

Soja em solos de várzea do Sul do Brasil

André Luís Thomas & Cláudia Erna Lange
Organizadores



Soja em solos de várzea do Sul do Brasil

André Luís Thomas & Cláudia Erna Lange
Organizadores



Porto Alegre, 2014

Copyright dos autores
1ª edição: 2014

Foto da capa:
Anderson Vedelago

Produção Gráfica e Impressão:
Evangraf - (51) 3336.2466

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

S683 Soja em solos de várzea do Sul do Brasil / Organizadores: André Luís Thomas e Cláudia Erna Lange – Porto Alegre : Evangraf, 2014.
128 p. : il.

ISBN 978-85-7727-638-7

1. Soja. 2. Adversidades químicas de solos. 3. Adaptações morfológicas. 4. Adaptações fisiológicas. 5. Potencial de rendimento de grãos. I. Thomas, André Luís.

CDU 631.4
CDD 633.3

(Bibliotecária responsável: Sabrina Leal Araujo – CRB 10/1507)

Todos os direitos reservados. A reprodução não autorizada dessa publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610)

Pedidos desta publicação para:
andrethomas20@hotmail.com
ou thomaspl@ufrgs.br

Adaptações fisiológicas da soja ao excesso de umidade no solo

André Luís Thomas¹ & Ladaslav Sodek²

No sistema radicular inundado, durante a diminuição da disponibilidade de O_2 , a respiração aeróbica é substituída parcialmente pela glicólise e fermentação. Neste caso, a respiração mitocondrial é limitada pela falta de O_2 como aceptor final de elétrons. A fermentação corresponde a um período excepcional e transitório no metabolismo das raízes, onde a produção de ATP cai de 36 para 2 moles por mol de glicose metabolizada (Dennis et al., 1992; Morard & Silvestre, 1996; Sousa & Sodek, 2002; Bailey-Serres & Voesenek, 2008).

Na respiração anaeróbica, pela falta de O_2 como aceptor final de elétrons, ocorre o acúmulo de intermediários no ciclo de Krebs, diminuição da disponibilidade de NAD^+ e acúmulo de piruvato. A partir do piruvato são produ-

1 Professor do Departamento de Plantas de Lavoura da Faculdade de Agronomia da UFRGS, Porto Alegre - RS. E-mail: thomaspl@ufrgs.br

2 Professor do Departamento de Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da UNICAMP, Campinas-SP. E-mail: lsodek@unicamp.br

zidos os principais produtos da fermentação em tecidos vegetais: etanol e lactato (Figura 1). Embora a atividade conjunta da glicólise e da fermentação permitam apenas a síntese limitada de ATP, pela fosforilação ao nível de substrato, regenera-se NAD^+ e remove-se o excesso de prótons (Dennis et al., 1992; Armstrong et al., 1994; Ricard et al., 1994; Morard & Silvestre, 1996; Drew, 1997; Sousa & Sodek, 2002).

Em raízes de soja sob hipoxia, outro destino importante do piruvato é a conversão em alanina. O acúmulo de alanina em vez de lactato ou etanol tem a vantagem de provocar uma queda menor no pH celular e levar ao funcionamento parcial do ciclo de Krebs (Rocha et al., 2010), permitindo maior produção de ATP; sem perda de carbono, pois a alanina pode ser metabolizada facilmente após a remoção do estresse (Sousa & Sodek, 2003). Por outro lado, com a formação de alanina não há regeneração de NAD^+ , essencial para a continuidade da glicólise e a formação de ATP. Possivelmente, a regeneração de NAD^+ está associada a uma reação secundária envolvida na formação de alanina. Como esquematizado na Figura 1, o doador de N para transformar piruvato em alanina é o ácido glutâmico, em reação catalizada pela alanina aminotransferase. O N do ácido glutâmico é repostado em outra reação de transaminação envolvendo o ácido aspártico. Nesta reação, o ácido aspártico ao doar seu N se transforma em ácido oxaloacético, por sua vez é rapidamente transformado em ácido málico numa reação que regenera NAD^+ . Esta via metabólica faz parte do esquema proposto por Rocha et al. (2010) envolvendo o funcionamento parcial do ciclo de Krebs associado à formação de alanina sob hipoxia e viabiliza o funcionamento da glicólise.

Adaptações fisiológicas da soja ao excesso de umidade no solo

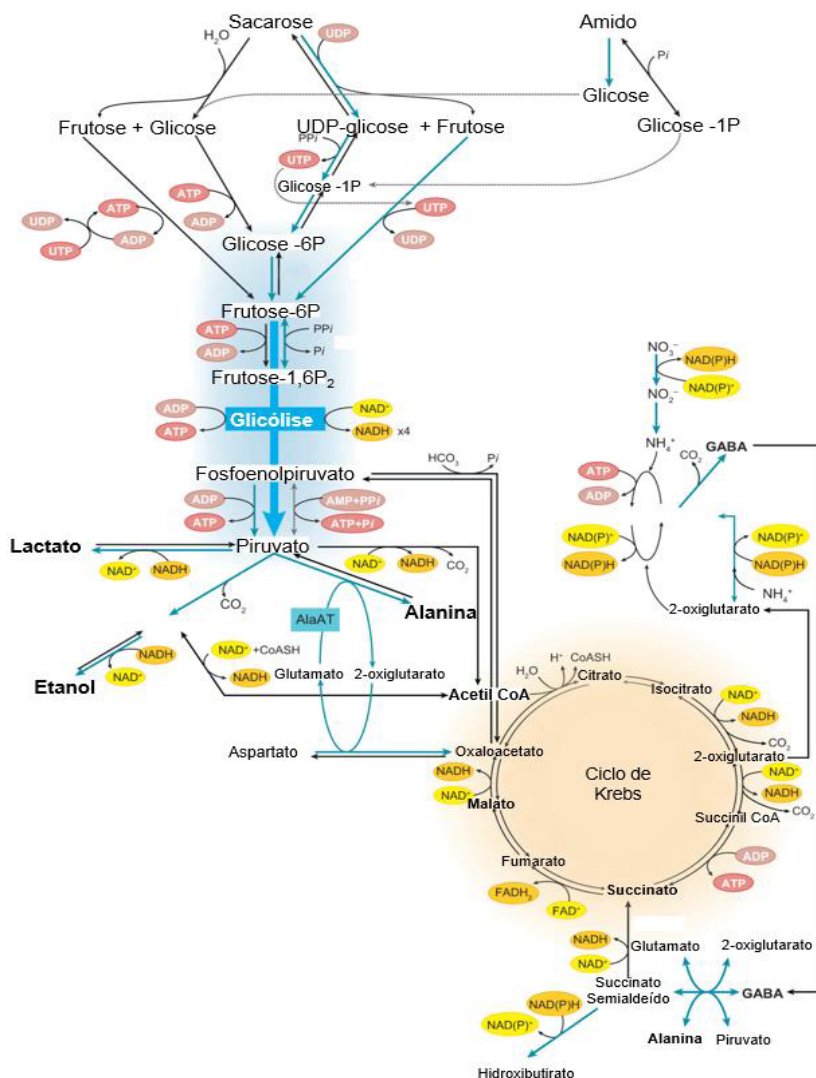


Figura 1. Aclimação metabólica sob deficiência de O₂. As plantas têm muitas rotas de catabolismo da sacarose, produção de ATP e regeneração de NAD⁺ e NAD(P)⁺. As setas azuis indicam as reações que são produzidas durante o estresse.

Adaptado de Bailey-Serres & Voeselek, 2008.

O desenvolvimento de aerênquima e de raízes adventícias é uma resposta comum em plantas após inundação do sistema radicular. Tais modificações morfológicas podem melhorar a tolerância destas espécies à hipoxia, pois estas estruturas facilitam a difusão de oxigênio para as raízes submersas (Jackson & Armstrong, 1999; Drew et al., 2000; Schussler & Longstreth, 2000; Gibberd et al., 2001; Thomas et al, 2005). Entretanto, nem sempre a formação dessas estruturas constitui a melhor estratégia para um genótipo de soja tolerar a inundação do solo, pois genótipos com poucas modificações morfológicas podem apresentar melhor tolerância à inundação (ver Capítulo 3). A presença na solução do solo de NH_4 como forma predominante de nitrogênio e a grande disponibilidade de Fe, bem como o aumento na concentração de Mn e Na são fatores importantes que interferem no metabolismo da soja sob hipoxia. Estes fatores são abordados com mais detalhe a seguir.

Amônio

No tecido de plantas supridas somente com amônio (NH_4) ocorre o acúmulo desse íon, de ânions inorgânicos (cloro, sulfato e fosfato) e de aminoácidos, com redução de cátions essenciais (K, Ca e Mg) e ácidos orgânicos (Holldampf & Barker, 1993; Marschner, 1995), diminuindo o desenvolvimento da soja (Tabela 1). Em função disso, algumas hipóteses têm sido formuladas para explicar o efeito prejudicial do NH_4 às plantas, mas nenhuma delas é considerada satisfatória (Wirén et al 2000).

a) a absorção de NH_4 pelas raízes está associada ao mecanismo de efluxo de H^+ à rizosfera e a liberação de H^+ também está relacionada à incorporação de NH_4 em

proteínas, sugerindo a acidificação da rizosfera e/ou distúrbio do pH intracelular, o que poderia explicar o efeito prejudicial do NH_4 . Entretanto, em muitos casos a toxidez é observada em meio com pH tamponado e espécies sensíveis à toxidez não demonstram distúrbio no pH citosólico induzido pelo NH_4 (Wirén et al., 2000; Britto et al., 2001).

Tabela 1. Estatura e área foliar de plantas de soja inoculadas e com raízes inundadas durante 5 e 14 dias com solução nutritiva sem N (SN) e com NO_3 , NH_4 e NH_4NO_3 , a partir do estádio V6-7, e em plantas com raízes não inundadas (NI).

Tratamentos	Estatura (cm)		Área foliar (cm^2 /planta)	
	5 dias	14 dias	5 dias	14 dias
NI	62 ab*	77 a	1334 a	2199 a
SN	65 a	77 a	1132 b	1642 bc
NO_3	63 a	77 a	1307 a	2012 ab
NH_4	55 c	67 b	1219 ab	1458 c
NH_4NO_3	57 bc	69 b	1198 b	1640 bc

* Médias seguidas por letras diferentes na coluna diferem entre si.

Adaptado de Thomas, 2004.

b) a limitação de carboidratos nas raízes também contribuiria para o efeito prejudicial, baseado no fato de que o NH_4 por si só não é translocado à parte aérea em muitas espécies e, então, grande quantidade de esqueletos de carbono para assimilação de N precisariam ser providos às raízes, ocasionando a falta de esqueletos de carbono nas mesmas. Porém, em alguns casos, o suprimento externo de α -cetoglutarato, uma fonte chave de carbono para assimilação de N, alivia os sintomas de toxidez, mas em outros casos ele aumenta o metabolismo do NH_4 , sugerindo que outros fatores podem limitar a assimilação de NH_4 (Britto et al., 2001).

c) a diminuição de cátions essenciais como K, Mg e Ca no tecido de plantas submetidas a períodos prolongados de nutrição com NH_4 pode contribuir para a toxidez devido ao desbalanço nutricional (Britto et al., 2001). Transportadores e canais de K são hábeis para transportar NH_4 , portanto esses transportadores podem contribuir para a toxidez de NH_4 quando há baixa concentração de K na solução do solo (Hoopen et al., 2010).

d) em espécies sensíveis a toxidez de NH_4 , submetidas a altas concentrações externas de NH_4 , ocorre uma hiperpolarização negativa do potencial da membrana plasmática das células das raízes, ocasionando uma disfunção na regulação da entrada de NH_4 , que leva ao acúmulo excessivo de NH_4 no citosol. Para minimizar o efeito do excesso de NH_4 , ocorre um efluxo ativo (com gasto de ATP) de mais de 80% do NH_4 que entrou nas células através da membrana plasmática das células das raízes. Este ciclo fútil aumenta em 40% a respiração das raízes, é independente da atividade da glutamina sintetase e de outros processos relacionados ao metabolismo do N e é acompanhado por uma diminuição no desenvolvimento das plantas (Britto et al., 2001; Li et al., 2013). Entretanto, o alto custo energético do efluxo de NH_4 através da membrana plasmática está superestimado e o consumo da energia requerida para ativar o efluxo pode aumentar os sintomas de toxidez, ou seja, diminuir o desenvolvimento da planta (Kronzucker et al., 2001).

Em um solo inundado a fonte de N predominante é o NH_4 (ver Capítulo 2) que é prejudicial para muitas espécies vegetais. Entretanto, quando utiliza-se o nitrato (NO_3) como fonte de N para plantas de soja com sistema radicular sob hipoxia, cultivadas em solução nutritiva (ausência de solo e atividade microbiana) o desenvolvimento das plan-

tas é similar à condição de normoxia (Tabela 1). O efeito benéfico do nitrato na tolerância ao alagamento é bem conhecido (Malavolta 1954; Trought & Drew 1981; Allegre et al., 2004; Thomas & Sodek, 2005; Horchani et al., 2010). O NO_3 estimula a proliferação de raízes laterais no sistema radicular da soja sob hipoxia (Figura 2). A nível metabólico o efeito benéfico do NO_3 envolve a regeneração do NAD^+ (Figura 1). Primeiro, na redução do nitrato pela nitrato redutase formando o nitrito e, segundo, durante o metabolismo do nitrito que pode seguir dois caminhos sob hipoxia. O primeiro, idêntico ao que ocorre sob normoxia, leva a redução do nitrito em amônia seguido pela assimilação do N pelo sistema GS/GOGAT, reações que consomem elétrons e regeneram NAD^+ . Entretanto, este caminho é muito limitado em hipoxia (Lee 1978; Trought & Drew, 1981; Morard et al., 2004; Brandão & Sodek, 2009; Oliveira et al., 2013a). O segundo caminho leva a redução de nitrito em NO. A própria enzima redutase de nitrato responsável pela formação do nitrito a partir do nitrato também mostra atividade, em hipoxia, na transformação de nitrito em NO (Rockel et al., 2002). Entretanto, as evidências indicam que o papel da redutase de nitrato é apenas fornecer o nitrito precursor do NO e não na produção direta do NO a partir de nitrito (Salgado et al., 2006; Oliveira et al., 2013b). Mais recentemente, em trabalho com a soja, Oliveira e colaboradores (2013b) obtiveram evidência de que o nitrito se transforma em NO no mitocondria onde o nitrito substitui o O_2 como acceptor terminal de elétrons no processo de fosforilação oxidativa, assim formando NO (Gupta & Igamberdiev, 2011). Desta forma o nitrito permite não apenas a regeneração de NAD^+ mas também a formação de ATP. Tais processos podem explicar o efeito benéfico do nitrato na tolerância da planta ao alagamento e à hipoxia.



Figura 2. Sistemas radiculares de plantas de soja inoculados e inundados durante 14 dias com diferentes fontes de nitrogênio (N₂ - somente fixação simbiótica; NO₃ - adição de nitrato; NH₄ - adição de amônio).

Thomas, 2004.

Ferro

A absorção excessiva de ferro pode causar toxidez na planta de soja, limitando seu crescimento (Foy et al., 1978), provocando os sintomas de amarelecimento foliar, clorose e morte de folhas novas (Barni, 1999). A toxidez pode ser indireta ou direta (Sahrawat, 2005; Becker & Asch, 2005). Indireta quando ocorre deficiência de outros nutrientes como P, K, Ca, Mg e Zn, com a planta acumulando ou não concentrações tóxicas de Fe nos tecidos. Direta quando há excesso de Fe na forma livre dentro da célula, aumenta a produção de radicais livres, como consequência ocorre a peroxidação de lipídios e danos a proteínas e áci-

dos nucleicos, podendo levar a célula à morte (Halliwell & Gutteridge, 1992).

Plantas de soja cultivadas sob inundação em solos hidromórficos apresentam altos teores de ferro nas folhas, chegando a valores entre 0,8 e 3,0 g de Fe/ kg de matéria seca (Barni, 1999; Pires et al., 2002). Porém, existe diferença na suscetibilidade a toxidez por ferro entre cultivares de soja (Foy et al., 1978).

Para o excesso de absorção de ferro, em plantas sob inundação, são mencionados mecanismos de tolerância: 1. restrição da absorção pela capacidade da planta oxigenar o sistema radicular através de aerênquima, oxidando Fe^{+2} a Fe^{+3} na superfície das raízes, com consequente precipitação do Fe^{+3} sobre elas (Foy et al., 1978; Hendry & Brocklebank, 1985; Marschener, 1995), ou restrição à entrada através da membrana plasmática das células das raízes (Hall, 2002); 2. quelar o Fe que entrou na planta com citrato, nicotianamina e fitosideróferos da família do ácido mugineico a fim de diminuir sua reatividade durante o transporte (Kobayashi & Nishizawa, 2012); 3. a absorção de Fe^{+2} em excesso induz a produção do radical $O_2^{\cdot-}$ (superóxido) nas raízes, aumentando a atividade da superóxido dismutase que cataliza a síntese de H_2O_2 ($O_2^{\cdot-} + O_2^{\cdot-} + 2H^+ \rightarrow H_2O_2$). Com o acúmulo transitório de H_2O_2 nas raízes e a presença de ferro livre, pode haver a formação de radicais hidroxilas ($Fe^{+2} + H_2O_2 \rightarrow Fe^{+3} + OH + OH$), que causam peroxidação de lipídios, inativação de membranas de proteínas, perda da integridade e morte celular. Em espécies e/ou genótipos tolerantes, além do aumento da atividade da superóxido dismutase, ocorre a indução da síntese da peroxidase que converte H_2O_2 em H_2O , sendo que esse mecanismo pode tornar-se ineficaz 36-48 horas após sua

indução (Hendry & Brocklebank, 1985); 4. absorção com compartimentalização do ferro em espaços apoplásticos e vacúolos; e 5. também uma classe de proteínas, as ferritinas, atuam no tamponamento do ferro dentro da célula. Cada molécula de ferritina da soja pode armazenar de 800 a 2700 átomos de ferro numa forma solúvel, não tóxica e prontamente disponível à célula. Portanto, o conteúdo de ferro no tecido vegetal (Tabela 2) é um parâmetro impreciso para avaliar o efeito tóxico desse elemento sobre o tecido vegetal. As ferritinas acumulam-se nos cloroplastos e plastídios não verdes (proplastídeos, etioplastos e amiloplastos), sendo encontradas em tecidos da parte aérea, ápice radicular, sementes e nódulos (Sczekan & Joshi, 1987; Lobréaux & Briat, 1991; Ragland & Theil, 1993; Guerinot & Yi, 1994; Briat & Lobréaux, 1997; Clemens et al., 2002). A tolerância de um genótipo à toxicidade por ferro e a tolerância à inundação do solo estão correlacionadas, sendo a susceptibilidade à toxidez por ferro influenciada pelos estádios de desenvolvimento e nutricional da planta (Foy et al., 1978).

Tabela 2. Teor de nitrogênio (N), potássio (K), ferro (Fe), manganês (Mn) e sódio (Na) nas folhas de quatro genótipos de soja com 5 a 6 folhas trifolioladas desenvolvidas (V6-7), após inundação de 7 dias, e rendimento de grãos com inundação de 7 dias em V6-7 e no enchimento de grãos, em solo de várzea (Gleissolo).

Genótipo	Nutrientes nas folhas					Rendimento de grãos
	N	K	Fe	Mn	Na	
% mg/kg.....			kg/ha
1	2,6	1,1	2500	152	698	840
2	2,0	1,2	2100	178	67	1310
3	1,7	1,0	6800	92	58	2064
4	2,1	0,8	1900	95	93	2600

Thomas & Costa, 2010.

Manganês

Como um micronutriente essencial, baixos níveis de Mn são necessários para a nutrição e o desenvolvimento da planta. No entanto, quando está presente em quantidades excessivas, é extremamente tóxico para as células vegetais (Millaleo et al., 2010).

Os sintomas de toxidez por manganês (Mn) na planta caracterizam-se pelo aparecimento de pontuações castanhas nas folhas, seguidas de deformações e necrose. Entretanto o nível tóxico de Mn nas folhas de soja é característico de cada genótipo, sendo valores entre 140 e 300 mg de Mn/Kg de matéria seca de folhas relatados como tóxicos ao desenvolvimento das plantas (Carter et al., 1975; Foy et al., 1978; Heenan & Campbell, 1980; Ohki et al., 1980; Rosolem et al., 1992).

A toxidez por Mn pode ser indireta ou direta, semelhante a toxidez por Fe. Os mecanismos de tolerância da planta ao excesso de Mn envolvem o impedimento de entrada nas raízes (seletividade de membrana e liberação de exsudados como oxalato e citrato na rizosfera para diminuir a disponibilidade de Mn) e quando dentro da planta acumular Mn nas raízes, compartimentalizar em organelas ou no apoplasto, complexar com ácidos orgânicos e ativar sistemas antioxidantes (Blamey et al., 1986; Marschner, 1995; Macfie et al., 1994; Reichman, 2000; Millaleo et al., 2010). Genótipo de soja tolerante a inundação apresenta menor teor de Mn nas folhas (Tabelas 2 e 3).

Sódio

Existe diferença entre genótipos de soja quanto a tolerância à salinidade (El-Samad & Shaddad, 1997; Inanaga et al., 2001) e quando um genótipo está com o sistema ra-

dicular inundado, concentrações baixas de sódio (Na), 3 a 5 mM na solução do solo, não consideradas salinas (Colmer & Greenway, 2011), podem prejudicar seu desenvolvimento e mesmo levá-lo a morte (Thomas, 2009). Isso também ocorre com genótipos de milho (Bispo, 2011), porém não acontece a genótipos de arroz irrigado.

Tabela 3. Teor de ferro (Fe), manganês (Mn), sódio (Na) e cloro (Cl) nas folhas de genótipos de soja tolerante (Toler.) e suscetível (Susc.) à inundação, em tratamentos de solo não inundado (NI), inundado com água - I (H₂O), inundado com água mais amônio - I (NH₄), inundado com água mais cloreto de sódio - I (NaCl), e inundado com água mais amônio e cloreto de sódio - I (NH₄ + NaCl).

Tratamentos	Fe		Mn		Na		Cl	
	Toler.	Susc.	Toler.	Susc.	Toler.	Susc.	Toler.	Susc.
 mg / Kg de MS						%	
NI	A* 91 b	A 105 d	298	349	A* 33 b	A 28 c	0,37	0,97
I (H ₂ O)	B 301 a	A 459 a	254	379	A 29 b	A 55 c	0,35	0,91
I (NH ₄)	A 332 a	A 293 c	249	363	B 43 b	A 147 b	0,46	0,93
I (NaCl)	B 314 a	A 390 b	277	362	B 55 b	A 154 b	0,40	0,97
I (NH ₄ + NaCl)	B 295 a	A 359 b	272	381	B 279 a	A 457 a	0,51	1,02
Média	--	--	B* 270	A 367	--	--	B* 0,41	A 0,96

* Médias antecedidas de mesma letra maiúscula na linha e seguidas de mesma letra minúscula na coluna, para cada elemento, não diferem pelo teste de Duncan (P > 0,05).

Thomas, 2009.

A maior absorção de Na por alguns genótipos com raízes em hipoxia (Tabelas 2 e 3) pode ocasionar toxicidade metabólica de Na. Essa, em grande parte, é resultado da capacidade do Na competir com o K por sítios de ativação de enzimas essenciais para a função celular. Mais de 50 enzimas são ativadas pelo K (Evans & Sorger, 1966). Embora o Na pode substituir o K neste papel em alguns casos (Sodek

et al, 1980), quando ocorre o grau de ativação é bem inferior aquele obtido com o K. Assim, elevados níveis de Na ou alta relação Na:K podem perturbar vários processos enzimáticos no citoplasma (Tester & Davenport, 2003).

O menor teor de sódio encontrado no tecido de genótipos de soja mais tolerantes à inundação (Tabelas 2 e 3) é, provavelmente, devido à exclusão de sódio pelas raízes ou a selectividade das membranas plasmáticas das raízes em condições de hipoxia (Zhu, 2001; Tester & Davenport, 2003; Chinnusamy et al., 2005; Munns & Tester, 2008; Colmer & Greenway, 2011; Conde et al., 2011; Mian et al., 2011). O teor de sódio nas folhas pode ser considerado como um fator importante na tolerância à inundação de um genótipo. A questão que permanece é se a absorção de sódio diferencial entre genótipos tolerantes e sensíveis à inundação é devido à própria hipoxia ou à presença de amônio no solo inundado, pois esse pode causar a despolarização da membrana e a entrada de Na (Pang & Shabala, 2010). Também, a hipoxia pode estimular a entrada de Na através de canais de cátions não seletivos (Conde et al., 2011).

Fixação Simbiótica de N₂

A eficiência da fixação simbiótica de N₂ em soja depende da interação de fatores da planta, do rizóbio e do ambiente. É um processo que demanda alta quantidade de energia, requerendo ao menos 4 ATP para cada par de elétrons transferidos ao N₂. Essa energia é gerada mais eficientemente pela fosforilação oxidativa nos sítios de respiração localizados na membrana externa do rizóbio. Paradoxalmente, entretanto, o oxigênio é um inibidor da atividade da nitrogenase (Dakora & Atkins, 1989). Para contornar o problema as leguminosas possuem uma barreira à difusão de O₂ nas células do córtex do nódulo, a fim de manter um ambiente

microaeróbico (Serraj et al., 1995; Minchin, 1997; Guasch et al., 2001). Além dessa barreira, na zona infectada do nódulo há a presença de leghemoglobina cujo papel é transportar o oxigênio até a membrana externa da bactéria e ao mesmo tempo assegurar a ausência de oxigênio livre no ambiente da nitrogenase. A entrada de oxigênio nas células infectadas do nódulo é tão bem controlado por este mecanismo que mesmo em condições normais o oxigênio é o fator limitante para a atividade da nitrogenase (Layzell & Hunt, 1990). Isto explica a alta sensibilidade do processo ao alagamento, onde a disponibilidade de oxigênio no meio é muito menor. Consequentemente, a inibição da fixação de nitrogênio pelo alagamento é praticamente imediata (Amarante & Sodek, 2006).

A maioria dos genótipos de soja é suscetível ao alagamento do solo e a fixação simbiótica pode ser prejudicada pela falta de O_2 , bem como pela presença de altas concentrações de NH_4 , Fe e Mn na solução do solo. Em ensaios conduzidos em vasos, com substrato e em condições controladas de casa de vegetação, independentemente do nível de tolerância do genótipo (ver Capítulo 3), os nódulos podem suportar períodos de até 21 dias de inundação (Scholles & Vargas, 2004; Thomas, 2004), embora as plantas tenham seu desenvolvimento reduzido e apresentem clorose. Estas condições, no entanto, superestimam a capacidade de sobrevivência dos nódulos comparativamente ao que se observa em lavouras com excesso hídrico, pois não englobam vários fatores que podem impactar na vida útil dos nódulos, como as condições de maior radiação e temperatura elevada que ocorrem a campo e a interação com a atividade microbiana.

Quanto à fixação simbiótica em si, existem estudos (Thomas, 2004; Badinelli, 2008) com genótipos de soja que apresentam grande capacidade de desenvolver adap-

tações morfológicas (raízes adventícias e aerênquima), entretanto não existem informações para os genótipos que toleram o excesso hídrico no solo praticamente sem desenvolver essas adaptações.

Na soja a inundação do sistema radicular induz o aumento no teor de alanina (indicador de anaerobiose) não apenas nas raízes mas na seiva do xilema também (Puiatti & Sodek, 1999; Sousa & Sodek, 2002; Thomas & Sodek, 2005). A seiva do xilema acusa outras alterações como uma diminuição nos teores de ureídeos e de glutamina (indicadores da eficiência da fixação simbiótica de N_2 em soja), bem como de aminoácidos livres totais (Tabela 4). Quando ocorre inundação, independentemente do período ser de 1h, 1 dia ou 4 dias, há uma redução de mais de 90% no teor de ureídeos e de glutamina na seiva do xilema, quando comparados com os teores em plantas não inundadas (Amarante & Sodek, 2006; Justino & Sodek, 2013). Quanto mais curto o período de inundação mais rápida a recuperação da atividade da nitrogenase e de glutamina na seiva do xilema (Justino & Sodek, 2013). A drenagem após períodos mais prolongados de inundação (1 a 9 dias) proporciona a retomada plena da fixação de N_2 pelos nódulos da planta de soja num período de 3 a 5 dias (Amarante, 2002; Badinelli, 2008), enquanto que após períodos de inundação mais curtos (horas) a recuperação é bem mais rápida (Justino & Sodek, 2013).

A hipoxia inibe o acúmulo de biomassa e a fixação de N_2 , entretanto a inibição da fixação ocorre mais cedo (praticamente é imediata - Amarante & Sodek, 2006) e é mais pronunciada que a inibição do acúmulo de biomassa (Bacanamwo & Purcell, 1999). Com o desenrolar da inundação, a planta desenvolve raízes adventícias e interconexões de aerênquima nos órgãos submersos que reverterem

o processo de hipoxia e ela recupera a fixação simbiótica de N_2 (Tabela 4). Entretanto, a planta tem seu desenvolvimento reduzido e apresenta-se clorótica.

O estágio de desenvolvimento da planta tem influência no processo de reversão da hipoxia, pois quanto maior a quantidade de reservas nas raízes, mais rapidamente ela supera o estresse anaeróbico. Plantas de soja com 10-12 folhas saíram dessa condição após 10 dias, enquanto plantas com 6-7 folhas levaram 14 dias (Thomas, 2004).

Tabela 4. Teores de O_2 na solução nutritiva, aerênquima nos nódulos e raiz principal, teores de alanina e glutamina, quantidade de ureídeos e aminoácidos livres totais (ALT) na seiva do xilema de plantas de soja com sistemas radiculares inoculados e inundados, durante 10 dias com solução nutritiva sem N, a partir do florescimento (plantas com 10-12 folhas trifolioladas desenvolvidas).

Dias de Inundação	O_2 na solução (mg/L)	Aerênquima (%)		mol% na seiva		mmol/mL de seiva	
		Nódulos	Raiz ¹	Alanina	Glutamina	Ureídeos	ALT
0	6,6	0,4 b ²	0,3 c	0,4	13,7	4,2 a	2,1 a
1	0,9	1,9 a	1,6 c	34,0	0,6	0,2 b	1,2 bc
2	0,7	1,9 a	2,5 c	--	--	--	--
3	0,6	1,9 a	2,6 c	17,7	0,2	0,2 b	0,8 c
4	0,8	1,7 ab	4,7 c	--	--	--	--
5	0,6	1,8 a	13,4 b	12,8	0,8	0,2 b	0,7 c
6	0,6	1,8 a	17,3 b	--	--	--	--
7	0,6	2,1 a	22,0 a	3,9	6,2	1,4 b	1,1 bc
10	0,7	1,7 ab	21,7 a	6,2	12,8	3,9 a	1,6 ab

¹ 8 cm da raiz principal a partir do colo da planta.

² Médias seguidas de letras distintas na coluna diferem entre si pelo teste de Duncan ($P > 0,05$).

Thomas, 2004.

Hemoglobinas não simbióticas da classe 1 e óxido nítrico

Outro mecanismo que pode ser importante para a tolerância de plantas ao estresse de hipoxia provocado pela inundação envolve as hemoglobinas não simbióticas (Dordas, 2009). A deficiência de O_2 induz a síntese de hemoglobinas não simbióticas da classe 1 (nsHb-1) e de óxido nítrico (NO) em plantas. O ciclo nsHb-1/NO (Figura 3) pode aliviar a hipoxia porque: a) é uma rota alternativa à fermentação e regenera NAD^+ que é essencial para manter a glicólise; b) regenera NO_3^- que alivia a condição de hipoxia (Figura 1); e c) protege as células de estresse nitrosativo, porque utiliza NO que é produzido em excesso durante a hipoxia (Figura 3) (Perazzolli et al., 2006; Garrocho-Villegas et al., 2007; Hebelstrup et al., 2007; Dordas, 2009; Hill, 2012; Sairam et al., 2012; Limami et al., 2014). Portanto, a degradação de NO por hemoglobinas não-simbióticas, conforme esquematizada na Figura 3, pode funcionar em conjunto com a transformação mitocondrial de nitrito em NO (discutida acima) na regeneração do $NAD(P)^+$ durante a hipoxia.

Tendo em vista que as hemoglobinas não simbióticas são expressas em vários tecidos (raízes, nódulos, caule, cotilédones, folhas e sementes) da planta de soja (Andersson, 1996) e a interação com o óxido nítrico alivia a hipoxia, é pertinente investigar se existe diferença nessa interação entre genótipos de soja suscetíveis e tolerantes a hipoxia, pois esses últimos se desenvolvem com pouco aerênquima e poucas raízes adventícias (ver Capítulo 3).

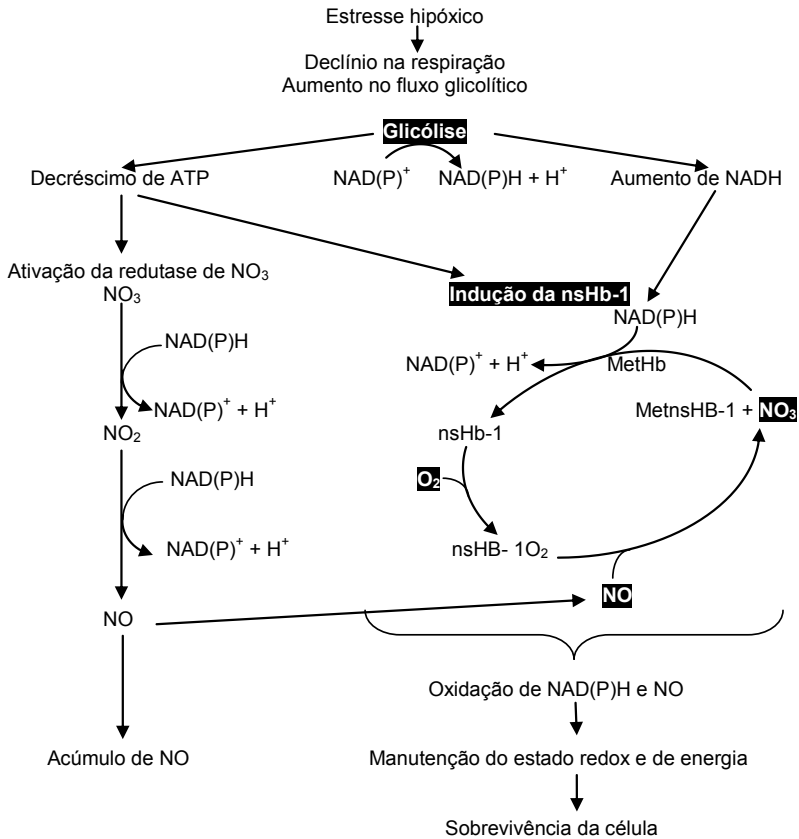


Figura 3. Ciclo sugerido da interação entre hemoglobinas não simbióticas da classe 1 (nsHB-1) e óxido nítrico (NO) no aumento da tolerância à hipoxia em plantas.

Dordas, 2009.

Referências bibliográficas

ALLEGRE, A.; SILVESTRE, J.; MORARD, P.; KALLERHOFF, E.; PINELLI, E. 2004. Nitrate reductase regulation in tomato roots by exogenous nitrate: a possible role in tolerance to long-term root anoxia. *Journal of Experimental Botany*, v.55, p.2625-2634.

AMARANTE, L. DO. 2002. **Transporte e metabolismo de glutamina em soja [*Glycine max* (L.)]: uma relação estreita com a fixação simbiótica do nitrogênio atmosférico.** Universidade Estadual de Campinas, Campinas, tese de doutorado. 159p.

AMARANTE, L.; SODEK, L. 2006. Waterlogging effect on xylem sap glutamine of nodulated soybean. **Biologia Plantarum**, v.50, p.405-410.

ANDERSSON, C.R.; JENSEN, E.O.; LLEWELLYN, D.J.; DENNIS, E.S.; PEACOCK, W.J. 1996. A new hemoglobin gene from soybean: a role for hemoglobin in all plants. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v.93, p.5682-5687.

ARMSTRONG, W.; BRÄNDLE, R.; JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v.43, p.307-358.

BACANAMWO, M.; PURCELL, L.C. 1999. Soybean dry matter and N accumulation responses to flooding stress, N sources and hypoxia. **Journal of Experimental Botany**, v.50, p.689-696.

BADINELLI, P. G. 2008. **Respostas bioquímicas e fisiológicas de plantas noduladas de soja submetidas à hipoxia.** Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, dissertação de mestrado. 100p.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. 2008. Flooding Stress: Acclimations and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v.59, p.313-339.

BARNI, N.A. 1999. Efeito do período de inundação do solo na absorção de nutrientes, uso da água e crescimento da planta de soja. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, v.5, p.7-18.

BECKER, M.; ASCH, F. 2005. Iron toxicity in rice: conditions and management concepts. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v.168, p.558-573.

- BISPO, N.B. 2011. **Seleção de genótipos e análise da tolerância do milho (*Zea mays* L.) ao encharcamento do solo.** Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, tese de doutorado. 64p.
- BLAMEY, F.P.C.; JOYCE, D.C.; EDWARDS, D.G.; ASHER, C.J. 1986. Role of trichomes in sunflower tolerance to manganese toxicity. **Plant and Soil**, v.91, p.171-180.
- BRANDÃO, A.D.; SODEK, L. 2009. Nitrate uptake and metabolism by roots of soybean plants under oxygen deficiency. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.21, p.13-23.
- BRIAT, J. F.; LOBRÉAUX, S. 1997. Iron transport and storage in plants. **Trends in Plant Science**, v. 2, p.187-193, 1997.
- BRITTO, D.T.; SIDDIQI, M.Y.; GLASS, A.D.M.; KRONZUCKER, H.J. 2001. Futile transmembrane NH_4^+ cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. **Proceedings of the National Academy of Science of USA**, v.98, p.4255-4258.
- CARTER, O.G.; ROSE, I.A.; READING, P.F. 1975. Variation in susceptibility to manganese toxicity in 30 soybean genotypes. **Crop Science**, v.15, p.730-732.
- CHINNUSAMY, V.; JAGENDORF, A.; ZHU, J.K. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. **Crop Science**, v.45, p. 437-448.
- CLEMENS, S.; PALMGREN, M.G.; KRÄMER, U. 2002. A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation. **Trends in Plant Science**, v.7, p.309-315.
- COLMER, T.D.; GREENWAY, H. 2011. Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O_2 deficiency. **Journal of Experimental Botany**, v.6, p.39-57.
- CONDE, A.; CHAVES, M.M.; GERÓS, H. 2011. Membrane transport, sensing and signaling in plant adaptation to environmental stress. **Plant Cell Physiology**, v.52, p.1583-1602.

DAKORA, F.D.; ATKINS, C.A., 1989. Diffusion of oxygen in relation to structure and function in legume root nodules. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.16, p.131-140.

DENNIS, E.S.; MILLAR, A.; DOLFERUS, R.; OLIVE, M.; BRUXELLES, G. DE; PEACOCK, W.J. 1992. Molecular analysis of the response to anaerobics stress. In: **Adaptation of food crops to temperature and water stress: Proceedings of an International Symposium**, Taiwan, 13-18 august 1992. Asian Vegetable Research and Development Center, publication n.93.410, p.59-67.

DORDAS, C. 2009. Nonsymbiotic hemoglobins and stress tolerance in plants. **Plant Science**, v.176, p.433-440.

DREW, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.48, p.223-250.

DREW, M.C.; HE, C-J.; MORGAN, P.W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Trends in Plant Science**, v.5, p.123-127.

EL-SAMAD, A.; SHADDAD, M.A.K. 1997. Salt tolerance of soybean cultivars. **Biologia Plantarum**, v.39, p.263-269.

EVANS, H.J.; SORGER, G. 1966. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 17, p.47-76.

FOY, C.D.; CHANEY, R.L.; WHITE, M.C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 29, p.511-566.

GARROCHO-VILLEGAS, V.; GOPALASUBRAMANIAM, S.K.; ARREDONDO-PETER, R. 2007. Plant hemoglobins: What we know six decades after their discovery. **Gene**, v.398, p.78-85.

GIBBERD, M.R.; GRAY, J.D.; COCKS, P.S.; COLMER, T.D. 2001. Waterlogging tolerance among a diverse range of *Trifolium ac-*

cessions is related to root porosity, lateral root formation and 'aerotropic rooting'. **Annals of Botany**, v.88, p.579-589.

GUASCH, L.M.; FELIPE, M.R.; FERNÁNDEZ-PASCUAL, M. 2001. Effects of different O₂ concentrations on nitrogenase activity, respiration, and O₂ diffusion resistance in *Lupinus albus* L. cv. Multolupa nodules. **Journal of Plant Physiology**, v.158, p.1395-1402.

GUERINOT, M.L.; YI, Y. 1994. Iron: Nutritious, noxious, and not readily available. **Plant Physiology**, v.104, p.815-820.

GUPTA, K.J.; IGAMBERDIEV, A.U. 2011. The anoxic plant mitochondrion as a nitrite: NO reductase. **Mitochondrion**, v.11, p.537-543.

HALL, J.L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.1-11.

HALLIWELL, B.; GUTTERIDGE, J.M.C. 1992. Biologically relevant metal ion-dependent hydroxyl radical generation. **FEBS Letters**, v.307, p. 108-112.

HEBELSTRUP, K.H.; IGAMBERDIEV, A.U.; HILL, R.D. 2007. Metabolic effects of hemoglobin gene expression in plants. **Gene**, v.398, p.86-93.

HEENAN, D.P.; CAMPBELL, L.C. 1980. Growth, yield components and seed composition of two soybean cultivars affected by manganese supply. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.31, p.471-476.

HENDRY, G.A.F.; BROCKLEBANK, K.J. 1985. Iron-induced oxygen radical metabolism in waterlogged plants. **New Phytologist**, v.101, p.199-206.

HILL, R.D. 2012. Non-symbiotic haemoglobins - What's happening beyond nitric oxide scavenging? **AoB Plants** 2012: pls004; doi:10.1093/aobpla/pls004.

HOLLDAMPF, B.; BARKER, A.V. 1993. Effects of ammonium on elemental nutrition of red spruce and indicator plants grown in

acid soil. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.24, p.1945-1957.

HOOPEN, F.T.; CUIN, T.A.; PEDAS, P.; HEGELUND, J.N.; SHABALA, S.; SCHJOERRING, J.K.; JAHN, T.P. 2010. Competition between uptake of ammonium and potassium in barley and *Arabidopsis* roots: molecular mechanisms and physiological consequences. **Journal of Experimental Botany**, v.61, p.2303-2315.

HORCHANI, F.; ASCHI-SMITI, S.; BROUQUISSE, R. 2010. Involvement of nitrate reduction in the tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) to prolonged root hypoxia. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.32, p.1113-1123.

INANAGA, P.N.A.; KAFKAFI, U.; LUX, A.; SUGIMOTO, Y. 2001. Different effect of humidity on growth and salt tolerance of two soybeans cultivars. **Biologia Plantarum**, v.44, p.405-410.

JACKSON, M.B.; ARMSTRONG, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, v.1, p.274-287.

JUSTINO, G. C.; SODEK, L. 2013. Recovery of nitrogen fixation after short-term flooding of the nodulated root system of soybean. **Journal of Plant Physiology**, v.170, p.235-241.

KOBAYASHI, T.; NISHIZAWA, N.K. 2012. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants. **Annual Review of Plant Biology**, v.63, p.131-52.

KRONZUCKER, H.J.; BRITTO, D.T.; DAVENPORT, R.J.; TESTER, M. 2001. Ammonium toxicity and the real cost of transport. **Trends in Plant Science**, v.6, p.335-337.

LAYZELL, D.B.; HUNT, S. 1990. Oxygen and the regulation of nitrogen fixation in legume nodules. **Physiology Plantarum**, v. 80, p.322-327.

LEE, R.B. 1978. Inorganic nitrogen metabolism in barley roots under poorly aerated conditions. **Journal of Experimental Botany**, v.29, p.693-708.

LI, S.; WANG, Z.; STEWART, B.A. 2013. Responses of Crop Plants to Ammonium and Nitrate N. **Advances in Agronomy**, v. 118, p. 205-237.

LIMAMI, A.M.; DIAB, H.; LOTHIER, J. 2014. Nitrogen metabolism in plants under low oxygen stress. **Planta**, v.239, p.531-41.

LOBRÉAUX, S.; BRIAT, J.F. 1991. Ferritin accumulation and degradation in different organs of pea (*Pisum sativum*) during development. **Biochemical Journal**, v.274, p.601-606.

MACFIE, S.M.; COSSINS, E.A.; TAYLOR, G.J. 1994. Effects of Excess Manganese on Production of Organic Acids in Mn-Tolerant and Mn-Sensitive Cultivars of *Triticum aestivum* L. (Wheat). **Journal of Plant Physiology**, v.143, p.135-144.

MALAVOLTA, E. 1954. Studies on the nitrogenous nutrition of rice. **Plant Physiology**, v.29, p.98-99.

MARSCHNER, H. 1995. **Mineral nutrition of higher plants**. San Diego: Academic Press, 1995. 889p.

MIAN, A.A.; SENADHEERA, P.; MAATHUIS, F.J.M. 2011. Improving crop salt tolerance: anion and cation transporters as genetic engineering targets. **Plant Stress**, v.5, p.64-72.

MILLALEO, R.; REYES-DÍAZ, M.; IVANOV, A.G.; MORA, M.L.; ALBERDI, M. 2010. Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v.10, p. 476 - 494.

MINCHIN, F.R. 1997. Regulation of oxygen diffusion in legume nodules. **Soil Biology and Biochemistry**, v.29, p.881-888.

MORARD, P.; SILVESTRE, J. 1996. Plant injury due to oxygen deficiency in the root environment of soilless culture: A review. **Plant and Soil**, v.184, p.243-254.

MORARD, P.; SILVESTRE, J. LACOSTE, L.; CAUMES, E.; LAMAZE, T. 2004. Nitrate uptake and nitrite release by tomato roots in response to anoxia. **Journal of Plant Physiology**, v.161, p.855-866.

MUNNS, R.; TESTER, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. **Annual Review of Plant Biology**, v.59, p.651-681.

OHKI, K.; WILSON, D.O.; ANDERSON, O.E. 1980. Manganese deficiency and toxicity sensitivities of soybean cultivars. **Agronomy Journal**, v.72, p.713-716.

OLIVEIRA, H.C.; FRESCHI, L.; SODEK, L. 2013a. Nitrogen metabolism and translocation in soybean plants subjected to root oxygen deficiency. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.66, p.141-149.

OLIVEIRA, H.C.; SALGADO, I.; SODEK, L. 2013b. Involvement of nitrite in the nitrate-mediated modulation of fermentative metabolism and nitric oxide production of soybean roots during hypoxia. **Planta**, v.237, p.255-264.

PANG, J.; SHABALA, S. 2010. Membrane transporters and waterlogging tolerance. In: Mancuso, S.; Shabala, S. (eds.). **Water signaling and tolerance in plants**. Springer, 2010. p.197-219.

PERAZZOLLI, M.; ROMERO-PUERTAS, M.C.; DELLEDONNE, M. 2006. Modulation of nitric oxide bioactivity by plant haemoglobins. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.479-488.

PIRES, J.L.; SOPRANO, E.; CASSOL, B. 2002. Adaptações morfo-fisiológicas da soja em solo inundado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, p.41-50.

PUIATTI, M.; SODEK, L. 1999. Waterlogging affects nitrogen transport in the xylem of soybean. **Plant Physiology Biochemistry**, v.37, p.767-773.

RAGLAND, M.; THEIL, E.C. 1993. Ferritin (mRNA, protein) and iron concentration during soybean nodule development. **Plant Molecular Biology**, v.21, p.555-560.

REICHMAN, S. 2000. **The responses of plants to metal toxicity. A review focusing on copper, manganese and zinc**. Melbourne, Australia: Minerals & Energy Environment Foundation. 54p.

RICARD, B.; COUEÉ, I.; RAYMOND, P.; SAGLIO, P.H.; SAINT-GES, V.; PRADET, A. 1994. Plant metabolism under hypoxia and anoxia. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.32, p.1-10.

ROCHA, M.; LICAUSI, F.; ARAÚJO, W.L.; NUNES-NESE, A.; SODEK, L.; FERNIE, A.R.; DONGEN, J.T. 2010. Glycolysis and the tricarboxylic acid cycle are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *Lotus japonicus*. **Plant Physiology**, v.152, p.1501-1513.

ROCKEL, P.; STRUBE, F.; ROCKEL, A.; WILDT, J.; KAISER, W.M.; 2002. Regulation of nitric oxide (NO) production by plant nitrate reductase in vivo and in vitro. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.103-110.

ROSOLEM, C.A.; BESSA, M.A.; AMARAL, P.G. DO; PEREIRA, H.F.M. 1992. Manganês no solo, sua avaliação e toxidez de manganês em soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.27, p.277-285.

SAHRAWAT, K.L. 2005. Managing iron toxicity in lowland rice: the role of tolerant genotypes and plant nutrients. In: TORIYAMA, K.; HEONG, K.L.; HARDY, B. (eds.). Rice is life: scientific perspectives for the 21st century. **Proceedings of the world rice research conference**, Tsukuba, Japan. p.420-422.

SAIRAM, R.K.; DHARMAR, K.; CHINNUSAMY, K.V.; LEKSHMY, S.; JOSHI, R.; BHATTACHARYA, P. 2012. The role of non-symbiotic haemoglobin and nitric oxide homeostasis in waterlogging tolerance in *Vigna* species. **Biologia Plantarum**, v.56, p.528-536.

SALGADO, I.; MODOLO, L.V.; AUGUSTO, O.; BRAGA, M.R.; OLIVEIRA, H.C. 2006. Mitochondrial nitric oxide synthesis during plant-pathogen interactions: Role of nitrate reductase in providing substrates. In: Lamattina L.; Polacco J.C. (Eds.) **Nitric oxide in plant growth, development and stress physiology**. Berlin. Springer Verlag. p. 239-254.

SCZEKAN, S.R.; JOSHI, J.G. 1987. Isolation and characterization of ferritin from soybeans (*Glycine max*). **Journal of Biological Chemistry**, v.262, p.13780-13786.

- SCHUSSLER, E.E.; LONGSTRETH, D.J. 2000. Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (alismataceae). *American Journal of Botany*, v. 87, p.12-19.
- SERRAJ, R.; FLEURAT-LESSARD, P.; JAILLARD, B.; DREVON, J.J. 1995. Structural changes in the inner-cortex cells of soybean root nodules are induced by short-term exposure to high salt or oxygen concentrations. *Plant, Cell & Environment*, v.18, p.455-462.
- SCHOLLES, D.; VARGAS, L.K. 2004. Viabilidade da inoculação de soja com estirpes de *Bradyrhizobium* em solo inundado. *Revista Brasileira de Ciência de Solo*, v.28, p.973-979.
- SODEK, L.; LEA, P.J.; MIFLIN, B.J. 1980. Distribution and properties of a potassium-dependent asparaginase isolated from developing seeds of *Pisum sativum* and other plants. *Plant Physiology*, v.65, p.22-26.
- SOUSA, C.A.F. DE; SODEK, L. 2002. The metabolic response of plants to oxygen deficiency. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v.14, p.83-94.
- SOUSA, C.A.F.; SODEK, L. 2003. Alanine metabolism and alanine aminotransferase activity in soybean (*Glycine max*) during hypoxia of the root system and subsequent return to normoxia. *Environmental and Experimental Botany*, v. 50, p.1-8.
- TESTER, M.; DAVENPORT, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, v. 91, p.503-527.
- THOMAS, A. L. 2009. Potencialização da absorção de sódio pelo amônio em soja com sistema radicular inundado. In: XXXVII Reunião de Pesquisa de Soja da Região Sul, 2009, Porto Alegre - RS. Programa e resumos da XXXVII Reunião de Pesquisa de Soja da Região Sul. Porto Alegre - RS: UFRGS, 2009
- THOMAS, A.L. 2004. Modificações morfológicas e assimilação de nitrogênio em plantas de soja (*Glycine max*) com sistemas

radiculares sob deficiência de O₂. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, tese de doutorado. 76p.

THOMAS, A.L.; COSTA, J.A. 2010. **Soja: manejo para alta produtividade de grãos**. Porto Alegre: Evangraf. 248p.

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

THOMAS, A.L.; SODEK, L. 2005. Development of the nodulated soybean plant after flooding of the root system with different sources of nitrogen. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.17, p.291-297.

TROUGHT, M.C.T.; DREW, M.C. 1981. Alleviation of injury to young wheat plants in anaerobic solution cultures in relation to the supply of nitrate and other inorganic nutrients. **Journal of Experimental Botany**, v.32, p.509-522.

WIRÉN, N. VON; GAZZARRINI, S.; GOJON, A; FROMMER, W.B. 2000. The molecular physiology of ammonium uptake and retrieval. **Current Opinion in Plant Physiology**, v.3, p.254-261.

ZHU, J.K. 2001. Plant salt tolerance. **Trends in Plant Science**, v.6, p.66-71.