse térmico na taxa de assimilação fotossintética, evidenciou a formação de grupos distintos, destacando-se os genótipos H25-67, H25-64 e H94-31, em contrapartida ao desempenho das variedades tradicionais.

A razão Ci/Ca e a concentração interna de CO_2, não demonstraram variação significativa entre os genótipos, o que indica relativa estabilidade desses parâmetros mesmo sob estresse. Já a condutância estomática evidenciou contrastes claros, com UFPI-1356, VG5 e o H81-32 com os menores valores, enquanto que o H25-67, H25-57 e H25-54 mantiveram os maiores valores de condutância estomática.

O parâmetro mais variável foi a eficiência quântica do fotossistema II (ΦPSII), com CV de 33,2%, onde genótipos como H25-64, H25-54 e H94-31 mostraram maior eficiência fotoquímica, enquanto H81-34 teve o menor desempenho. A eficiência no uso da água variou entre os genótipos, mas não apresentou diferença significativa, no qual destacaram-se os genótipos VG5 e H81-34 que apresentaram maior capacidade de fixar CO_2 por unidade de água transpirada.

Para os teores de clorofila a, b, totais e carotenoides houve a presença de diferenças significativas entre os genótipos, destacando-se a linhagem H94-31 concentrando os maiores teores para os pigmentos, assim como o genótipo VG5.

Tabela 6 - Teste de Scott-Knott, para os caracteres: eficiência quântica do fotossistema II (ΦPSII), fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (gs); Eficiência no uso da água (EUA), eficiência na carboxilação (A/Ci), Eficiência intrínseca no uso da água (iEUA), clorofila a (chl_a), clorofila b (chl_b), clorofilas totais (chl_t), carotenoides (ca_r), concentração de CO_2 interna (Ci), razão da concentração interna e externa de CO_2 (Ci/Ca), em 16 genótipos de feijão-fava. Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

	Parâmetros											
Genótipos	ΦPHYII	A (µmol CO_2 m^{-2} s^{-1})	E (mmol H_2O m^{-2} s^{-1})	gs (mol H_2O m^{-2} s^{-1})	EUA	iEUA	A/Ci	Ci/Ca	chl_a (µg/g)	chl_b(µg/g)	chl_t (µg/g)	ca_r (µg/g)
VG5	0,49 a	6,55 e	5,51 d	0,15 d	1,23 a	0,03 c	46,70 b	0,64	4378,51 a	2279,53 c	6301,93 c	995,39 b
UFPI-1356	0,49 a	10,86 c	9,97 c	0,18 d	1,07 b	0,04 b	61,92 a	0,67	3084,90 c	1586,56 d	4334,71 d	377,39 e
H25-53	0,54 a	10,69 c	11,80 b	0,25 b	0,91 c	0,04 c	44,01 b	0,73	3205,11 c	3066,02 b	5902,81 c	665,32 d
H25-54	0,57 a	13,15 b	13,36 a	0,32 a	0,99 c	0,05 a	41,08 b	0,69	3463,43 c	3025,46 b	6193,26 c	768,44 c
H25-56	0,45 b	14,62 a	14,22 a	0,32 a	1,03 b	0,05 a	45,21 b	0,74	3411,74 c	3721,19 a	6889,18 b	706,95 d
H25-57	0,52 a	13,30 b	13,88 a	0,31 a	0,91 c	0,05 a	42,48 b	0,73	3513,98 c	2822,69 c	6308,64 c	910,48 b
H25-58	0,40 b	9,58 c	9,48 c	0,18 d	1,02 b	0,03 c	54,30 a	0,67	3956,52 b	4249,88 a	8115,46 a	670,29 d
H25-63	0,56 a	9,09 d	9,84 c	0,19 c	0,92 c	0,03 c	46,93 b	0,72	2998,83 c	3072,51 b	6156,10 c	765,13 c
H25-64	0,57 a	13,07 b	13,06 a	0,27 b	1,06 b	0,04 b	48,53 b	0,72	3690,57 c	3455,49 b	6841,39 b	800,11 c
H25-66	0,55 a	10,68 c	10,75 b	0,23 c	0,95 c	0,04 b	46,41 b	0,66	3870,35 b	2404,94 c	6205,11 c	844,06 c
H25-67	0,50 a	14,38 a	13,13 a	0,30 a	1,10 b	0,05 a	47,25 b	0,73	3114,56 c	3293,04 b	6030,75 c	609,40 d
H81-32	0,42 b	8,60 d	8,27 c	0,16 d	1,06 b	0,04 c	53,70 a	0,66	4030,47 b	2480,75 c	6186,04 c	633,60 d
H81-33	0,45 b	8,80 d	8,48 c	0,20 c	1,06 b	0,03 c	43,74 b	0,66	3330,18 c	3944,92 a	7250,86 b	664,69 d

H81-34	0,26 c	10,14 c	8,57 c	0,18 d	1,15 a	0,04 c	55,37 a	0,64	3484,49 c	2450,84 c	6032,34 c	809,54 c
H94-30	0,62 a	12,64 b	12,22 b	0,26 b	1,04 b	0,05 a	47,94 b	0,67	3157,21 c	3807,20 a	6050,66 c	646,15 d
H94-31	0,58 a	11,61 b	11,42 b	0,20 c	1,02 b	0,04 b	59,52 a	0,68	4784,94 a	3703,65 a	8332,24 a	1343,77 a

O Heatmap (figura 7) evidencia o desempenho reduzido das variedades tradicionais, em especial a VG5, com taxa de assimilação de CO_2, transpiração e condutância estomática ultrapassada por todas as demais. Todavia, devido ao seu sucesso no controle hídrico, foi o genótipo com a maior taxa de assimilação de CO_2 por água perdida (EUA) e apresentou valor elevado no comparativo para a variável da eficiência da carboxilação, indicando o sucesso e vigor da enzima Rubisco (ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase). Alinhado a estes resultados o genótipo referência apresentou ainda alta concentração de pigmentos fotossintéticos em especial a classe dos carotenoides e clorofila a.

Por outro lado a variedade tradicional UFPI-1356, apresentou os índices de área foliar elevados, mas manteve as menores proporções de pigmentos, soma-se a isso a presença da elevada taxa de área foliar específica, referindo-se a espessura das folhas. Tais resultado sugerem que o genótipo investiu em possuir folhas maiores e mais finas, como consequência os pigmentos se dissiparam ao longo desta estrutura. Diferentemente da linhagem H25-58, também com as maiores dimensões de área foliar, mas que concentrou valores elevados de pigmentos, indicando maior concentração destes pigmentos por unidade de área.

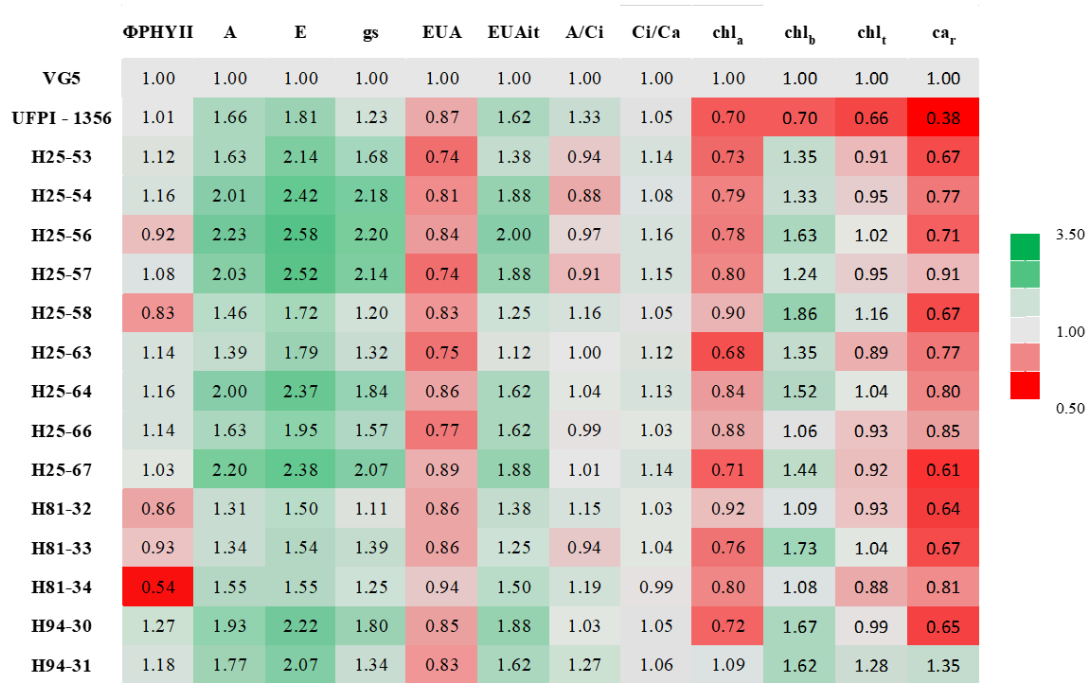


Figura 7 - Heatmap das características fisiológicas de 16 genótipos de feijão-fava O número dentro da caixa e as diferentes intensidades de vermelho e verde expressam a magnitude da alteração em termos de aumento/diminuição em relação à referência. PHYII: Eficiência quântica do fotossistema II.A: Taxa de assimilação de CO_2; E: Transpiração; A/Ci: gs: condutância estomática; Taxa de carboxilação; EUA: Eficiência no uso da água; iEUA: Eficiência intrínseca no uso da água; CiCa: razão da concentração de CO_2; chl_a: Clorofila a; chl_b: Clorofila b; chl_t: Clorofilas totais; ca_r: Carotenoides; Teresina-PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

4.3.4 Análises multivariadas

A partir da análise de componentes principais, obtiveram-se os autovalores e porcentagens da variância explicada por cada componente. No entanto, com a ocorrência de componentes subsequentes (CP5 ao CP16), com altos valores de variância evidenciou a presença de variáveis pouco correlacionadas. Para contornar este problema, buscou-se a seleção somente das variáveis que mais contribuíram com variância explicada nos primeiros componentes.

Com base neste critério, eliminou-se as variáveis que concentravam sua explicação nos componentes menos significativos, resultando em um conjunto mais correlacionado. As variáveis eliminadas foram: eficiência quântica do fotossistema II e concentração relativa de água. Após esta filtragem, os quatro componentes iniciais passaram a concentrar 80,7% da variância explicada, atestando a efetividade da seleção para discriminação dos genótipos.

No biplot produzido (figura 08), com base nos dois primeiros componentes, as variedades tradicionais UFPI-1356 e VG5 isolaram-se das demais linhagens, demonstrando divergência comportamental quando cultivadas sob estresse térmico. Além disso, as linhagens distribuíram-se de maneira oposta aos caracteres do desenvolvimento da vagem e do grão, correlacionando-se de maneira prevalente aos caracteres de pigmentos fotossintéticos, trocas gasosas e produtividade.

A linhagem H25-58, distanciou-se e agrupou-se com as variáveis de desempenho vegetativo, destacando o comportamento prevalente deste material, contrapondo a produtividade, destacando que o genótipo priorizou o crescimento em detrimento da produtividade, de maneira similar a UFPI-1356. Outrossim, as linhagens H81-32, H25-64 e H94-31 evidenciaram um comportamento oposto, priorizando aspectos produtivos em detrimento aos de desenvolvimento vegetativo. Além disso, a linhagem H25-64, além de se concentrar próxima ao vetor de produtividade, também se aproximou aos vetores de eficiência fisiológica

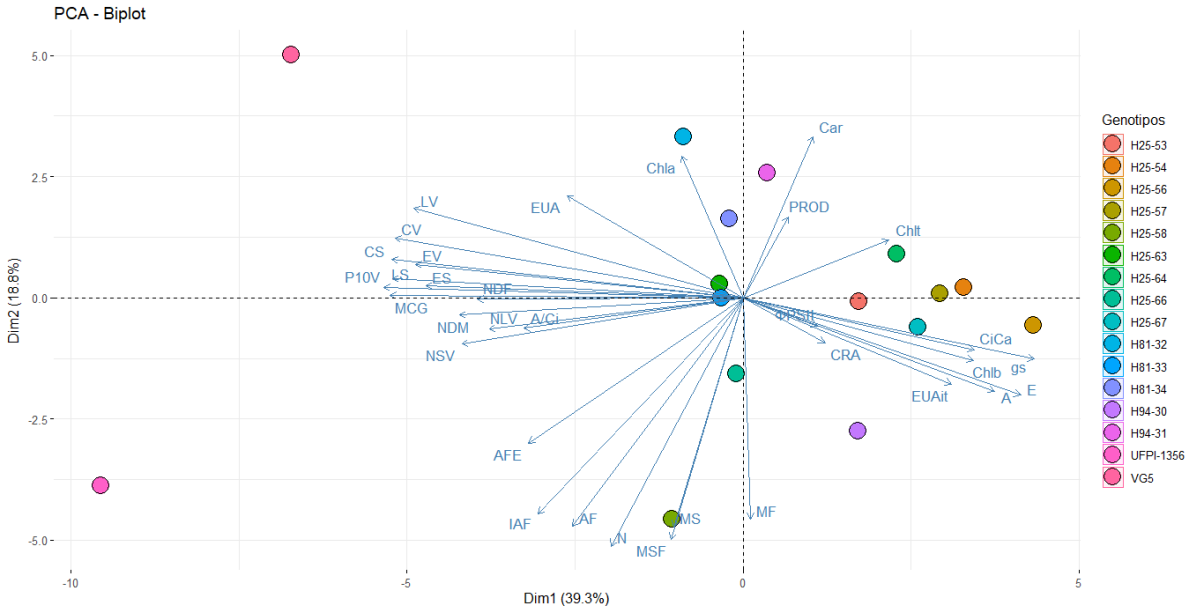


Figura 8 - Biplot das variáveis estudadas para os genótipos de feijão-fava cultivados em condições de altas temperaturas. CS: Comprimento da semente; CV: Comprimento da vagem; ES: espessura da semente; EV: Espessura da vagem; LS: Largura da semente; LV: Largura da vagem; MCG: Massa de 100 grãos; NDF: número de dias para o início da floração; NDM: Número de dias para maturação; NLV: Número de locus por vagem; NSV: Número de sementes por vagem; P10V: Peso de 10 vagens; PROD: Produtividade; A: Taxa de assimilação de CO_2; CiCa: razão da concentração de CO_2; chla: Clorofila a; chlb: Clorofila b; chlt: Clorofilas totais; car: Carotenoides; E: Transpiração; A/Ci: Taxa de carboxilação; EUA: Eficiência no uso da água; iEUA: Eficiência intrínseca no uso da água; gs: condutância estomática; AF: Área foliar; AFE: área foliar específica; IAF: Índice de área foliar; MF: Massa fresca; MSF: Massa seca foliar; MS: Massa seca: N: Número de folhas. Teresina-PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

4.3.5 Índice de seleção

Diante disso, partindo-se do objetivo de avaliar genótipos de feijão-fava simultaneamente tolerantes e produtivos, por meio da atribuição de pesos às variáveis fisiológicas e da priorização do desempenho produtivo, foi empregado o índice de seleção de Mulamba e Mock (1978), o qual possibilitou ponderar as variáveis de acordo com sua importância relativa e, a partir desta ponderação, hierarquizar os genótipos avaliados. Os genótipos foram então ranqueados da seguinte forma: H25-64, H94-31, H25-56, H94-30, H25-57, H25-66, H25-54, H81-33, H25-58, H25-67, H81-32, H81-34, H25-53, H25-63, VG5 e UFPI-1356 (tabela 7).

Tabela 7 - Ordenamentos, sentido de seleção e as médias das progênies avaliadas de feijão-fava sob altas temperaturas, baseadas no índice de seleção de ranks de Mulamba e Mock para as variáveis: número de dias para a floração (NDF);

número de dias para a maturação (NDM), massa de cem grãos (MCG); produtividade (PROD); eficiência quântica do fotossistema II (ΦPHYII); fotossíntese líquida (A); clorofila a (Chla); clorofila b (Chlb); clorofilas totais (Chlt); e carotenoides (Car). Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Posição	Genótipos	NDF (dias)	NDM (dias)	MCG (g)	PROD (kg/ha)	ΦPHYII	A (umol CO_2 m^{-2} s^{-1})	Chla (ug/g)	Chlb (ug/g)	Chlt (ug/g)	Car (ug/g)
		Inferior	Inferior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior
1°	H25-64	54,67	94,0	26,31	384,88	0,57	13,07	3690,57	3455,49	6841,39	800,11
2°	H94-31	62,33	104,6	43,09	273,32	0,58	11,61	4784,94	3703,65	8332,24	1343,77
3°	H25-56	46,0	87,67	26,95	311,9	0,45	14,62	3411,74	3721,19	6889,18	706,95
4°	H94-30	45,0	92,0	38,44	241,57	0,62	12,64	3157,21	3807,2	6050,66	646,15
5°	H25-57	60,0	103,3	33,99	161,46	0,52	13,3	3513,98	2822,69	6308,64	910,48
6°	H25-66	43,33	97,0	38,84	213,93	0,55	10,68	3870,35	2404,94	6205,11	844,06
7°	H25-54	54,0	98,67	28,25	162,83	0,57	13,15	3463,43	3025,46	6193,26	768,44
8°	H81-33	50,67	98,33	35,38	327,41	0,45	8,8	3330,18	3944,92	7250,86	664,69
9°	H25-58	65,0	103,0	33,91	200,48	0,4	9,58	3956,52	4249,88	8115,46	670,29
10°	H25-67	61,0	102,6	35,73	159,87	0,5	14,38	3114,56	3293,04	6030,75	609,4
11°	H81-32	44,0	95,67	44,65	615,07	0,42	8,60	4030,47	2480,75	6186,04	633,6
12°	H81-34	48,67	94,0	32,25	275,07	0,26	10,14	3484,49	2450,84	6032,34	809,54
13°	H25-53	68,33	111,0	30,18	221,79	0,54	10,69	3205,11	3066,02	5902,81	665,32
14°	H25-63	59,67	102,7	33,39	159,31	0,56	9,09	2998,83	3072,51	6156,1	765,13
15°	VG5	83,33	113,67	65,32	124,26	0,49	6,55	4378,51	2279,53	6301,93	995,39
16°	UFPI-1356	85,67	123,3	81,59	199,22	0,49	10,86	3084,9	1586,56	4334,71	377,29

4.4 Discussão

O cultivo de feijões sob condições de estresse térmico impõe restrições fisiológicas e metabólicas que se manifestam de forma heterogênea entre os genótipos, refletindo estratégias adaptativas distintas de investimento em biomassa, controle hídrico e partição de fotoassimilados (Suárez *et al*., 2020; Soltani *et al*., 2019). A variabilidade fenotípica significativa detectada entre os genótipos avaliados para a maioria dos caracteres analisados evidencia que a tolerância ao estresse térmico não é uma resposta uniforme, mas um conjunto de estratégias alternativas com implicações distintas sobre o rendimento.

4.4.1 Estratégias de crescimento sob estresse térmico

As variações morfológicas observadas entre os genótipos refletem estratégias adaptativas distintas de investimento em biomassa sob altas temperaturas. A variedade tradicional UFPI-1356 destacou-se consistentemente pelo maior acúmulo de biomassa fresca e seca, maior AF e IAF, características historicamente selecionadas por agricultores como indicadores de robustez e adaptação ao ambiente de cultivo (Garcia *et al*., 2021; Lopes *et al*., 2024). Entretanto, esse vigor vegetativo impõe um custo hídrico elevado, evidenciado pela redução acentuada no CRA dessa variedade, corroborando com o que já se tem na literatura em que uma grande AF sob estresse térmico demanda uma taxa transpiratória que pode comprometer o equilíbrio hídrico da planta (Hočevar; Vuleta; Jovanović, 2025).

Em contrapartida, o genótipo VG5 e a linhagem H25-67 demonstraram uma estratégia alternativa de conservação de recursos, apresentando área foliar reduzida associada a elevado CRA, indicando um mecanismo de maior eficiência no controle da perda hídrica sob estresse térmico, assim como destacado por Sadok, Lopez e Smith (2020). Altos valores de CRA associam-se a mecanismos eficientes de ajuste osmótico via síntese de prolina e açúcares compatíveis, contribuindo para a modulação indireta do metabolismo de espécies reativas de oxigênio (Raza *et al*., 2023).

As variedades tradicionais, assim como algumas linhagens com produtividade reduzida destacaram-se para algumas variáveis, assim como a produção excessiva de estruturas vegetativas ou ainda uma concentração elevada de água, provavelmente mantida por um alto custo de osmólitos. Essa plasticidade fenotípica observada evidência e corrobora com os resultados da literatura da diversidade genética da cultura do feijão-fava sob altas

temperaturas, sendo fonte inestimável de alelos favoráveis (Chacón-Sánchez; Martínez-Castillo, 2021).

4.4.2 Partição de fotoassimilados como determinante do rendimento

As estratégias de crescimento adotadas determinaram o rendimento observado. O estresse térmico pareceu não alterar de maneira significativa a disponibilidade de fotoassimilados produzidos entre os genótipos avaliados.

Todavia, entre os genótipos houve diferenças no comportamento vegetativo e produtivo, dentre estas divergências notou-se a inversão entre crescimento vegetativo e rendimento de grãos na linhagem H81-32, com padrão de assimilação de CO_2 reduzido. Esta análise aponta a partição de fotoassimilados como o principal determinante da produtividade sob estresse térmico e não a sua limitação. Esse padrão evidencia uma estratégia de eficiência de dreno, na qual a redução do investimento em estruturas vegetativas libera o fluxo de carbono para o enchimento de grãos (Suzuki, 2023).

Além disso, a linhagem H25-64 também demonstrou eficiência de dreno, com as estruturas vegetativas reduzidas e alta produtividade, mas com o diferencial da manutenção de uma taxa elevada de assimilação de CO_2. Todavia, tal estratégia não é exclusiva do feijão-fava, sendo observada em outras culturas de interesse econômico em condições de altas temperaturas em que genes associados aos drenos vegetativos têm sua atividade reduzida a um limiar de manutenção das atividades fotossintéticas a partir da alteração da fase fenológica, sendo a prioridade a quantidade e qualidade dos grãos produzidos (Lohani; Singh; Bhalla, 2020).

Outrossim, as variedades tradicionais apresentaram um ciclo tardio, com o período vegetativo durando o dobro do tempo das linhagens, além disso, apresentaram alto investimento vegetativo e, consequentemente, menor rendimento, um comportamento compartilhado pela linhagem H25-58. Olmo *et al*. (2019), destacam que, embora a literatura enfatize o comportamento de algumas espécies em reduzir seu ciclo vegetativo em resposta a altas temperaturas, alguns genótipos de *Brassica* spp. e *Arabidopsis* spp. não florescem mais cedo porque são insensíveis a mudanças térmicas e seus genes de florescimento mantêm silenciados.

4.4.3 Eficiência fisiológica versus capacidade fotossintética

Os genótipos de feijão-fava avaliados apresentaram comportamento prevalente voltado à elevada transpiração em detrimento da assimilação de CO_2. Destacando-se as linhagens H25-56 e H25-64, que mantiveram taxas elevadas de transpiração e condutância estomática, provavelmente associadas a estratégia de resfriamento foliar que sustenta a abertura estomática (Shao *et al*., 2021; Suzuki, 2023). Mesmo com a elevação da transpiração e consequente perda energética pela respiração, não houve alterações significativas na produtividade, em que estas duas linhagens permaneceram com valores significativos, indicando possivelmente que o ônus metabólico foi compensado pelo aumento na assimilação de CO_2.

De maneira análoga, a estabilidade da eficiência quântica do fotossistema II na maioria dos genótipos sugere que a maquinaria fotoquímica foi preservada sob as condições de estresse observadas, embora na literatura destaque que os valores observados caracterizam plantas sob condição de estresse (Shanker *et al*., 2022). A exceção observada foi na linhagem H81-34, que concentrou os menores valores de ΦPSII, indicando sensibilidade estrutural a temperaturas elevadas e capacidade reduzida de dissipação segura da energia absorvida, todavia não houve redução significativa da assimilação de CO_2 nesta linhagem (Guidi; Piccolo; Landi, 2019).

Existem diversas vias relatadas na literatura referente a dissipação de energia com objetivo de preservar e evitar a produção excessiva de EROs, uma delas baseia-se no ciclo das xantofilas, mecanismo de fotoproteção não enzimático (Guidi; Piccolo; Landi, 2019). Atuante principal deste mecanismo são os carotenoides que além de ampliar o espectro de absorção luminosa auxilia na proteção dissipando o excesso de energia luminosa na forma de calor no ciclo das xantofilas (Fortunato *et al*., 2023). O genótipo VG5 e a linhagem H94-31 apresentaram elevada concentração deste pigmento associado à manutenção da eficiência da carboxilação e manutenção da eficiência quântica do fotossistema II, podendo ser um indicativo de vias alternativas de fotoproteção associada ao ciclo das xantofilas.

4.4.4 Análise multivariada

Os resultados das análises multivariadas obtidos demonstram que a termotolerância em feijão-fava é uma característica multidimensional, corroborando com o que já se tem na literatura em que a tolerância é considerada um caráter quantitativo (Jin *et al*., 2024). A análise integrada revelou duas estratégias predominantes, em que se destacam a conservação hídrica e o escape fenológico adotada pelas linhagens mais produtivas, e uma realocação de

investimento em biomassa vegetativa, que resultou em menor rendimento sob as condições de estresse avaliadas.

A correlação negativa observada entre variáveis de enchimento de grãos e taxa de assimilação de CO_2 reforça que, sob estresse térmico, parte dos fotoassimilados é preferencialmente direcionada para a síntese de osmólitos e manutenção da integridade estrutural vegetativa, em detrimento do acúmulo de reservas nos grãos, resultado convergente ao de Soltani *et al*., 2019.

4.5 Considerações finais

Do ponto de vista do melhoramento genético, esses resultados sugerem que a seleção para tolerância térmica em feijão-fava deve priorizar caracteres associados à eficiência de partição de fotoassimilados e à precocidade, em vez de direcionar ao vigor vegetativo ou na capacidade fotossintética bruta.

As variedades tradicionais UFPI-1356 e VG5, embora apresentem menor potencial de rendimento sob estresse, constituem um reservatório genético importante de rusticidade e adaptação morfológica, com caracteres de interesse para dimensões de vagem e semente que podem ser inseridos nas linhagens melhoradas em etapas futuras do programa.

As linhagens H25-64, H94-31 e H25-56 com tolerância térmica no aparato fotossintético e a H81-32, com direcionamento dos fotoassimilados para os drenos reprodutivos representam parentais promissores para o avanço do programa de melhoramento de feijão-fava da UFPI em direção a cultivares tolerantes a ambientes de altas temperaturas.

REFERÊNCIAS

ANGON, P. B. et al. Plant development and heat stress: role of exogenous nutrients and phytohormones in thermotolerance. **Discover Plants**, v. 1, n. 17, set. 2024. DOI: https://doi.org/10.1007/s44372-024-00020-3.

BIOVERSITY INTERNATIONAL. Diretrizes para o desenvolvimento de listas de descritores de culturas. Roma: Bioversity International, 2007. 92 p. (Série de boletins técnicos sobre biodiversidade).

CHACÓN-SÁNCHEZ, M. I.; MARTÍNEZ-CASTILLO, J. Testing scenarios of lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) domestication in Mesoamerica: insights from genomic genetic markers. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1551, 2017. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01551.

CHATURVEDI, P. et al. Heat stress response mechanisms in pollen development. **New Phytologist**, v. 231, n. 2, p. 571-585, 2021. DOI: https://doi.org/10.1111/nph.17380.

CRUZ, C. D. GENES: a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. Acta Scientiarum. **Agronomy**, v. 35, n. 3, p. 271–276, 2013.

ERNEST, E. G.; WISSER, R. J. Multiple physiological mechanisms involved in reproduction could be targeted for breeding heat tolerance in lima bean. **Crop Science**, v. 64, n. 1, p. 179-191, 2024. DOI: https://doi.org/10.1002/csc2.21167.

FORTUNATO, S. et al. Redox Signaling in Plant Heat Stress Response. **Antioxidants**, v. 12, n. 3, p. 605, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/antiox12030605.

GARCIA, T. et al. Comprehensive genomic resources related to domestication and crop improvement traits in lima bean. **Nature Communications**, v. 12, p. 702, 2021. DOI: https://doi.org/10.1038/s41467-021-20921-1.

GUIDI, L.; LO PICCOLO, E.; LANDI, M. Chlorophyll fluorescence, photoinhibition and abiotic stress: does it make any difference the fact to be a C3 or C4 Species?. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, n. 174, 2019. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00174.

HOČEVAR, K.; VULETA, A.; MANITAŠEVIĆ JOVANOVIĆ, S. Plastic responses of the functional and mechanistic characteristics of *Iris pumila* leaves to experimental heating. **Plants**, v. 14, n. 6, p. 960, 2025. DOI: https://doi.org/10.3390/plants14060960.

IBGE. INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Produção de feijão-fava. Disponível em: https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/fava/br. Acesso em: 3 nov. 2025.

IPCC. Alterações climáticas 2023: relatório de síntese. Contribuição dos grupos de trabalho I, II e III para o sexto relatório de avaliação do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas. Genebra: IPCC, 2023. p. 1-34.

Jin, Q., et al. Epigenetic Regulation for Heat Stress Adaptation in Plants: New Horizons for Crop **Improvement under Climate Change. Agronomy**, v. 14, n. 9, 2024. https://doi.org/10.3390/agronomy14092105.

LI, M.; KIM, C. Chloroplast ROS and stress signaling. **Plant Communications**, v. 3, n. 1, 2022. DOI: https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264.

LI, X. et al. The molecular mechanism by which heat stress during the grain filling period inhibits maize grain filling and reduces yield. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1533527, 2025. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1533527.

LOHANI, N.; SINGH, M. B.; BHALLA, P. L. High temperature susceptibility of sexual reproduction in crop plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 2, p. 555-568, 2020. DOI: https://doi.org/10.1093/jxb/erz426.

LOPES, A. C. A. L. et al. Vinte anos de pesquisas com o feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) na Universidade Federal do Piauí. **Revista RG News**, v. 10, n. 1, 2024.

LUQMAN, T.; HUSSAIN, M.; KHAN, M. K. R. Leveraging multivariate insights combined with susceptibility indices to reveal morphophysiological and biochemical characteristics in cotton heat tolerance. **BMC Plant Biology**, v. 25, p. 126, 2025. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-025-06141-5.

MACHADO, E. O. et al. Evaluation of broad bean accessions at high temperatures. **Revista Caatinga**, v. 35, p. 791-798, 2022. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-21252022v35n406rc.

MANTOVANI, A. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 42, n. 1, p. 1-6, 1999. DOI: https://doi.org/10.1590/S1516-89131999000100002.

NASCIMENTO, M. dos S. et al. Selection of early lima bean lines for grain yield. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 55, p. e82796, 2025. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-40632025v5582796.

OLMO, I. D. et al. High ambient temperature leads to reduced FT expression and delayed flowering in *Brassica rapa* via a mechanism associated with H2A.Z dynamics. **The Plant Journal**, v. 100, n. 2, p. 343-356, 2019. DOI: https://doi.org/10.1111/tpj.14446.

PALERMO, N. et al. Heat stress phenotyping: A key for plant selection in a warming climate. **Plant Science**, v. 359, p. 112675, 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112675.

RAZA, A. et al. Assessment of proline function in higher plants under extreme temperatures. **Plant Biology**, v. 25, p. 379-395, 2023. DOI: https://doi.org/10.1111/plb.13510.

SADOK, W.; LOPEZ, J. R.; SMITH, K. P. Transpiration increases under high-temperature stress: Potential mechanisms, trade-offs and prospects for crop

resilience in a warming world. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, n. 7, p. 2102-2116, 2020. DOI: https://doi.org/10.1111/pce.13970.

SHARMA, N.; THAKUR, M.; SURYAKUMAR, P.; MUKHERJEE, P.; RAZA, A.; PRAKASH, C.S.; ANAND, A. 'Breathing Out' under Heat Stress—Respiratory Control of Crop Yield under High Temperature. **Agronomy**, v. 12, n. 806, 2022. DOI: https://doi.org/10.3390/agronomy12040806.

SHANKER, A. K. et al. Dissecção de alta resolução do transporte de elétrons do fotossistema II revela resposta diferencial ao déficit hídrico e ao estresse térmico em isolamento e combinação no milheto [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 892676, 2022. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2022.892676.

SHAO, C. et al. Characterizing the impact of high temperature during grain filling on phytohormone levels, enzyme activity and metabolic profiles of an early indica rice variety. **Plant Biology**, v. 23, n. 5, p. 806-818, 2021. DOI: https://doi.org/10.1111/plb.13253.

SILVA, R. R. C. et al. Resposta do feijão-fava às altas temperaturas em ambiente natural e controlado. **Revista Caatinga**, v. 38, 2025. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-21252025v3812064rc.

SUÁREZ, J. C. et al. Adaptation of common bean lines to high temperature conditions: genotypic differences in phenological and agronomic performance. **Euphytica**, v. 216, n. 28, 2020. DOI: https://doi.org/10.1007/s10681-020-2565-4.

TAIZ, L. et al. Fisiologia e desenvolvimento vegetal. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 888 p.

TENE, M. T. et al. Star of biochemical traits of heat-tolerant and heat-sensitive *Phaseolus* Genótipos in coping with heat stress. **Plant Growth Regulation**, v. 105, p. 1511-1528, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s10725-025-01340-4.

VICENTIN, L.; CANALES, J.; CALDERINI, D. F. The trade-off between grain weight and grain number in wheat is explained by the overlapping of the key phases determining these major yield components. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1380429, 2024. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1380429.

WANG, Q. et al. A review of changes at the phenotypic, physiological, biochemical, and molecular levels of plants due to high temperatures. **Planta**, v. 259, n. 57, 2024. DOI: https://doi.org/10.1007/s00425-023-04320-y.

WEATHER UNDERGROUND. Ciclus-CCA-Fitotecnia-ITERES26. Disponível em: https://www.wunderground.com/dashboard/pws/ITERES26/graph/2025-03-18/2025-03-18/weekly. Acesso em: 10 out. 2025.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, p. 307-314, 1994.

XU, W. et al. ROS signaling and its involvement in abiotic stress with emphasis on heat stress-driven anther sterility in plants. **Crop and Environment**, v. 3, n. 2, p. 65-74, 2024. DOI: https://doi.org/10.1016/j.crope.2023.12.002.

ZAMAN, Q. et al. Calcium induced growth, physio-biochemical, antioxidant, osmolyte adjustments and phytoconstituent status in spinach under heat stress. **South African Journal of Botany**, v. 149, p. 701-711, 2022. DOI: https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.06.065.

ZHAO, Y. et al. Fine control of growth and thermotolerance in the plant response to heat stress. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 24, n. 2, p. 409-428, 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jia.2024.03.028.

5 CAPÍTULO 3

DISCRIMINAÇÃO DE GENÓTIPOS DE FEIJÃO-FAVA QUANTO À TOLERÂNCIA AO ESTRESSE TÉRMICO: UMA ABORDAGEM MULTIFATORIAL

RESUMO

No Nordeste do Brasil, a produção de feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) enfrenta severas limitações térmicas, ficando restrita a períodos de temperaturas amenas e maior pluviosidade. O estresse térmico compromete a produtividade da cultura ao interromper a translocação de fotoassimilados e prejudicar o enchimento dos grãos. Com o objetivo de avaliar a remobilização desses recursos sob estresse térmico e elucidar os mecanismos de termotolerância da cultura, cinco genótipos de feijão-fava contrastantes foram avaliados ao longo do seu ciclo de desenvolvimento sob dois regimes térmicos representativos, de condições naturais (44–46 °C) e de estresse severo (50–52 °C) da região semiárida do Nordeste. A análise abrangeu o desenvolvimento vegetativo, trocas gasosas, teor de pigmentos e indicadores de estresse oxidativo, como o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o malondialdeído (MDA), além da atividade das enzimas antioxidantes (SOD, APX e G-POD) e da viabilidade do gametófito masculino.Os dados foram submetidos à análise de variância, teste de Tukey ($p < 0,05$) e análises multivariadas de variáveis canônicas e GGE biplot. Os resultados evidenciaram a existência de um sistema de compensação metabólica nos genótipos, que priorizam a sobrevivência individual em detrimento da formação de vagens. Essa estratégia ficou clara pela inversão entre o sucesso reprodutivo e a produção de proteínas de defesa, acompanhada por menores concentrações de espécies reativas de oxigênio (EROs). Tais resultados sugerem que o principal obstáculo à produção em períodos quentes não reside necessariamente na sensibilidade do gametófito, mas sim na alocação preferencial de fotoassimilados para estruturas de manutenção vegetativa.

Palavras chave - *Phaseolus lunatus*, Estresse térmico, Fonte-dreno, Enzimas antioxidantes, Termotolerância.

5.1 Introdução

As leguminosas constituem a terceira maior família de plantas com flores, sendo os seus grãos uma fonte significativa de amido, proteína e óleo para a alimentação humana (Carlini; Lucini; Velázquez, 2024). Dentre estas, o feijão-fava (*Phaseolus lunatus* L.) se destaca como uma espécie cultivada em regiões de clima tropical e temperado da Europa, África, Ásia e América, com os Estados Unidos liderando a produção mundial, principalmente para o consumo na forma de grãos verdes e em conserva (Garcia *et al*., 2021; Lopes *et al*., 2024). No Brasil, a cultura tem papel fundamental para a agricultura de subsistência, além de ser descrita como uma alternativa para a redução da dependência dos feijões do grupo carioca (Chacón-Sánchez; Martínez-Castillo, 2021).

Entretanto, a produção de feijão-fava no Brasil é limitada a uma safra anual, restringindo a expansão comercial. Essa baixa performance produtiva é associada, em grande parte, ao germoplasma utilizado, os quais predominam variedades locais provenientes de colheitas sucessivas dos próprios produtores, sem a intervenção de programas de melhoramento genético (De Melo *et al*., 2023). A ausência de processos seletivos, direcionados por programas de melhoramento, dificulta a reunião de caracteres agronômicos desejáveis, o que resulta em genótipos com variabilidade genética inexplorada e, frequentemente, limitada tolerância a estresses abióticos.

No cenário atual, considerado como a era das mudanças climáticas globais, as plantas estão expostas a múltiplas adversidades em condições de campo. Segundo as projeções do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC), até 2040, caso a taxa atual de aquecimento global continue, ocorrerá um aumento de 1.5 °C na temperatura média global da superfície (IPCC, 2023). Alterações mínimas de 1°C já são capazes de alterar e prejudicar o vegetal, já que respondem diretamente às mudanças do meio, alterando sua fisiologia e morfologia para melhorar a sobrevivência e reprodução em resposta ao estresse (Taiz; Zeiger, 2017; Wang *et al*., 2024; Angon *et al*., 2024).

O estresse térmico é uma condição abiótica capaz de desencadear uma cascata de efeitos deletérios nos vegetais, alterando a estabilidade proteica e o equilíbrio de reações enzimáticas provocando um desacoplamento de diferentes vías metabólicas e o acúmulo de intermediários tóxicos e espécies reativas de oxigênio (ERO's) (Fortunato *et al*., 2023; Palermo *et al*., 2025). Para desintoxicar esses compostos nocivos, as plantas aumentam a expressão de enzimas antioxidantes, notadamente a superóxido dismutase (SOD), a ascorbato

peroxidase (APX) e a peroxidase (POD), que juntas degradam as EROs (Luqman; Hussain; Khan, 2025; Fortunato *et al*., 2023).

Diante das condições em que o feijão-fava é cultivado no Brasil e do aumento das temperaturas, torna-se fundamental compreender os mecanismos fisiológicos e bioquímicos envolvidos nas respostas adaptativas dessa leguminosa. Nesse contexto, o presente capítulo teve como objetivo avaliar os mecanismos vegetativos, reprodutivos, fisiológicos e bioquímicos associados à termotolerância ao feijão-fava, por meio da comparação entre genótipos com desempenho contrastantes quando submetidos a condições de altas temperaturas.

5.2 Material e Métodos

5.2.1 Condições experimentais

O experimento foi instalado no Departamento de Fitotecnia do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Piauí, em Teresina – PI, localizado na latitude 05° 05’ 21”S, longitude 42°48’07” W a 72 m de altitude. A implementação do experimento ocorreu em dois ambientes, com a coleta de temperatura diária por meio de um termo-higrômetro digital: 1) Ambiente controle: em casa de vegetação com paredes de sombrite e coberto com plástico, com livre circulação de ventos, exposto às condições térmicas naturais de Teresina durante o período experimental. As temperaturas registradas variaram entre 44 e 46°C. Este ambiente foi adotado como referência comparativa entre os genótipos, sendo denominado ao longo do texto como ambiente controle. 2) Ambiente estressante: casa de vegetação com tela antiafídica nas laterais e cobertura plástica, reduzindo a circulação de ventos e promovendo o acúmulo de calor no interior da estrutura. As temperaturas registradas variaram entre 50 e 52,5°C, caracterizando condições de estresse térmico severo e contínuo ao longo do ciclo de cultivo.

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, sob esquema fatorial de 5x2 (cinco genótipos em dois ambientes), utilizando oito repetições, sendo a parcela experimental constituída por um vaso.

Os vasos utilizados apresentavam capacidade de 11L, e foram preenchidos nas proporções de 2:1 de solo e matéria orgânica, respectivamente (Lopes *et al*., 2010). Em cada vaso foram semeadas 3 sementes e após 15 dias foi realizado o desbaste deixando apenas 1 planta por vaso. Houve a realização de adubação de fundação (5g, NPK: 5:30:15). O solo

utilizado foi arenoso, com pH 5,6, teor de matéria orgânica de 12,4 g kg^{-1}, fósforo disponível de 62,7 mg dm^{-3}, potássio de 0,25 cmolc dm^{-3}, cálcio de 1,9 cmolc dm^{-3}, magnésio de 0,93 cmolc dm^{-3} e saturação de bases de 86,4%.

A irrigação foi uniforme, com controle diário por pesagem individual de todos os vasos de cada tratamento por meio de equações propostas por Soares *et al*. (2012), garantindo a manutenção da capacidade de campo em 80% (figura 9).



Figura 9 - (A) Enchimento do vaso, (B) aferição do peso seco e peso com 100% da capacidade de campo para estimar o volume de água a ser adicionado diariamente para manutenção da CC em 80%, (C) pesagem diária dos vasos para a manutenção uniforme da capacidade hídrica. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.

5.2.2 Seleção dos genótipos

Para a caracterização e seleção dos genótipos, realizou-se a prospecção de 16 genótipos de feijão-fava do programa de melhoramento do feijão-fava da UFPI do Piauí, avaliando aspectos estruturais, produtivos e fisiológicos sob condições de estresse em campo. Os valores obtidos desta análise seguiram para o índice de soma de ranks (Mulamba; Mock, 1978), os quais, com base na atribuição de pesos econômicos para as variáveis: assimilação de CO_2, pigmentos fotossintéticos, eficiência quântica do fotossistema II, produtividade e precocidade, criou-se um rank do desempenho dos genótipos, sendo selecionados: H25-64 e H94-31 como linhagens tolerantes, H25-54, como linhagem com tolerância intermediária e o H25-63 e UFPI-1356, como genótipos sensíveis (tabela 8).

Tabela 8 - Ordenamentos e médias das cinco linhagens selecionadas em 16 genótipos de feijão-fava, baseadas no índice de seleção de ranks de Mulamba e Mock (1978) nas variáveis: número de dias para a floração (NDF); número de dias para a maturação (NDM), massa de cem grãos (MCG); produtividade (PROD); eficiência quântica do fotossistema II (ΦPHYII); fotossíntese líquida (A); clorofila a (Chla); clorofila b (Chlb); clorofilas totais (Chlt); e carotenoides (Car). Teresina – PI, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Posição	Genótipos	NDF (dias)	NDM (dias)	MCG (g)	PROD (kg/ha)	ΦPHYII	A (umol CO_2 m^{-2} s^{-1})	Chla (ug/g)	Chlb (ug/g)	Chlt (ug/g)	Car (ug/g)
		Inferior	Inferior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior	Superior
1°	H25-64	54,67	94,0	26,31	384,88	0,57	13,07	3690,57	3455,49	6841,39	800,11
2°	H94-31	62,33	104,6	43,09	273,32	0,58	11,61	4784,94	3703,65	8332,24	1343,77
7°	H25-54	54,0	98,67	28,25	162,83	0,57	13,15	3463,43	3025,46	6193,26	768,44
14°	H25-63	59,67	102,7	33,39	159,31	0,56	9,09	2998,83	3072,51	6156,1	765,13
16°	UFPI-1356	85,67	123,3	81,59	199,22	0,49	10,86	3084,9	1586,56	4334,71	377,29

As linhagens: H25-64, H94-31, H25-54 e H25-63, em F_{10} de porte determinado, originadas de cruzamentos biparentais, avançados pelo método Bulk modificado até F_6 e com abertura de linhas em F_7 e avaliadas em F_8 para precocidade, com ramos laterais curtos e eretos e semente branca. O genótipo UFPI-1356 (“Fava branca”) é uma variedade local de porte indeterminado e semente branca. Estes genótipos selecionados foram avaliados sob condições de controle e de estresse térmico para aspectos, estruturais, fisiológicos, bioquímicos e reprodutivos.

5.2.3 Caracterização morfológica da planta

Para a avaliação dos aspectos estruturais da planta os genótipos foram submetidos a duas avaliações ao longo do ciclo (20 e 45 dias), com aferições da altura (AT, cm) e diâmetro do caule (DT, cm), utilizando uma fita métrica (figura 10).

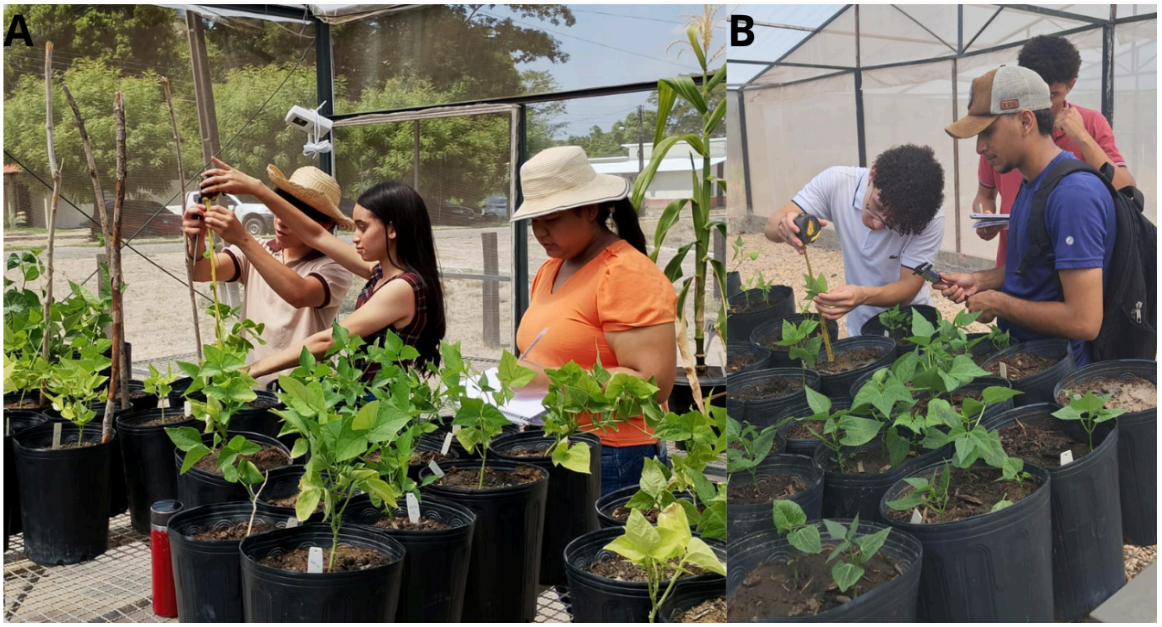


Figura 10 - Avaliação dos parâmetros de desenvolvimento (Altura e diâmetro) realizadas com fita métrica. (A) Ambiente controle, (B) Ambiente estressante. Teresina 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Para as avaliações estruturais da planta, mensurou-se a massa fresca da planta (MF, g) e da folha (MFF, g), massa seca da planta (MS, g) e da folha (MSF, g), número de folhas (NF), área foliar (AF, cm^2), perímetro foliar (PF, cm), grau de conteúdo relativo de água (CRA, g cm^{-2}) e área foliar específica (AFE, cm^2 g^{-1}) (figura 11). A área foliar e o número de folhas foram obtidas a partir do método destrutivo, com a coleta de quatro repetições por tratamento após 50 dias da germinação, as quais passaram por captura de imagens para serem analisadas no software R, utilizando o pacote EBImage, o qual forneceu o número de folhas e perímetro foliar e área foliar. As demais variáveis foram aferidas por meio de métodos indiretos.

A avaliação da massa fresca e seca foi realizada por meio da pesagem em balança analítica, com os valores expressos em gramas. De acordo com os dados de área foliar, massa fresca da planta, massa fresca foliar, massa seca da planta e foliar seca, foram calculados a área foliar específica, expressa pela razão entre a área foliar e a massa seca das folhas (Benincasa, 2003), o conteúdo relativo de água, o qual foi aferido com base na seguinte fórmula de Mantovani (1999): (massa fresca foliar - massa seca foliar)/ área foliar.



Figura 11 - Coleta das plantas para a mensuração dos aspectos vegetativos. (A) Ambiente controle, (B) Ambiente estressante e (C), captura das imagens das folhas e pesagem da massa fresca dos vegetais. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.

5.2.4 Caracterização fotossintética

Para as trocas gasosas, foram selecionadas quatro repetições de cada tratamento, com folhas saudáveis após 55 dias da germinação (figura 12). As trocas gasosas foram mensuradas na primeira folha plenamente expandida da planta, no período entre 8:00 e 10:30h, utilizando o modelo Li 6800 (*Portable Photosynthesis System* - LI) da LICOR®, utilizando-se radiação fotossinteticamente ativa (PAR) constante (1200 µmol fótons m^{-2} s^{-1}) acoplado a fluorômetro modelo LI-600. Foram avaliadas a taxa de fotossíntese líquida (A, µmol CO_2 m^{-2} s^{-1}), a transpiração (E, mmol de H_2O/m^2s^{-1}), a concentração interna de CO_2 (Ci, µmol de CO_2/mol de ar) e a condutância estomática (gs, mol de H_2O/m^2s^{-1}), a eficiência quântica do fotossistema II (ΦPSII).

Com base nestes dados, foram quantificadas a razão da concentração interna e externa de CO_2 (Ci/Ca), eficiência do uso da água (EUA; (A/E)), obtida a partir da razão entre fotossíntese líquida (A) e transpiração (E), eficiência intrínseca no uso da água (EUA int; (A/gs)), estimado a partir da razão entre fotossíntese líquida (A) e a condutância estomática (gs) e eficiência instantânea de carboxilação (A/Ci), obtido da razão da fotossíntese líquida e a concentração interna de CO_2.

Além disso, houve a avaliação dos pigmentos por meio do equipamento clorofilômetro portátil não destrutivo (ClorofiLoG), para a mensuração das clorofilas a (Chl_a) e b (Chl_b), com 20, 35 e 60 dias após a emergência. A temperatura foliar (TF) foi determinada com um termômetro infravermelho, posicionado a 15 cm da superfície foliar em um ângulo de 45°

para medir a temperatura foliar, para isso as medições ocorreram ao meio-dia (12h-13h), em condições de dia claro e ensolarado com vento mínimo.



Figura 12 - Coleta dos dados fisiológicos. (A) obtenção dos pigmentos fotossintéticos por meio do uso do clorofiLog, (B) coleta dos dados de temperatura foliar e (C) Avaliação das trocas gasosas por meio do analisador de gases infravermelho (IRGA). Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.

5.2.5 Caracterização bioquímica

A investigação da resposta bioquímica foi mensurada a partir da coleta e congelamento em nitrogênio líquido de dois trifólios saudáveis totalmente expandidos e armazenadas em papel alumínio no ultrafreezer (-80°C) para as análises de malondialdeído (MDA), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), superóxido dismutase (SOD), peroxidase (GPOD), ascorbato peroxidase (APX) e proteínas totais, todas estas análises ocorreram em triplicata (figura 13).



Figura 13 - Coleta dos trifólios com o uso de nitrogênio líquido para a avaliação das enzimas antioxidantes, proteínas, H_2O_2 e MDA. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.

As folhas (1g), inicialmente foram maceradas com nitrogênio líquido com solução tampão fosfato de potássio 0,1 M com EDTA 0,1mM por 5 minutos, transferidos para tubos eppendorf e levados para centrífuga a 12000 x g durante 15 min a 4°C para a preparação do extrato, em seguida o sobrenadante foi coletado e armazenado em freezer para os testes enzimáticos (figura 14).

A concentração de proteínas totais dos extratos enzimáticos foi determinada pelo método de Bradford (1976). A curva padrão foi determinada a partir da utilização do BSA (1000 µg mL^{-1}). Para a quantificação, alíquotas de 50 (µL) do extrato foram adicionadas a 500 (µL) do reagente de Bradford, agitados e incubados por 15 minutos, a absorbância foi medida no leitor de microplaca no comprimento de onda de 595 nm. A concentração foi expressa em mg g^{-1} MF.

A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada de acordo com o método descrito por Giannopolitis e Ries (1977) com modificações. A reação ocorreu a partir da combinação de tampão fosfato de potássio 0,05 M com EDTA 0,1 mM (pH 7.8) e metionina (19,5 mM), em seguida a adição de azul de nitrotetrazólio 750 µM (30 µL),

riboflavina (10 µL) e extrato enzimático (10 µL), podendo ser necessária a diluição. Os tubos foram irradiados com luz fluorescente (20 W) por 15 min. A absorbância foi obtida por meio da leitura no leitor de microplaca no comprimento de onda de 560 nm. A atividade enzimática foi expressa em U g^{-1} protein.

A atividade da ascorbato peroxidase (APX) foi determinada de acordo com o protocolo de Nakano e Asada (1981), com adaptações. A reação foi composta de tampão fosfato de potássio 50 mM com EDTA (50 µL), pH 6.0, extrato enzimático (20 µL), H_2O_2 30 mM (10 µL) e ácido ascórbico 15 mM (10 µL). A leitura ocorreu no leitor de microplaca com o comprimento de onda de 290 nm. A atividade enzimática foi expressa em mmol H_2O_2/min/mg Pt.

A atividade da peroxidase presente no extrato bruto foi determinada utilizando-se o protocolo de Urbanek, Kuzniak-Gebarowska e Herka (1991), por meio da utilização do guaiacol como substrato. Em uma alíquota de 95 µL de solução tampão fosfato 0,1 mM (pH 7.0), foram adicionados guaiacol a 0,02M (5 µL), peróxido de hidrogênio a 0,06M (50 µL) e foi acrescido o extrato enzimático (5 µL). A absorbância do tetraguaiacol formado foi mensurada a partir do leitor de microplaca no comprimento de onda de 470 nm. A atividade enzimática foi expressa mmol H_2O_2/min/mg Pt.

Para a determinação do MDA e H_2O_2, novas folhas (0,3 g) foram maceradas em nitrogênio líquido em 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 5% e centrifugados por 15 min a 12.000 x g a 4 °C. O MDA foi determinado a partir do protocolo de Hodges *et al*. (1999), em que uma alíquota de 250 (µL) de amostra foi misturada com 250 (µL) de solução TCA (5%) e 500 (µL) de ácido tiobarbitúrico (TBA a 0,5%) com TCA a 20%. A solução foi aquecida por 30 minutos em uma temperatura de 95 °C, resfriada por 10 minutos e centrifugada por mais 10 minutos a 10.000 x g a 4°C. A leitura foi realizada no leitor de microplaca sob comprimento de onda de 532 nm e 600 nm.

O H_2O_2 foi determinado utilizando extrato preparado para MDA. A reação utilizou o sobrenadante (125 µL), iodeto de potássio 1 M (250 µL) e tampão fosfato 10 mM (125 µL). A leitura foi realizada no leitor de microplaca sob comprimento de onda de 390 nm.

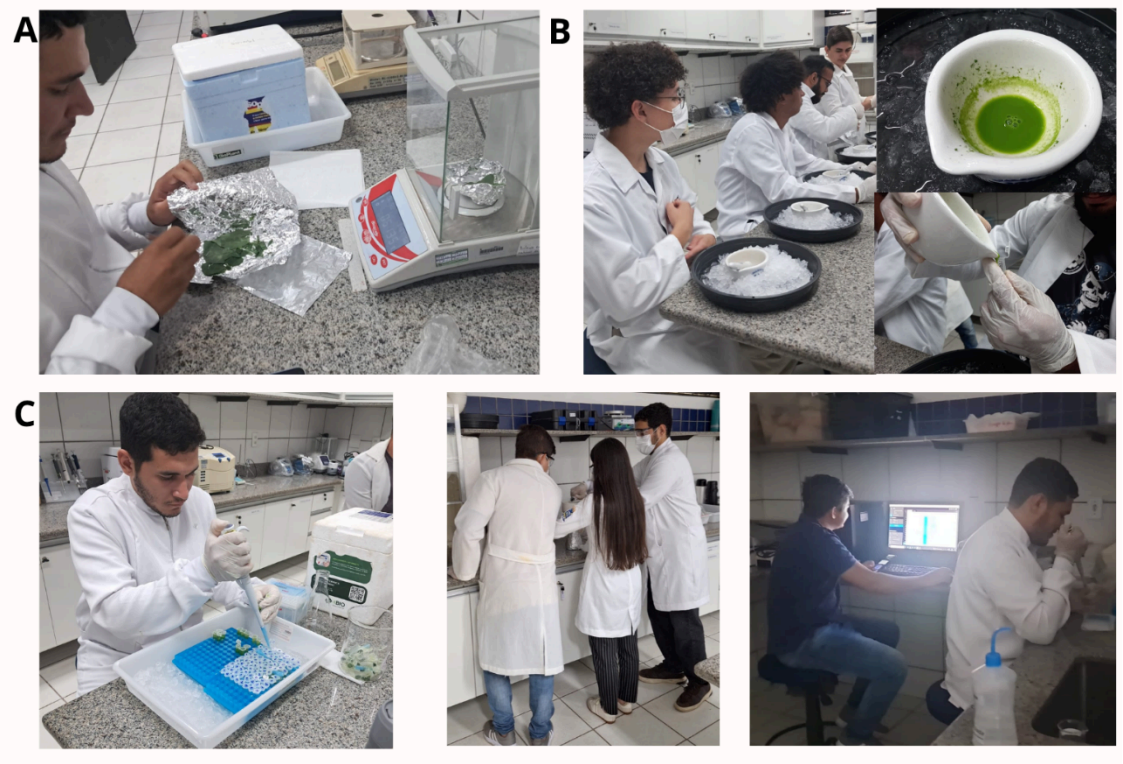


Figura 14 - Quantificação dos parâmetros bioquímicos. (A) Pesagem das folhas, (B) Maceração das amostras para a obtenção dos extratos e (C) Quantificação enzimática, H_2O_2 e MDA. Teresina, 2025. Fonte: Silva, 2025.

5.2.6 Viabilidade polínica

Para a avaliação reprodutiva, durante o período de floração, botões florais em estádio de pré-antese foram coletados e fixados em solução etanol/ácido acético (3:1) por 24h (figura 15). Para análise da viabilidade polínica, utilizou-se dois corantes distintos, o azul de metileno e a orceína acética a 2%. Os grãos de pólen foram retirados de anteras, adicionando-se uma gota do respectivo corante, e observados ao microscópio óptico. Para a determinação da viabilidade de cada botão floral, 400 grãos de pólen foram analisados por repetição. A partir disso, foi possível contabilizar o percentual de fertilidade a partir do número de grãos de pólens corados, para cada corante (Jesus *et al*., 2018).

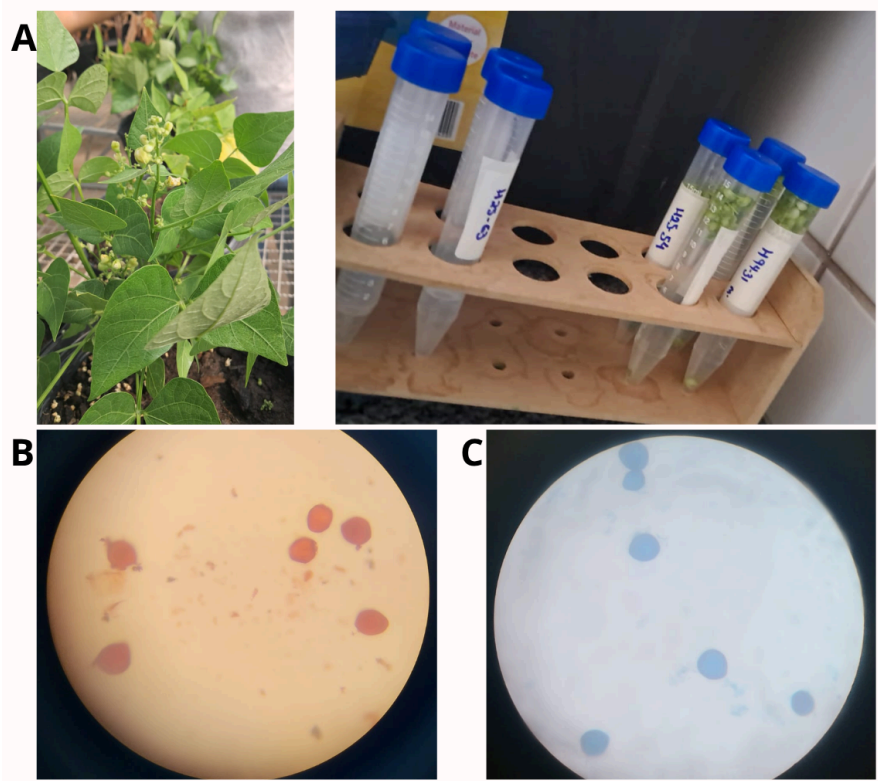


Figura 15 - Avaliação do gametófito masculino. (A) Botões florais do feijão-fava em estádio de pré-antese, (B) grãos de pólen viáveis corados com Orceína a 2% e (C) grãos de pólen viáveis corados com azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

5.2.7 Análise de dados

Os dados foram testados conforme os pressupostos de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade (Levene), aos dados anormais, utilizou-se a transformação Box-Cox. Atendidos os pressupostos, realizou-se à análise de variância (ANOVA). No caso de interação significativa (Genótipo x Ambiente), foi realizado o desdobramento. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey (<0,05).

Para a análise multivariada, utilizou-se a análise de variáveis canônicas (CVA), com objetivo de identificar combinações lineares entre as variáveis que maximizassem a discriminação entre os tratamentos, permitindo a visualização simultânea do comportamento dos genótipos e das variáveis em um espaço reduzido de dimensões.

Complementarmente, aplicou-se o método GGE biplot para a avaliação da estabilidade genotípica e a identificação da superioridade relativa dos genótipos nos diferentes ambientes pelo gráfico *which-won-where*. Para essas análises de adaptabilidade e estabilidade, foram selecionadas as variáveis com maior contribuição para a discriminação entre os tratamentos e maior relevância fisiológica e bioquímica, sendo elas: A, PHY, SOD, APX,

GPOD e EiC. Todas as análises foram realizadas no software R versão 4.5.1 (R Development Core Team, 2018), utilizando os pacotes ExpDes.pt, MultivariateAnalysis, candisc e metan, complementados pelo programa GENES (Cruz et al., 2013) e SigmaPlot® 14.0 (Systat Software, Chicago, IL, EUA).

5.3 Resultados

5.3.1 Condições experimentais

Os genótipos de feijão-fava, avaliados, responderam de maneira distinta nos ambientes. Os gráficos de monitoramento térmico revelam uma diferenciação clara e constante entre as condições de cultivo (figura 16).

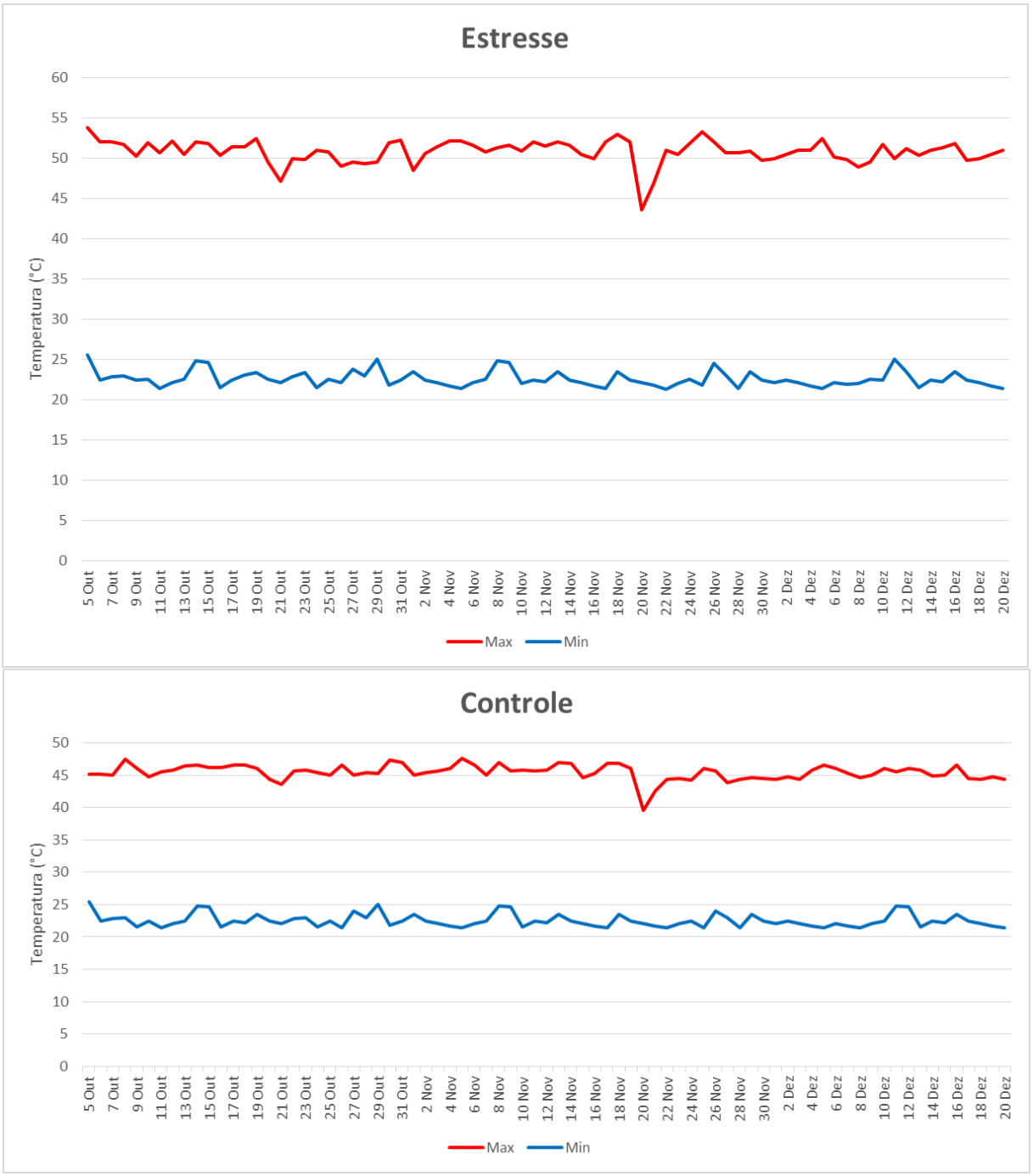


Figura 16 - Temperaturas máximas e mínimas registradas por meio do termo-higrômetro digital. (A) Ambiente de controle. (B) Ambiente estressante. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tabela 9 - Resumo da análise de variância (ANOVA) das variáveis estudadas. Resultados dos Quadrados Médios da análise de variância em parcelas subdivididas para as variáveis estudadas em plantas de feijão-fava. Taxa fotossintética líquida (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (gs), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (PHY), eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (iEUA), eficiência instantânea de carboxilação (EiC), clorofila a (Chl_{a1}), clorofila b (Chl_{b1}), clorofila a (Chl_{a2}), clorofila b (Chl_{b2}), clorofila a (Chl_{a3}), clorofila b (Chl_{b3}), altura (AT_1); diâmetro do caule (DT_1), altura (AT_2), diâmetro do caule (DT1), massa fresca (MF), massa seca da planta (MS), área foliar (AF), perímetro foliar (PF), área foliar específica (AFE), conteúdo relativo de água (CRA), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD), proteína (Proteína), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), malondialdeído (MDA). Fonte: Autoria própria, 2025.

	Valor do Q.M.						
Fonte de variação	A (umol de CO_2 m^{-2} g^{-1})	E (mmol de H_2O m^{-2} g^{-1})	gs (mol m^2 s^{-1})	PHY	EUA	Ieua	Eic
Genótipo	8,0202 **	23,77**	0,0237**	0,0377**	0,00517 ns	45,55 ns	0,0000931 **
Ambiente	49,440 **	47,219 **	0,223**	0,2739 **	0,4774**	1836 **	0,00155**
Genótipo x Ambiente	10,27**	31,725 **	0,00482**	0,0479 **	0,1279**	1380,3**	0,000116**
CV (%)	16,72	12,28	14,75	3,47	10,48	8,18	19,57
Fonte de variação	TF (°C)	chl_{a1}	chl_{b1}	chl_{a2}	chl_{b2}	chl_{a3}	chl_{b3}
Genótipo	0,895ns	94,595 **	35,93 *	76,94 **	34,597 **	13,545**	6,052 **
Ambiente	481,64 **	14,52 ns	1,089 ns	4,10 ns	0,02 ns	12,432**	5,929**
Genótipo x Ambiente	25,1**	11,18 ns	2,687 ns	3,527 ns	6,041ns	38,574**	16,228**
CV (%)	5,68	9,42	18,94	12,07	19,18	6,06	7,4
Fonte de variação	AT_1 (cm)	DT_1 (cm)	AT_2 (cm)	DT_2 (cm)	MF (g)	MS (g)	AF (cm^2)
Genótipo	70,712 **	0,5649 **	1229,6**	2,452**	940,82**	13,099**	99566,5**
Ambiente	266,85 **	11,172**	1585,0**	7,881**	4249,8**	67,808**	388648**
Genótipo x Ambiente	17,74**	0,1284 **	404,92**	0,4210**	304,72**	2,833**	25197,2**
CV (%)	11,15	4,62	10,64	5,5	14,61	21,29	5,57
Fonte de variação	PF (cm)	CRA (g cm^{-2})	SOD (U g^{-1} protein)	APX (mmol H_2O_2/ min/mg Pt)	GPOD (mmol H_2O_2/ min/mg Pt)	Proteina (mg g^{-1} MF)	H_2O_2 (mmol/mg MF)
Genótipo	44384,7**	0,00012**	$7,3x10^{10}$ *	$2,08X10^{12}$ **	$3,15x10^{9}$**	0,00022*	29982,5**
Ambiente	216032 **	0,00061**	$1,91x10^{11}$*	$1,02x10^{12}$*	$1,57 x10^{9}$**	0,0987**	225415**

Genótipo x Ambiente	8806,2**	0,00047**	1,24x10^{11**}	1,05X10^{12**}	1,62x10^{9**}	0,00118**	201904,5**
CV (%)	6,15	17,42	12,3	11,42	11,15	6,98	8,13

Fonte de variação	MDA (umol/g MF)
Genótipo	0,2661**
Ambiente	10,1381**
Genótipo x Ambiente	0,3518**
CV (%)	10,56

Note: ** significativos a 1 % de probabilidade; ns não-significativo pelo teste F; Q.M.: Quadrados médios.

Tabela 10 - Resumo da análise de variância (ANOVA) das variáveis reprodutivas estudadas. Resultados dos Quadrados Médios da análise de variância em delineamento inteiramente casualizado em plantas de feijão-fava no ambiente 1. ORC: Orceína acética 2%; AM: Azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

	Valor do QM	
Fonte de Variação	ORC	AM
Genótipo	2,4479 ns	19.1875 ns
CV (%)	1,21	0,8

Note: ** significativos a 1 % de probabilidade; ns não-significativo pelo teste F; Q.M.: Quadrados médios.

5.3.2 Desenvolvimento vegetativo

Ao comparar os genótipos cultivados nos diferentes ambientes observou-se uma redução na estatura das plantas e na expansão da área foliar em todos os genótipos (figura 17). O genótipo H25-63, sensível às altas temperaturas, destaca-se visualmente como o material de maior vigor vegetativo em ambos ambientes. Em contraste, as linhagens H25-64 e H25-54 exibiram restrição de crescimento sob altas temperaturas, resultando em plantas visivelmente subdesenvolvidas em comparação aos seus respectivos controles.

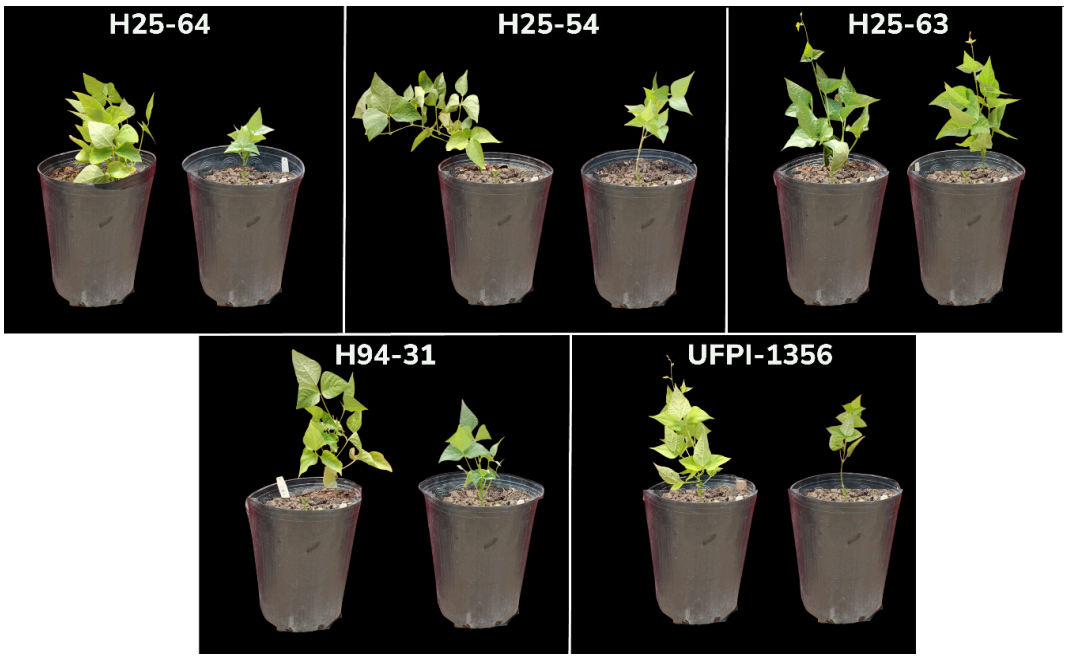


Figura 17 - Comparação visual do crescimento de cinco genótipos cultivados em ambiente de controle (planta à esquerda em cada par) e em ambiente de estresse (planta à direita em cada par) 30 dias após a germinação. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Aos 20 dias (figura 18A), observou-se que, no ambiente controle, a variedade local apresentou o maior crescimento vertical, diferenciando-se estatisticamente dos demais, enquanto o H25-63 obteve a menor média inicial. Sob o efeito de altas temperaturas, houve uma redução generalizada na altura, indicando que o estresse térmico limitou o desenvolvimento inicial de forma significativa. Aos 45 dias (figura 18B), a diferenciação entre os genótipos tornou-se mais acentuada, no qual no ambiente controle, o genótipo UFPI-1356 manteve a superioridade, mas no segundo ambiente, a linhagem H25-63 destacou-se, sendo a única a não apresentar redução significativa entre os ambientes, enquanto o UFPI-1356 sofreu uma diminuição acentuada de desempenho no ambiente estressante.

Aos 50 dias, a análise da biomassa e aspectos do desenvolvimento do vegetal revelaram uma sensibilidade acentuada dos genótipos ao estresse térmico, com uma redução em quase todos os parâmetros. No ambiente controle, o genótipo H25-63 apresentou o desempenho superior isolado para massa fresca, massa seca e área foliar, destacando-se como o material de maior vigor vegetativo sob condições controle. A variedade local UFPI-1356 posicionou-se como a segunda mais vigorosa para estas variáveis.

Contudo, quando se observa os resultados destas variáveis no ambiente de estresse térmico, todos os genótipos sofreram reduções estatisticamente significativas. Apesar da

redução de todos os genótipos, o H25-63 manteve-se como a linhagem mais tolerante quanto a manutenção das estruturas vegetativas em altas temperaturas, sustentando as maiores médias de massa e área foliar dentro do ambiente estressante, enquanto os demais genótipos, em especial a H25-54 e H94-31, apresentaram os menores valores.

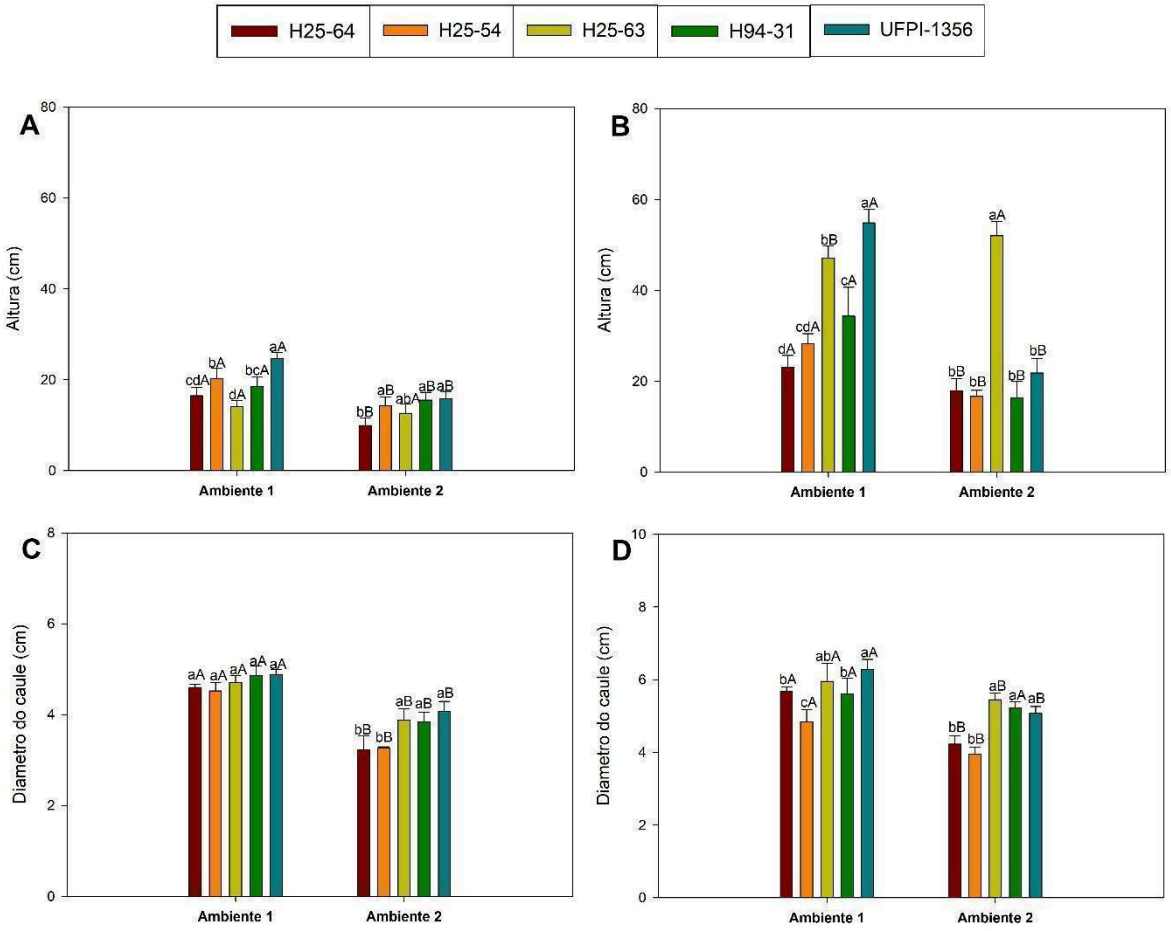


Figura 18 - Altura da planta aos 20 (A) e 45 (B) dias após a germinação. Diâmetro do caule aos 20 (C) e 45 (D) dias, cultivada em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Quanto ao conteúdo relativo de água (Figura 19E), observou-se um comportamento distinto, com a variedade local apresentando o maior status hídrico no ambiente controle, enquanto que no ambiente estressante foi o genótipo que sofreu a diminuição mais severa sob altas temperaturas. Em contrapartida, o H25-63 demonstrou maior estabilidade hídrica, sendo o único a não apresentar redução significativa entre os ambientes, o que sugere um mecanismo eficiente de manutenção do turgor sob estresse térmico.

Quanto a área foliar específica (figura 19F) observa-se um aumento significativo para quase todos os genótipos no ambiente de estresse térmico, indicando um investimento

em folhas mais finas e menos densas como resposta adaptativa ao estresse térmico, com o genótipo H25-54 apresentando o maior incremento proporcional nesta variável.

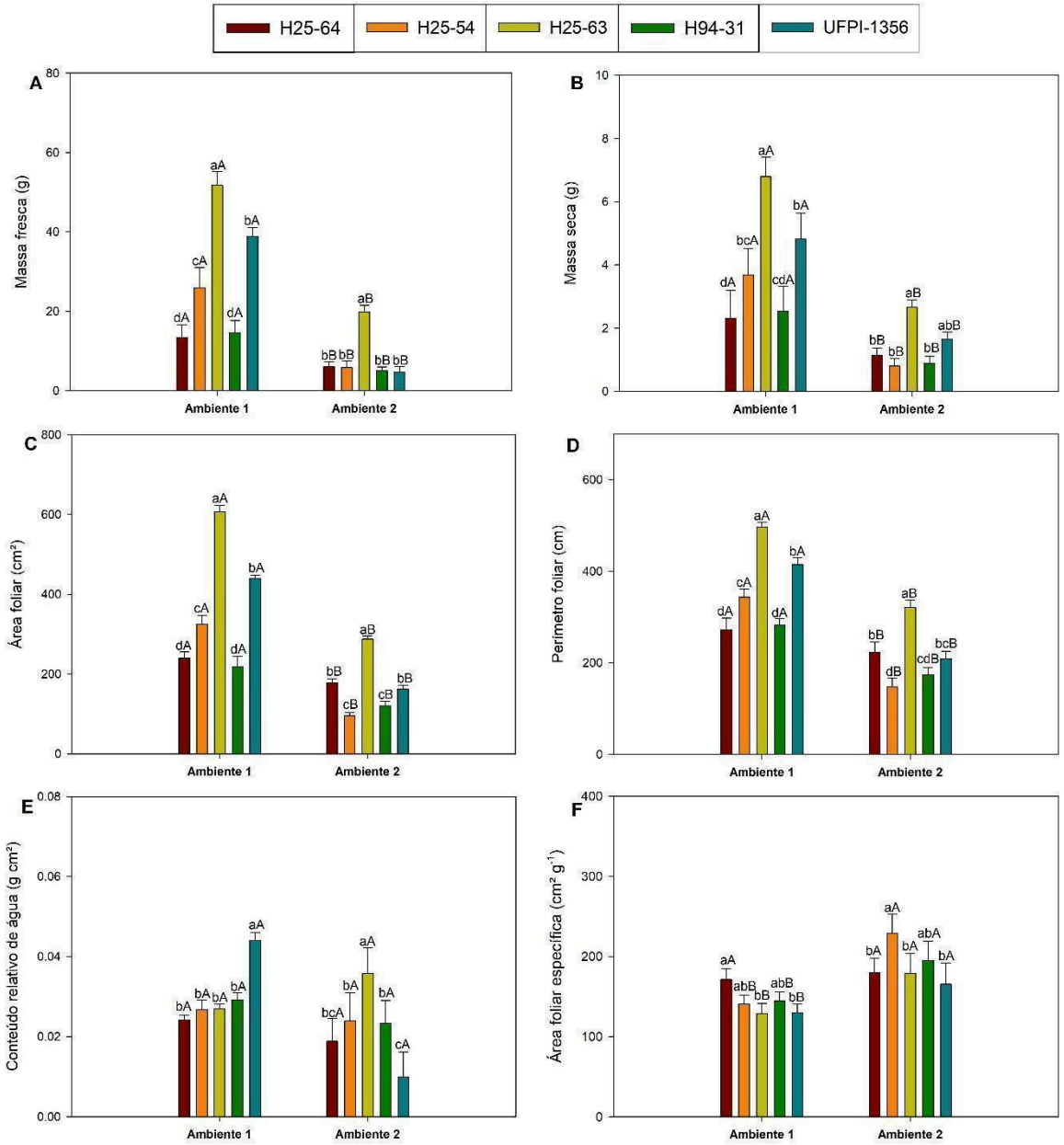


Figura 19 - Massa fresca (A), massa seca da planta (B), área foliar (C), perímetro foliar (D), teor relativo de água (E) e área foliar específica (F), cultivadas em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

A análise dos teores de clorofila *a* e *b*, realizada com clorofilômetro digital, revelou uma notável estabilidade dos genótipos de feijão-fava frente às variações térmicas e nenhuma redução significativa em função das altas temperaturas. Aos 60 dias (figura 20C), não foi

observado diferenças estatísticas entre os genótipos para a clorofila *a*, enquanto para a clorofila *b*, houve diferença estatística no desempenho das linhagens H25-54, H25-63 e H94-31 em estresse, com redução significativa do pigmento.

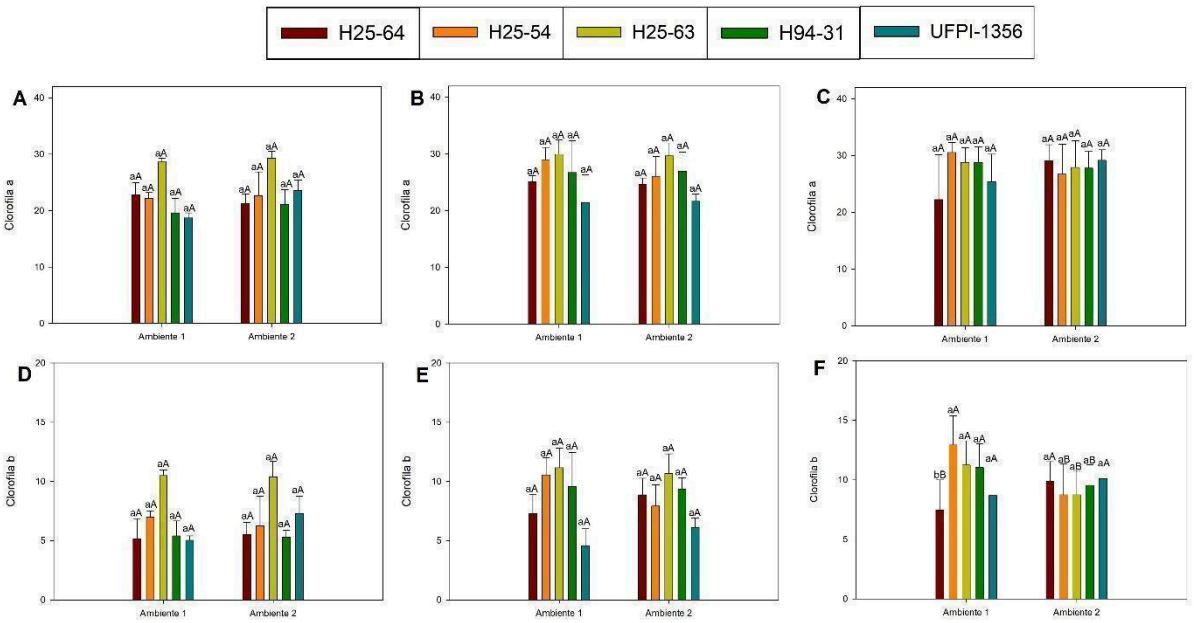


Figura 20 - Conteúdo de clorofila a e b aos 20 (A), 35 (B) e 60 (C) dias após a germinação, cultivadas em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tabela 11 - Teste de Tukey com significância de 5% para os caracteres: clorofila a (Chla1), clorofila b (Chl_{b1}), clorofila a (Chl_{a2}), clorofila b (Chl_{b2}), clorofila a (Chl_{a3}), clorofila b (Chl_{b3}), altura (AT_1); diâmetro do caule (DT_1), altura (AT_2), diâmetro do caule (DT_2), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tratamentos Ambientes	Genótipos	chl_{a1}	chl_{b1}	chl_{a2}	chl_{b2}	chl_{a3}	chl_{b3}	AT_1 (cm)	DT_1 (cm)	AT_2 (cm)	DT_2 (cm)
Controle	H25-64	22,825 aA	0,685^{c} A	25,125 aA	7,3^{aA}	21,975 bB	7,475^{c} B	16,46^{cd} A	4,5975 aA	23,0125 dA	5,685^{bA}
Estresse		21,225 aA	0,655^{ab} A	24,65^{a} A	8,85^{aA}	29,125 aA	9,9^{aA}	9,898^{bB}	3,2275 bB	17,85^{bB}	4,2225^{b} B
Controle	H25-54	22,15^{a} A	0,825^{bc} A	29^{Aa}	10,55^{a} A	30,55^{a} A	12,925 aA	20,265^{b} A	4,5200 aA	28,245^{cd} A	4,8375^{c} A
Estresse		22,65^{a} A	0,655^{ab} A	26,05^{a} A	7,9^{aA}	26,725 aB	8,75^{aB}	14,32^{aB}	3,2575 bB	16,6^{bB}	3,95^{bB}
Controle	H25-63	28,625 aA	1,028^{a} A	29,925 aA	11,15^{a} A	28,825 aA	11,25^{b} A	14,045^{d} A	4,7050 aA	47,0875 bB	5,955^{ab} A
Estresse		29,325 aA	0,4275 cA	29,675 aA	10,675 aA	28,150 aA	8,75^{aB}	12,608^{a} bA	3,875^{a} B	52^{aA}	5,445^{aB}
Controle	H94-31	19,6^{aA}	0,712^{bc} A	26,75^{a} A	9,55^{aA}	28,85^{a} A	11,05^{b} A	18,48^{bc} A	4,8575 aA	34,2925^{c} A	5,5975^{b} A

Estresse		21,125 aA	0,757^{a} A	26,975 aA	9,35^{aA}	27,775 aA	9,55^{aB}	15,525^{a} B	3,84^{aB}	16,275^{bB}	5,2262^{a} A
Controle	UFPI-1356	18,725 aA	0,861^{b} A	21,425 aA	4,575^{a} A	25,15^{b} B	8,2^{cB}	24,67^{aA}	4,8750 aA	54,81^{aA}	6,2775^{a} A
Estresse		23,625 aA	0,575^{bc} A	21,675 aA	6,125^{a} A	29,150 aA	10,1^{aA}	15,746^{a} B	4,07^{aB}	21,775^{bB}	5,07^{aB}

Tabela 12 - Teste de Tukey com significância de 5% para as características: Massa fresca (MF), massa seca da planta (MS), área foliar (AF), perímetro foliar (PF), área foliar específica (AFE), conteúdo relativo de água (CRA), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tratamentos		MF	MS	AF	PF	AFE	CRA
Ambientes	Genótipos	(g)	(g)	(cm^2)	(cm)	(cm^2 g^{-1})	(g cm^2)
Controle	H25-64	13,357^{dA}	2,312^{dA}	239,965^{dA}	271,9925^{dA}	171,1496^{aA}	0,02413^{bA}
Estresse		6,02^{bB}	1,1425^{bB}	177,64^{bB}	222,27^{bB}	179,9849^{bA}	0,01882^{bcA}
Controle	H25-54	25,895^{cA}	3,685^{bcA}	324,3675^{cA}	343,325^{cA}	140,5492^{abB}	0,02674^{bA}
Estresse		5,8375^{bB}	0,8^{bB}	96,0675^{cB}	148,025^{dB}	228,965^{aA}	0,02391^{bA}
Controle	H25-63	51,775^{aA}	6,792^{aA}	607,115^{aA}	496,695^{aA}	128,8396^{bB}	0,02916^{bA}
Estresse		19,887^{aB}	2,67^{aB}	287,3075^{aB}	320,9175^{aB}	179,3187^{bA}	0,03572^{aA}
Controle	H94-31	14,645^{dA}	2,54^{cdA}	218,5575^{dA}	282,3508^{dA}	144,355^{abB}	0,02693^{bA}
Estresse		5,0475^{bB}	0,88^{bB}	120,42^{cB}	174,2225^{cdB}	194,803^{abA}	0,02331^{bA}
Controle	UFPI-1356	38,857^{bA}	4,832^{dA}	440,0425^{bA}	414,8925^{bA}	129,8434^{bB}	0,04405^{aA}
Estresse		4,6625^{bB}	1,65^{abB}	162,905^{bB}	208,92^{bcB}	165,2834^{bA}	0,01^{cB}

5.3.3 Aspectos fisiológicos

A análise das trocas gasosas revelou que a exposição às altas temperaturas comprometeu significativamente a fisiologia do feijão-fava. Para a taxa fotossintética líquida (figura 21A), examinou-se que no ambiente controle os genótipos mantiveram um padrão homogêneo, mas sob estresse térmico houve uma redução significativa e generalizada, com exceção da linhagem H94-31 e a variedade local UFPI-1356, que demonstraram maior tolerância. Esse comportamento foi acompanhado pela condutância estomática (figura 21C), em que seus valores sofreram reduções significativas no ambiente estressante, indicando que o fechamento estomático foi uma resposta predominante em altas temperaturas, com apenas a linhagem H25-54 mantendo uma condutância estomática estatisticamente similar entre os dois ambientes.

Para a taxa de transpiração (figura 21B), os genótipos responderam de forma distinta no ambiente estressante, enquanto as linhagens H25-64, H25-54 e H94-31 reduziram significativamente a perda de água, os genótipos H25-63 e UFPI-1356 mantiveram suas taxas transpiratórias sob altas temperaturas, sugerindo uma tentativa de resfriamento foliar por meio da evapotranspiração. Quanto à eficiência quântica do fotossistema II (figura 21D),

confirmou-se a ocorrência de danos ao aparato fotoquímico no ambiente de estresse térmico. Os genótipos H25-63 e UFPI-1356 apresentaram diminuição em sua eficiência, enquanto o H94-31 destacou-se pela estabilidade fotoquímica, não apresentando diferença estatística entre os ambientes, mantendo a maior eficiência sob estresse térmico.

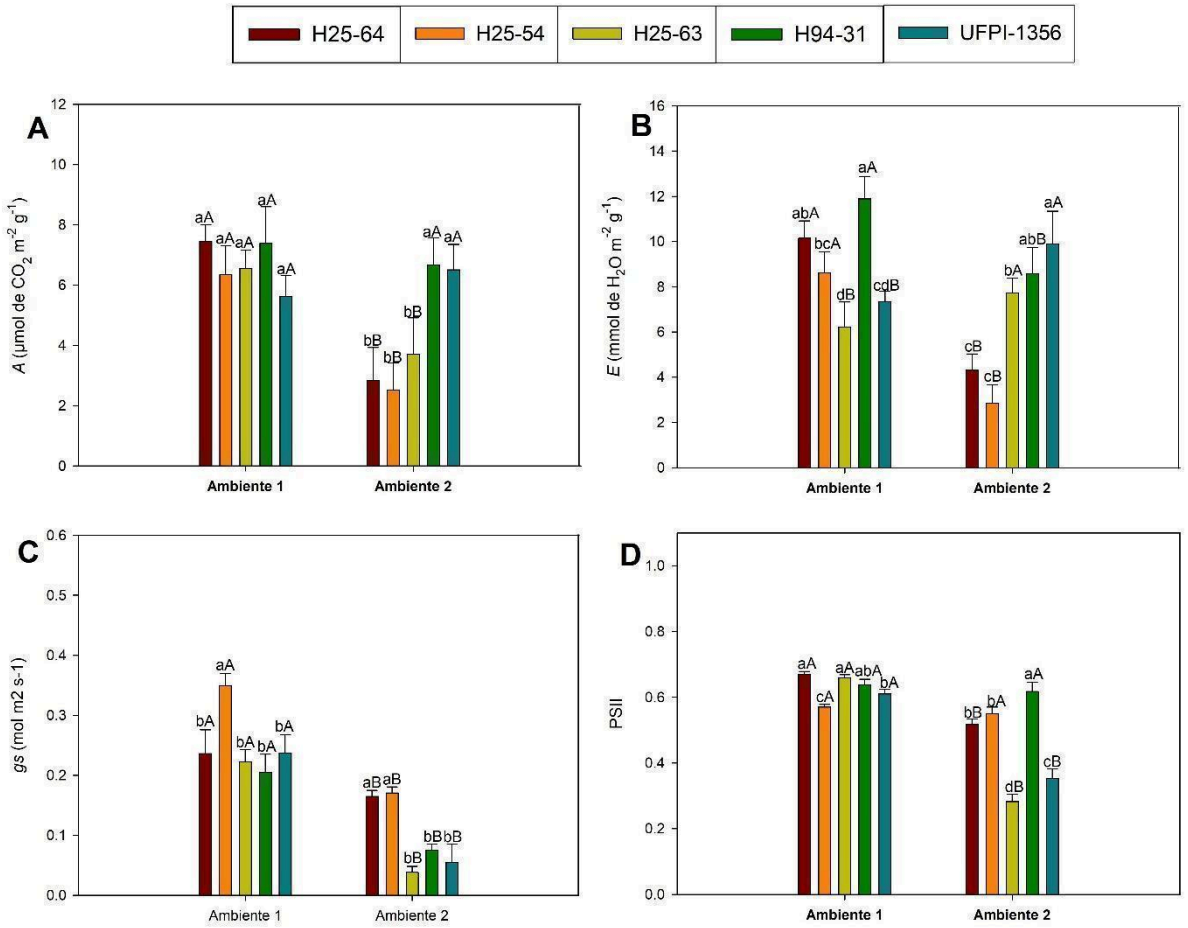


Figura 21 - Taxa fotossintética líquida (A), taxa de transpiração (B), condutância estomática (C) e rendimento quântico efetivo do fotossistema II (D), cultivados em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

A análise dos índices de eficiência revelou que o estresse térmico alterou significativamente a capacidade de aproveitamento de recursos pelos genótipos de feijão-fava. Para a eficiência do uso da água (figura 22A) e a eficiência intrínseca do uso da água (figura 22B), observou-se que a linhagem H25-63 apresentou o desempenho superior no ambiente controle, porém foi o material que sofreu a redução mais acentuada sob altas temperaturas. Em contraste, a linhagem H94-31 demonstrou maior estabilidade para a iEUA, mantendo a maior eficiência sob estresse.

Quanto à eficiência instantânea de carboxilação (figura 22C), houve uma redução generalizada provocada pelas altas temperaturas, com todos os genótipos apresentando diminuição significativa no ambiente estressante, o que indica uma limitação metabólica da enzima rubisco frente ao aumento da temperatura. Essas alterações fisiológicas foram acompanhadas por um aumento expressivo na temperatura foliar (figura 22D), a linhagem H25-63 conseguiu manter a temperatura foliar inferior à dos demais no ambiente de estresse térmico, o que pode estar correlacionado à sua maior taxa de transpiração, embora essa estratégia não tenha sido suficiente para impedir a queda na eficiência do uso da água e nos parâmetros de crescimento.

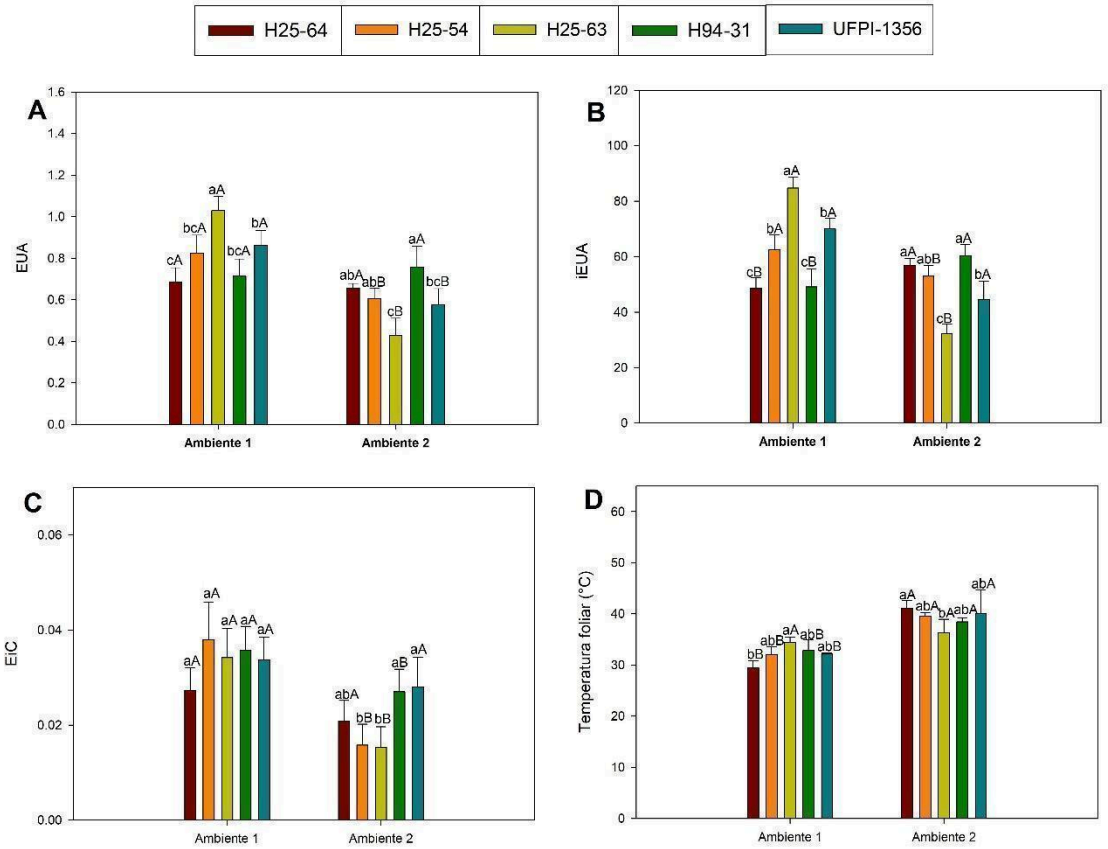


Figura 22 - Eficiência do uso da água (A), eficiência intrínseca do uso da água (B), eficiência instantânea de carboxilação (C) e temperatura foliar (D), cultivadas em ambiente controle e em ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tabela 13 - Teste de Tukey com significância de 5% para as seguintes características: taxa fotossintética líquida (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (gs), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ΦPSII), eficiência do uso da água (EUA), eficiência intrínseca do uso da água (iEUA), eficiência instantânea de carboxilação (EiC), temperatura foliar (TF), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico.Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tratamentos Ambientes	Genótipos	A (umol de CO_2 m^{-2} g^{-1})	E (mmol de H_2O m^{-2} g^{-1})	gs (mol m^2 s^{-1})	ΦPSII	EUA	iEUA	Eic	TF °C
Controle	H25-64	$6,345^{aA}$	$10,14^{abA}$	$0,236^{bA}$	$0,67^{aA}$	$48,56^{cB}$	$0,027^{aA}$	$5,17^{aA}$	$29,42^{bB}$
Estresse		$2,525^{bB}$	$4,3^{cB}$	$0,1647^{aB}$	$0,517^{bB}$	$56,93^{aA}$	$0,020^{aA}$	$5,52^{aA}$	$41,07^{aA}$
Controle	H25-54	$7,45^{aA}$	$8,61^{bcA}$	$0,3492^{aA}$	$0,57^{cA}$	$62,45^{bA}$	$0,038^{aA}$	7^{aA}	$32,05^{abB}$
Estresse		$2,842^{bB}$	$2,845^{cB}$	$0,1705^{aB}$	$0,55^{bA}$	$52,9^{abB}$	$0,015^{aA}$	$6,22^{aA}$	$39,55^{abA}$
Controle	H25-63	$6,552^{aA}$	$6,23^{dB}$	$0,2227^{bA}$	$0,66^{aA}$	$84,73^{aA}$	$0,034^{aA}$	$10,5^{aA}$	$34,4^{aA}$
Estresse		3,7bB	$7,727^{bA}$	$0,0382^{bB}$	$0,283^{dB}$	$32,33^{cB}$	$0,015^{aA}$	$10,4^{aA}$	$36,35^{bA}$
Controle	H94-31	$7,382^{aA}$	$11,89^{aA}$	$0,205^{bA}$	$0,637^{aAb}$	$49,14^{cB}$	$0,035^{aA}$	$5,4^{aA}$	$32,8^{abB}$
Estresse		$6,66^{aA}$	$8,57^{abB}$	$0,075^{bB}$	$0,617^{aA}$	$60,38^{aA}$	$0,027^{aA}$	$5,3^{aA}$	$38,42^{abA}$
Controle	UFPI-1356	$5,617^{aA}$	$7,33^{cdB}$	$0,2372^{bA}$	$0,61^{bA}$	70^{bA}	$0,034^{aA}$	$5,02^{aA}$	$32,1^{abB}$
Estresse		$6,502^{aA}$	$9,89^{aA}$	$0,055^{bB}$	$0,352^{cB}$	$44,59^{bB}$	$0,028^{aA}$	$7,3^{aA}$	40.07^{abA}

5.3.4 Aspectos bioquímicos

A atividade das enzimas antioxidantes apresentou um aumento sob estresse térmico, evidenciando uma tentativa das plantas de mitigar os danos oxidativos. A SOD (figura 23A) evidenciou incrementos em quase todos os genótipos do ambiente de estresse térmico, com destaque para a linhagem H25-54, indicando uma resposta robusta na dismutação do radical superóxido. De maneira mais acentuada, a APX (figura 23B) e a GPOD (figura 23C) apresentaram picos de atividade no genótipo H25-63 sob estresse, sugerindo que esta linhagem possui uma capacidade superior de neutralização do peróxido de hidrogênio por meio destas enzimas.

Quanto ao conteúdo de Proteína (figura 23D), houve um aumento substancial nas concentrações em todos os genótipos no ambiente de estresse térmico. Paralelamente, os teores de Malondialdeído (MDA) (figura 23E), um indicador de danos às membranas celulares, aumentaram no ambiente de estresse. O genótipo H25-64 exibiu os maiores níveis de MDA sob altas temperaturas, o que aponta para uma maior vulnerabilidade à peroxidação lipídica em comparação aos genótipos que mantiveram níveis de MDA mais baixos e estáveis.

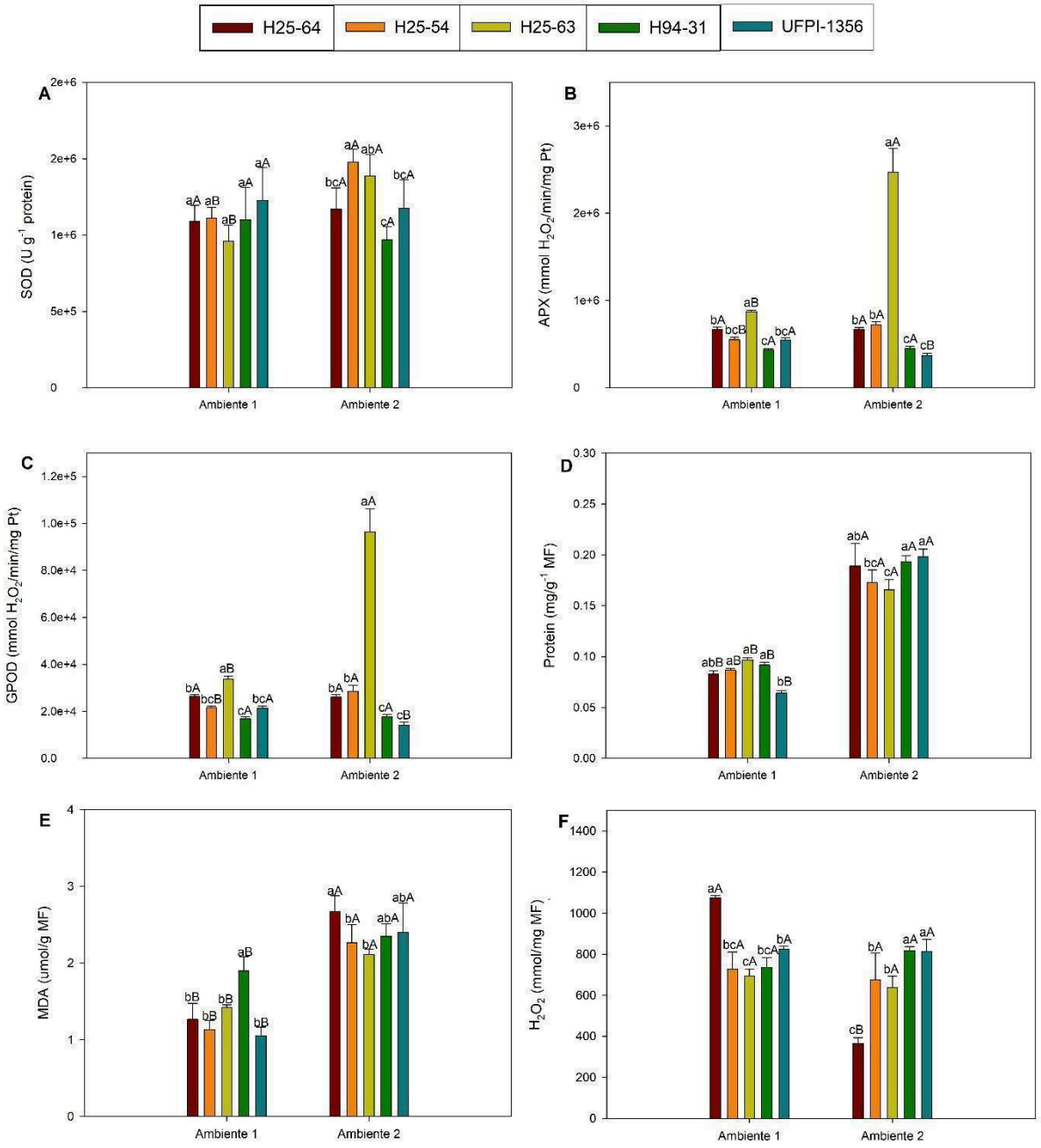


Figura 23 - Superóxido dismutase (A), ascorbato peroxidase (B), peroxidase (C), proteínas (D), malondialdeído (E) e peróxido de hidrogênio (F), cultivados em um ambiente controle e em um ambiente de estresse. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas dentro de um mesmo ambiente e por letras maiúsculas entre ambientes diferentes não diferem de acordo com o teste de Tukey ($p < 0,05$). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tabela 14 - Teste de Tukey com significância de 5% para os caracteres: superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD), proteína (protein), peróxido de hidrogênio (H_2O_2), malondialdeído (MDA), em genótipos de feijão-fava sob estresse térmico. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tratamentos		SOD	APX	GPOD	Protein	H_2O_2	MDA
Ambientes	Genótipos	(U g^{-1} protein)	(mmol H_2O_2/ min/mg Pt)	(mmol H_2O_2/ min/mg Pt)	(mg g^{-1} MF)	(mmol/mg MF)	(umol/g MF)

Controle	H25-64	1089512,3^{aA}	669903,3^{bB}	26321,23^{bA}	0,08260^{abB}	1073,88^{aA}	1,2645^{bB}
Estresse		1168307^{bcA}	667016,1^{bA}	26013,63^{bA}	0,18896^{abA}	364,151^{cB}	2,6720^{aA}
Controle	H25-54	1110162,0^{aB}	550496,1^{bcB}	21566,85^{bcB}	0,08653^{aB}	727,588^{bcA}	1,1287^{bB}
Estresse		1478787^{aA}	719013,7^{bA}	28541,53^{bA}	0,17241^{bcA}	674,419^{bA}	2,2672^{bA}
Controle	H25-63	958088,7^{aB}	868633,9^{aB}	33626,72^{aB}	0,09658^{aB}	694,218^{cA}	1,41989^{bB}
Estresse		1384971^{abA}	2469838^{aA}	96323,69^{aA}	0,16551^{cA}	636,875^{bA}	2,1102^{bA}
Controle	H94-31	1100111,7^{aA}	434283,3^{cA}	16839,55^{cA}	0,09160^{aB}	735,491^{bcA}	1,8962^{aB}
Estresse		967887,6c^{A}	451409,8^{cA}	17604,98^{cA}	0,19312^{aA}	816,428^{aA}	2,346a^{bA}
Controle	UFPI-1356	1225474,8^{aA}	547770,5^{bcA}	21363,05^{bcA}	0,06376^{bB}	824,865^{bA}	1,0529^{bB}
Estresse		1175644^{bcA}	367413,4^{cB}	14079,12^{bcB}	0,1980^{aA}	813,482^{aA}	2,4005^{abA}

5.3.5 Aspectos reprodutivos

No ambiente controle, as quatro linhagens que floresceram, H25-64, H94-31, H25-54 e H25-63, apresentaram índices de viabilidade polínica consistentemente superiores a 90%, independentemente do método colorimétrico utilizado (figura 24). O azul de metileno resultou em estimativas ligeiramente superiores, com preenchimento citoplasmático vibrante, enquanto a orceína acética 2% evidenciou coloração vermelho-parda intensa e homogênea em que ambos os métodos confirmam a viabilidade polínica sob condições estressantes. A variedade local UFPI-1356 não produziu botões florais mesmo no ambiente controle, reforçando o padrão de ciclo tardio e maior sensibilidade às condições de cultivo observado para esse material na avaliação em campo.

A elevada viabilidade polínica das linhagens no ambiente controle, combinada com a ausência completa de florescimento no ambiente estressante, reforça a hipótese de que o as perdas reprodutivas sob estresse não residem na má formação das estruturas reprodutivas masculinas, mas em mecanismos que impedem ou interrompem o suporte metabólico para a manutenção das estruturas reprodutivas, possibilitando o avanço dos estágios até a produção das vagens e sementes.

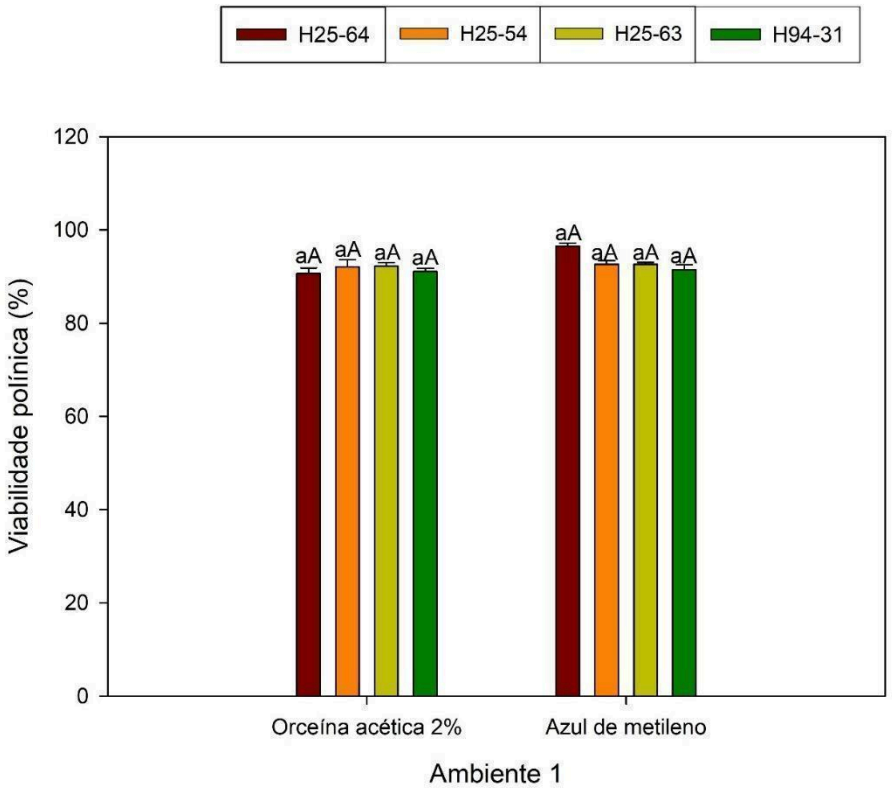


Figura 24 - Análise comparativa da viabilidade do pólen em fava em ambiente controle. Médias de viabilidade do pólen com testes colorimétricos utilizando orceína acética a 2% e azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Tabela 15 - Teste de Tukey com significância de 5% para os caracteres de viabilidade polínica do feijão-fava no ambiente 1. ORC: Orceína acética 2%; AM: Azul de metileno. Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Genótipo	ORC	AM
H25-64	90,625 a	96,5 a
H94-31	91,0625 a	91,5 a
H25-54	92,0625 a	92,625 a
H25-63	92,25 a	92,625 a

5.3.6 Análises multivariadas

A CVA (figura 25) evidenciou uma distinção na relação entre os tratamentos térmicos, com os dois primeiros eixos canônicos (VC), capturando 86,5% da variância total dos dados. A dispersão dos escores ao longo do eixo horizontal (VC1) revelou que o estresse térmico severo foi o principal fator de agrupamento, isolando o ambiente controle, posicionado no hemisfério esquerdo, do ambiente de estresse térmico, alocado no hemisfério

direito. No ambiente controle, observou-se uma associação direta com variáveis indicadoras de eficiência fisiológica e integridade metabólica, notadamente a ΦPSII, a EUA e a Eic, além de parâmetros de biomassa como MS, MF e AF, sugerindo que no ambiente controle o aparato fotossintético e o crescimento vegetativo mantiveram maior estabilidade funcional.

Em contraste, a transição para o ambiente de estresse térmico promoveu um deslocamento generalizado dos genótipos para a direita do biplot, correlacionando-se positivamente com o acúmulo de MDA, o que denota intensificação da peroxidação lipídica e danos às membranas celulares, e com os teores de proteína. O eixo vertical (VC2) foi determinante para discriminar a magnitude da resposta adaptativa entre os genótipos sob estresse. As linhagens H25-63 e H25-64 exibiram um comportamento diferencial marcante no ambiente de estresse térmico, projetando-se em direção aos vetores das enzimas antioxidantes APX e GPOD.

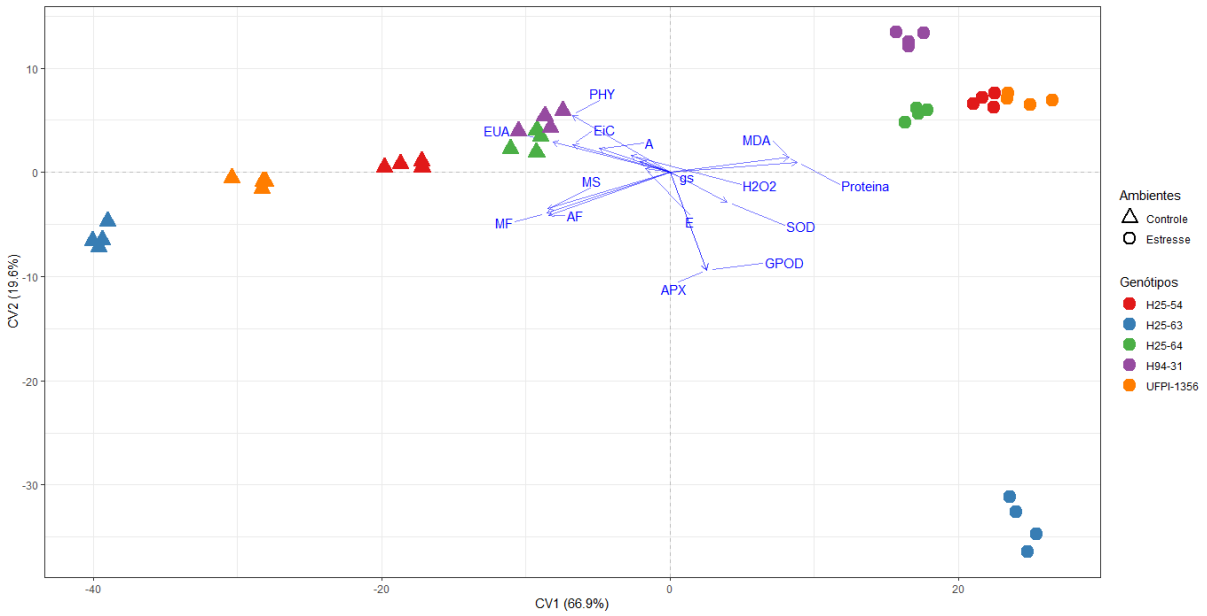


Figura 25 - Biplot das variáveis canônicas de genótipos de feijão-fava submetidos a estresse térmico. As siglas representam as variáveis: taxa de assimilação de CO_2 (A), transpiração (E), eficiência quântica do fotossistema (ΦPSII), condutância estomática (gs), eficiência do uso da água (EUA), eficiência de carboxilação (EiC), massa fresca (MF), massa seca (MS), área foliar (AF), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD), proteínas (Protein), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e malondialdeído (MDA). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

Os GGE biplots, fundamentados em variáveis fisiológicas e bioquímicas, concentraram no eixo principal PC1, 87.71% da variação total (figura 26A e 26B). Constatou-se que o desempenho dos genótipos foi contrastante entre os ambientes de controle e estresse térmico. Além disso, com o gráfico de estabilidade é possível observar que apesar

da linhagem H25-63, apresentar as menores médias, demonstrou ser o mais estável nos ambientes, diferentemente do H94-31. O genótipo H94-31, posicionou-se na extremidade do eixo de performance média e no vértice do setor correspondente ao ambiente de estresse térmico, enquanto que a linhagem H25-54, posicionou no setor do ambiente controle, demonstrando uma superioridade adaptativa nos respectivos ambientes.

Essa posição, do H94-31 indica que a linhagem consegue manter níveis elevados de fotossíntese líquida e eficiência quântica do fotossistema II, mesmo em temperaturas entre 50 e 52,5 °C, sugerindo que seu aparato fotossintético possui maior termoestabilidade do que os demais genótipos avaliados.

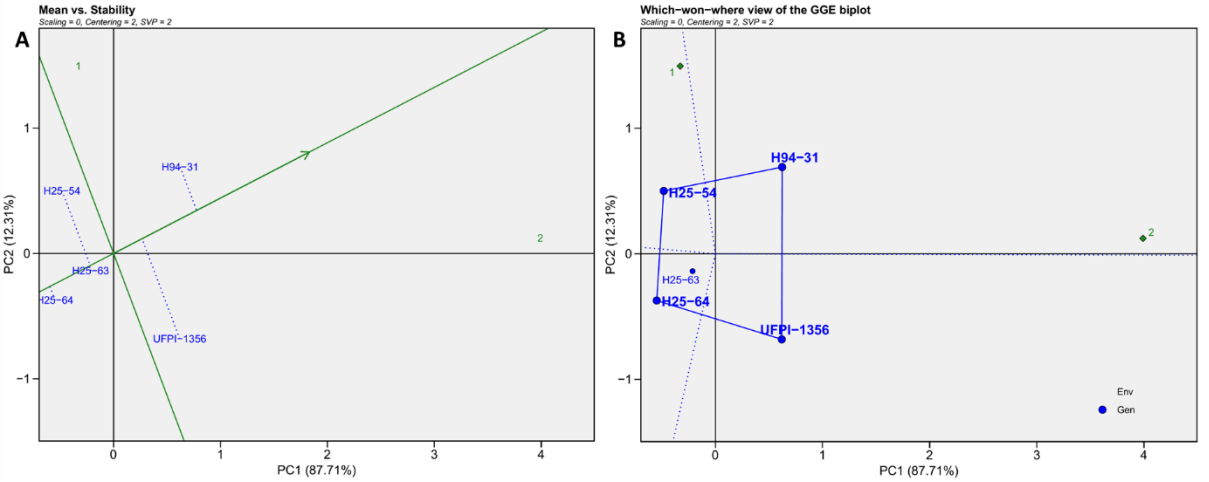


Figura 26 - Análise biplot GGE para o desempenho de genótipos de feijão-fava em condições de controle (1) e estresse térmico (2). (A) Representação da média e estabilidade dos genótipos. (B) Gráfico "Which-won-where" ilustrando o desempenho relativo em cada ambiente com base em variáveis fisiológicas e bioquímicas: taxa de assimilação de CO_2 (A), rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ΦPSII), superóxido dismutase (SOD), ascorbato peroxidase (APX), peroxidase (GPOD) e eficiência de carboxilação (EiC). Teresina, 2025. Fonte: Autoria própria, 2025.

5.4 Discussão

O estresse térmico prejudica severamente o desempenho vegetal. Suas consequências são variadas e dependem da intensidade e duração, mas ocasionam danos mais prejudiciais em culturas anuais, que por possuírem ciclo mais curto têm menor tempo para a remediação do estresse (Thenveettil *et al*., 2025; Kim *et al*., 2026). Há evidências dos prejuízos que o estresse térmico promove nas espécies de *Phaseolus* alterando a fotossíntese, acúmulo de biomassa e produtividade (Machado *et al*., 2022). No entanto, a interação entre a síntese, o acúmulo e a mobilização dos fotoassimilados sob essas condições ainda não está totalmente elucidada.

As folhas são as fontes responsáveis pela produção de açúcar distribuída para as estruturas dreno, como caule, raíz, folhas jovens e tecidos reprodutivos (Parihar *et al*., 2025). A dinâmica e priorização dos tecidos drenos é alterada ao longo do ciclo do vegetal, todavia do ponto de vista de rendimento, a alocação de carbono para os tecidos reprodutivos é de extrema importância, sendo fator fundamental para a obtenção de altos rendimentos (Lal *et al*., 2022; Kim *et al*., 2026). Embora altas temperaturas reduzam a eficiência do maquinário fotossintético e consequente assimilação de CO_2, a alocação de carbono para os tecidos reprodutivos pode ser reduzida por limitações no transporte da fonte para o dreno ou ainda a competição entre outros drenos pelo carbono (Goel *et al*., 2023; Aftab; Sivasankarreddy; Joseph, 2026).

Soltani *et al*. (2019), destacam em seus resultados o efeito diferencial das temperaturas moderadas sob o feijão-comum, evidenciando que a limitação de fotoassimilados não é associada diretamente com o dano ao maquinário fotossintético, mas sim na redução do fornecimento de sacarose aos drenos. Os resultados do ambiente controle aliaram-se a estes, visto que, ocorreu a manutenção do aparato fotossintético, assim como valores elevados de assimilação de CO_2, mas a manutenção da fase reprodutiva não teve sucesso com a produção de vagens. Além disso, os resultados fisiológicos do ambiente de estresse severo indicaram prejuízos ao maquinário fotossintético, refletindo diretamente no desenvolvimento vegetal, como a altura, o diâmetro do caule, o acúmulo de biomassa e a não alteração de fase no ciclo fenológico.

Estudos relatam o impacto reduzido do aquecimento moderado na biomassa total da planta, fotossíntese e metabolismo de carboidratos (Soltani *et al*., 2019). Suwa *et al*. (2010) e Li *et al*. (2026), em seus trabalhos com altas temperaturas e mapeamento do carbono com $^{13}CO_2$ no milho evidenciaram que a produção de biomassa vegetal foi aumentada e a produtividade de grãos reduzida pelo tratamento com alta temperatura devido aos efeitos na atividade do dreno, e não na atividade da fonte. A linhagem H25-63 apresentou acúmulo elevado de biomassa e parâmetros de desenvolvimento das estruturas foliares mesmo sob condições de estresse severo, sendo um possível indicativo da priorização das estruturas vegetativas mesmo sob tais condições adversas.

A presença de estruturas vegetativas bem desenvolvidas não refletem diretamente uma vantagem sob condições de estresse térmico severo (Tene *et al*., 2025). Os resultados neste estudo reforçaram um comportamento já relatado por Harayama e Antonny (2023), no qual a planta intensifica a transpiração para promover o resfriamento foliar e consequentemente reduzir as temperaturas nestas estruturas preservando a homeostase das

reações metabólicas. Todavia, tal estratégia exige um investimento elevado de osmólitos para o controle do potencial hídrico.

A manutenção da temperatura em níveis ideais é fundamental para a ocorrência das reações químicas no interior das células, quando esta condição não é atendida vias metabólicas são abandonadas, resultando na produção de intermediários tóxicos, espécies reativas de oxigênio e outros compostos danosos (Zheng *et al*., 2025; Kim *et al*., 2026). Aydogan, Ergin e Turhan (2025), destacam o controle realizado por genótipos tolerantes de pimentões, que quando expostos ao estresse térmico severo produzem em excesso proteínas de choque térmico, as quais associam-se a outras proteínas e garantem a manutenção conformacional destas, possibilitando o funcionamento mesmo sob o estresse.

Os resultados demonstraram que o número de proteínas no ambiente de estresse severo foi superior em todos os genótipos, todavia, as proteínas produzidas não se correlacionam diretamente com as proteínas antioxidantes, indicando possivelmente a produção de moléculas proteicas como as HSP. Aydogan, Ergin e Turhan (2025), relataram aumentos nos níveis de HSP60 e proteínas totais, além do aumento nos danos à membrana e da diminuição do CRA, de maneira análoga ao observado no feijão-fava, eles destacam que essas respostas sincronizadas mostram que a planta tenta equilibrar a proteção molecular e a manutenção da homeostase diante de condições de aquecimento.

Outra estratégia adotada que se destacou foi a da linhagem H25-63, que apresentou os menores índices de proteínas no ambiente estressante, todavia, baixa eficiência de carboxilação sugerindo uma limitação metabólica severa, onde a energia luminosa absorvida não é adequadamente convertida em energia química (Li; Kim, 2022; Inagaki, 2022). Esse desequilíbrio energético favorece a formação de espécies reativas de oxigênio altamente deletérias, como o oxigênio singleto, o que justifica os índices de MDA a despeito dos níveis moderados de H_2O_2 (Fortunato *et al*., 2023). Ademais, o incremento expressivo na atividade de APX e GPOD nesta linhagem não reflete um marcador de termotolerância, mas o oposto, destacando o colapso oxidativo iminente da linhagem, uma vez que o estresse esteve presente em todo o ciclo.

O custo energético para sustentar esse aparato enzimático, somado à manutenção de estruturas vegetativas robustas, impõe um ônus metabólico insustentável sob estresse térmico severo (Su *et al*., 2025; Maryam *et al*., 2025; Chen *et al*., 2026). Todas estas estratégias de sobrevivência adotadas impactam diretamente no ciclo do vegetal. Muitos estudos retratam que as altas temperaturas aceleram a mudança de fase fenológica, tal mudança promove prejuízos no rendimento, uma vez que a planta não está com seu maquinário preparado para

sustentar os gastos promovidos pela reprodução (Parihar *et al*., 2025). Todavia, nos genótipos avaliados sob altas temperaturas não houve a mudança no ciclo, permanecendo estes genótipos em estado vegetativo. Apesar disso, no ambiente controle as linhagens mudaram o ciclo fenológico, provavelmente devido a presença de fotoassimilados suficientes para a manutenção e a alocação para os tecidos reprodutivos, comportamento ausente na variedade local UFPI-1356.

A reprodução em plantas com flores, segundo Goel *et al.* (2023), pode ser subdivida em três fases principais, englobando desde a formação do gametófito, fase de deposição do pólen no estigma e a fertilização, bem como o desenvolvimento embrionário. A sensibilidade nesta fase do ciclo é atribuída com mais frequência à formação do gametófito masculino. Aftab, Sivasankarreddy e Joseph (2026), ressaltam que altas temperaturas reduzem a receptividade do estigma e prejudicam interações essenciais entre pólen e pistilo, como a adesão e a hidratação do pólen, além de alterar a germinação a sua germinação com o desenvolvimento de tubos polínicos defeituosos.

Os resultados presentes neste estudo dissociam do que já se conhece a respeito da cultura do feijão-fava (Ernest; Wisser, 2023). Com a obtenção de alta viabilidade polínica e intenso abortamento floral sob condição de estresse térmico, a problemática reprodutiva passa a ser atribuída a outros mecanismos e não a má formação do gametófito masculino. Amrutha *et al*. (2024), discutiram a respeito da alocação dos fotoassimilados em tomate, ressaltando que o estresse impediu o aumento transitório na concentração de amido resultando na diminuição das concentrações de açúcares solúveis nas paredes da antera e nos grãos de pólen em tomate, promovendo abortamento floral.

A metabolização de açúcares consolida-se como o componente metabólico e transcricional crucial para diferenciar a tolerância ou suscetibilidade dos órgãos florais ao estresse térmico (Aftab; Sivasankarreddy; Joseph, 2026). Os resultados de Li *et al*. (2015) em milho reforçam a premissa deste estudo com feijão-fava, de que a ineficiência na alocação de fotoassimilados para os drenos reprodutivos é a principal responsável pelos abortamentos florais e perdas de rendimento, sobrepondo-se até mesmo aos danos físicos no pólen.

Li *et al.* (2015) destacam que, enquanto genótipos sensíveis tendem a apresentar ineficiência na regulação de genes como o *carbon starved anthers*, essencial para coordenar o fluxo de açúcares para as anteras, as variedades tolerantes respondem com a superexpressão de transportadores de açúcar e invertases da parede celular no pólen. Em contrapartida, no feijão-fava, a priorização de estruturas vegetativas robustas e o elevado investimento no

aparato antioxidante parecem atuar como um dreno competitivo, desviando os fotoassimilados que seriam destinados ao sucesso reprodutivo.

5.5 Considerações finais

Os resultados obtidos nesta pesquisa corroboram a hipótese de que a redução da produtividade do feijão-fava sob condição de estresse térmico não resulta exclusivamente de danos diretos ao aparato fotossintético, mas associa-se a alterações nos processos de partição de fotoassimilados para os drenos reprodutivos, visto que o vigor foi identificado nos gametófitos masculinos simultaneamente ao aborto floral.

Este cenário pode ter sido condicionado por uma severa restrição na translocação de carboidratos, agravada pela intensificação da respiração e pela síntese de osmólitos para a manutenção do estado hídrico e suporte ao resfriamento transpiratório. Embora essenciais para a proteção celular, tais respostas bioquímicas estabelecem um dreno metabólico competitivo que desvia recursos da partição produtiva.

Conclui-se, portanto, que o gargalo pode residir na relação entre fonte-dreno, na qual a planta prioriza a manutenção vegetativa e a homeostase térmica em detrimento da reprodução, dado o alto custo energético dessas defesas adaptativas.

REFERÊNCIAS

AFTAB, A.; SIVASANKARREDDY, K.; JOSEPH, J. Anther and pollen thermotolerance: molecular mechanisms and implications for plant reproduction under heat stress. **Planta**, v. 263, n. 95, 2026. DOI: https://doi.org/10.1007/s00425-026-04962-8.

AMRUTHA, V. et al. High temperature stress induced changes in physiological, biochemical, hormonal and gene expression patterns in contrasting tomato Genótipos. **Plant Physiology Reports**, v. 29, p. 872–888, 2024. DOI: https://doi.org/10.1007/s40502-024-00829-w.

ANGON, P. B. et al. Plant development and heat stress: role of exogenous nutrients and phytohormones in thermotolerance. **Discover Plants**, v. 1, n. 17, 2024. DOI: https://doi.org/10.1007/s44372-024-00020-3.

AYDOGAN, C.; ERGIN, S.; TURHAN, E. Physiological and heat shock protein responses in bell pepper plants under heat stress. **Current Trends in Natural Sciences**, v. 14, n. 27, p. 107-116, 2025. DOI: https://doi.org/10.47068/ctns.2025.v14i27.013.

BENINCASA, M. M. P. Plant growth analysis: basic concepts. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 42 p.

BIODIVERSITY INTERNATIONAL. Guidelines for the development of crop descriptor lists. Rome: Bioversity International, 2007. 92 p. (Series of technical bulletins on biodiversity).

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

CARLINI, B.; LUCINI, C.; VELÁZQUEZ, J. The Role of Legumes in the Sustainable Mediterranean Diet: Analysis of the Consumption of Legumes in the Mediterranean Population over the Last Ten Years a PRISMA Statement Methodology. **Sustainability**, v. 16, n. 3081, 2024. DOI: https://doi.org/10.3390/su16073081.

CHACÓN-SÁNCHEZ, M. I. et al. Gene flow in *Phaseolus* beans and its role as a plausible driver of ecological fitness and expansion of cultigens. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 1-25, 2021. DOI: https://doi.org/10.3389/fevo.2021.618709.

CRUZ, C. D. GENES: a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. Acta Scientiarum. **Agronomy**, v. 35, n. 3, p. 271–276, 2013.

DE MELO, L. F. et al. Assessment of genetic diversity in *Phaseolus lunatus* landrace germplasm for use in breeding programs. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 41, p. 292–303, 2023. DOI: https://doi.org/10.1007/s11105-022-01367-1.

FORTUNATO, S. et al. Redox Signaling in Plant Heat Stress Response. **Antioxidants**, v. 12, n. 3, 2023. DOI: https://doi.org/10.3390/antiox12030605.

GARCIA, T. et al. Comprehensive genomic resources related to domestication and crop improvement traits in Lima bean. **Nature Communications**, v. 12, n. 702, 2021. DOI: https://doi.org/10.1038/s41467-021-20921-1.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: i. occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, n. 2, p. 309-314, 1977.

GOEL, K. et al. Thermosensitivity of pollen: a molecular perspective. **Plant Cell Reports**, v. 42, p. 843–857, 2023. DOI: https://doi.org/10.1007/s00299-023-03003-y.

HARAYAMA, T.; ANTONNY, B. Beyond fluidity: the role of lipid unsaturation in membrane function. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology**, v. 15, n. 7, 2023. DOI: https://doi.org/10.1101/cshperspect.a041409.

HODGES, D. M. et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. **Planta**, v. 207, p. 604-611, 1999. DOI: https://doi.org/10.1007/s004250050524.

IBGE. INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Lima bean production. Disponível em: https://www.ibge.gov.br/estatisticas/economicas/agricultura-e-pecuaria/9117-producao-agricola-municipal-culturas-temporarias-e-permanentes.html?utm_source=landing&utm_medium=explica&utm_campaign=producao_agropecuaria&t=resultados. Acesso em: 3 jan. 2025.

INAGAKI, N. Processing of D1 Protein: A Mysterious Process Carried Out in Thylakoid Lumen. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 5, 2022. DOI: https://doi.org/10.3390/ijms23052520.

IPCC. Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC, 2023. p. 1-34.

JESUS, L. G. A. et al. Efficiency of colorimetric tests for determining pollen viability in broad bean accessions (*Phaseolus lunatus* L.). **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável**, v. 8, n. 1, 2018. DOI: https://doi.org/10.21206/rbas.v8i1.430.

KIM, K. H. et al. Climate-Resilient soybean: integrated breeding strategies for mitigating drought and heat stress. **Agriculture**, v. 16, n. 4, 2026. DOI: https://doi.org/10.3390/agriculture16040445.

LAL, M. K. et al. From source to sink: mechanistic insight of photoassimilates synthesis and partitioning under high temperature and elevated [CO_2]. **Plant Molecular Biology**, v. 110, p. 305–324, 2022. DOI: https://doi.org/10.1007/s11103-022-01274-9.

LI, M.; KIM, C. Chloroplast ros and stress signaling. **Plant Communications**, v. 3, n. 1, 2022. DOI: https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264.

LI, T. et al. Effects of changing assimilate supply on starch synthesis in maize kernels under high temperature stress. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 25, n. 2, p. 639-647, 2026. DOI: https://doi.org/10.1016/j.jia.2024.08.002.

LI, X. et al. Metabolic and transcriptomic signatures of rice floral organs reveal sugar starvation as a factor in reproductive failure under heat and drought stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 38, n. 10, p. 2171-2192, 2015. DOI: https://doi.org/10.1111/pce.12545.

LOPES, A. C. A.; GOMES, R. L. F.; ARAÚJO, A. S. F. Lima bean cultivation in the Mid-North region of Brazil. 2010. 272 p.

LOPES, A. C. A. L. et al. Vinte anos de pesquisas com o feijão-lima (*Phaseolus lunatus* L.) na Universidade Federal do Piauí. **Revista RG News**, v. 10, n. 1, 2024.

LUQMAN, T.; HUSSAIN, M.; KHAN, M. K. R. Harnessing multivariate insights coupled with susceptibility indices to reveal morpho-physiological and biochemical traits in heat tolerance of cotton. **BMC Plant Biology**, v. 25, n. 126, 2025. DOI: https://doi.org/10.1186/s12870-025-06141-5.

MACHADO, E. O. et al. Evaluation of lima bean accessions at high temperatures. **Revista Caatinga**, v. 35, p. 791-798, 2022. DOI: https://doi.org/10.1590/1983-21252022v35n406rc.

MANTOVANI, A. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 42, n. 1, p. 1-6, 1999. DOI: https://doi.org/10.1590/S1516-89131999000100002.

MARYAM, A. et al. Beyond the membrane: the pivotal role of lipids in plants abiotic stress adaptation. **Plant Growth Regulation**, v. 105, p. 1869–1887, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s10725-025-01363-x.

MULAMBA, N. N.; MOCK, J. J. Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. **Egyptian Journal of Genetics and Cytology**, v. 7, p. 40-51, 1978.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v. 22, p. 867-880, 1981. DOI: https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232.

PALERMO, N. et al. Heat stress phenotyping: A key for plant selection in a warming climate. **Plant Science**, v. 359, 2025. DOI: https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112675.

PARIHAR, P. et al. Sucrose synthase dynamics and its potential role in heat stress tolerance in cereals. **Frontiers in Plant Science**, v. 16, 2025. DOI: https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1652076.

R CORE TEAM. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018.

SOARES, F. C. et al. Water consumption by lily crops grown in alternative substrates under protected environmental conditions. **Ciência Rural**, v. 42, p. 1001-1006, 2012. DOI: https://doi.org/10.1590/S0103-8478201200060.

SOLTANI, A. et al. Elevated temperatures cause loss of seed set in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) potentially through the disruption of source-sink relationships. **BMC Genomics**, v. 20, n. 312, 2019. DOI: https://doi.org/10.1186/s12864-019-5669-2.

SU, X. et al. Mechanisms for cell survival during abiotic stress: focusing on plasma membrane. **Stress Biology**, v. 5, n. 1, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s44154-024-00195-5.

SUWA, R. et al. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 48, n. 2-3, p. 124-130, 2010. DOI: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2009.12.010.

TAIZ, L. et al. Fisiologia vegetal. ed. 6, Porto Alegre: Artmed, 2017. 888 p.

TENE, M. T. et al. Star of biochemical traits of heat-tolerant and heat-sensitive *Phaseolus* Genótipos in coping with heat stress. **Plant Growth Regulation**, v. 105, p. 1511-1528, 2025. DOI: https://doi.org/10.1007/s10725-025-01340-4.

THENVEETTIL, N. et al. Drought and high nighttime temperature impact on soybean seed yield and quality under ambient and elevated CO_2 environment. **Scientific Reports**, v. 15, n. 36679, 2025. DOI: https://doi.org/10.1038/s41598-025-20392-0.

URBANEK, H.; KUZNIAK-GEBAROWSKA, E.; HERKA, K. Elicitação de respostas de defesa em folhas de feijão pela *Botrytis cinerea* polygalacturonase. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 13, p. 43-50, 1991.

WANG, Q. et al. A review of changes at the phenotypic, physiological, biochemical, and molecular levels of plants due to high temperatures. **Planta**, v. 259, n. 57, 2024. DOI: https://doi.org/10.1007/s00425-023-04320-y.

ZHENG, Y. et al. The Genetics and Breeding of Heat Stress Tolerance in Wheat: Advances and Prospects. **Plants**, v. 14, n. 148, 2025. DOI: https://doi.org/10.3390/plants14020148.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS FUTURAS

Os resultados obtidos ao longo dos dois capítulos que compõem esta dissertação convergem para uma conclusão central em que a limitação produtiva do feijão-fava sob condições de estresse térmico não decorre, de forma prioritária, de danos diretos ao aparato fotossintético, mas sim sugerem que decorrem de alterações na dinâmica de partição de fotoassimilados entre fonte-dreno. Essa hipótese, formulada a partir da prospecção realizada em campo no Capítulo 1, foi corroborada e aprofundada pelas evidências fisiológicas, bioquímicas e reprodutivas obtidas no Capítulo 2, conferindo consistência aos achados em duas escalas distintas de avaliação: a variabilidade genética ampla observada em condição de campo e o comportamento mecanístico detalhado sob regimes térmicos controlados.

A convergência entre os dois capítulos reforça a hipótese que o gargalo produtivo do feijão-fava sob altas temperaturas reside, fundamentalmente, na relação fonte-dreno, em que diante do elevado custo metabólico imposto pelos mecanismos de defesa ao estresse térmico, a planta prioriza a sobrevivência vegetativa e a manutenção da integridade celular, comprometendo secundariamente o direcionamento de fotoassimilados às estruturas reprodutivas.