

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 morfológicas da soja ao excesso de umidade no solo

André Luís Thomas¹ & Sandra Maria Carmello-Guerreiro²

A inundação do solo limita a disponibilidade de O_2 ao sistema radicular das plantas, restringindo a síntese de energia (ATP) e carboidratos que são essenciais ao desenvolvimento vegetal. A habilidade de um genótipo sobreviver ao suprimento limitado de O_2 está relacionada, num primeiro momento, a sua capacidade de superar essa crise de energia através de adaptações fisiológicas e morfológicas (Bailey-Serres & Voesenek, 2008).

O desenvolvimento, nos órgãos submersos, de aerênquima e de raízes adventícias são as principais modificações morfológicas para um genótipo superar a deficiência de O_2 no sistema radicular (Bailey-Serres & Voesenek, 2008; Voesenek & Sasidharan, 2013). O aerênquima pode reduzir substancialmente a resistência interna ao trans-

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

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

porte de O_2 , N_2 e vários metabólitos gasosos como CO_2 e etileno, especialmente entre a parte aérea e as raízes. O transporte de O_2 pelo aerênquima diminui o risco de anoxia na planta, quando ela está com o sistema radicular inundado ou completamente submersa e, ainda, promove a desintoxicação da rizosfera das substâncias formadas em solos reduzidos (como óxidos ferrosos e manganosos) devido à perda de O_2 pelas raízes (Jackson & Armstrong, 1999; Sousa et al., 2010).

Modificações morfológicas e desenvolvimento de aerênquima

a) na planta

Em genótipos de soja com sistema radicular inundado pode ocorrer uma interconexão de aerênquima (Figura 1) entre o segmento do caule submerso e a raiz principal, a raiz principal e as raízes laterais mais superficiais (até 5 cm de profundidade) e as raízes laterais mais superficiais e os nódulos, a partir do 5° dia de inundação. Além do que, no segmento do caule submerso pode ocorrer o desenvolvimento de raízes adventícias (a partir do 2° dia de inundação) com aerênquima esquizógeno e lisígeno (desde o 2° dia de desenvolvimento da raiz adventícia) e a partir do periciclo (após 2 semanas de inundação). Isso demonstra a capacidade da planta de soja tolerar o excesso de umidade no solo (VanToai et al., 1994; Bacanamwo & Purcell, 1999; Thomas et al., 2000; Pires et al., 2002; Shimamura et al., 2003; Thomas et al., 2005).

b) no segmento do caule submerso e raízes adventícias

Com um dia de alagamento, em temperaturas acima de 25 °C, pode iniciar a hipertrofia de lenticelas no segmento do caule submerso. No segundo dia aumentam o número de lenticelas hipertrofiadas e o desenvolvimento de aerênquima nas lenticelas já hipertrofiadas, começam a surgir raízes adventícias (Figura 2A) e a epiderme do caule submerso começa a se romper (Figura 2B e 3A) devido ao desenvolvimento de aerênquima produzido a partir de divisões de células do periciclo (Figuras 3A e B). Com 3 dias de inundação as raízes adventícias atingem 2 a 5 mm de comprimento. Durante o 4° ou 5° dia acentua-se o desenvolvimento do aerênquima no caule submerso e na transição caule-raiz principal da planta (Figura 2C e D, respectivamente), bem como algumas raízes adventícias apresentam mais de 1 cm de comprimento (Figura 4A). Do 7° para o 14° (Figura 1) e 21° dia de inundação praticamente não ocorre alteração no volume de aerênquima na seção transversal do caule submerso, já o número de raízes adventícias aumenta.

As raízes adventícias (Figura 4B) do caule submerso apresentam aerênquima esquizógeno e lisígeno no córtex (Figura 4C). Com o prolongamento da inundação aumenta a formação de aerênquima lisígeno e a partir do 14° dia de inundação observa-se o desenvolvimento de aerênquima a partir de divisões de células do periciclo (Figura 5). O aerênquima produzido a partir do periciclo desloca a endoderme e o córtex em direção à parte mais externa da raiz, rompendo a epiderme e eliminando esses tecidos. Após 14 dias de inundação observa-se a presença de raízes laterais nas raízes adventícias (Figura 1).

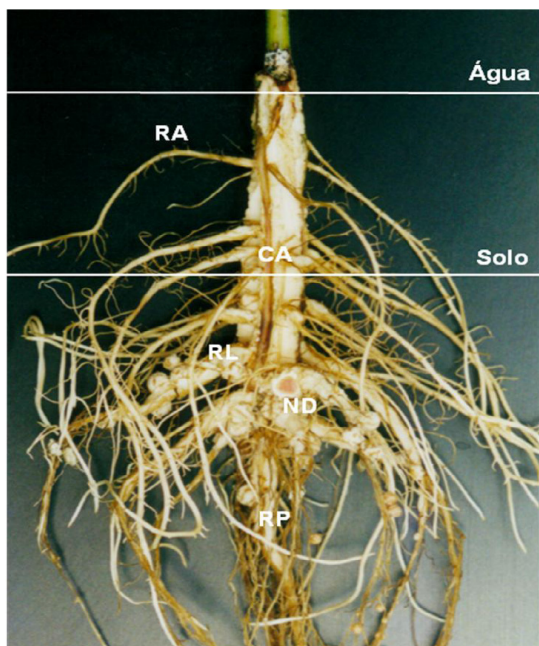


Figura 1. Planta de soja com segmento do caule e sistema radicular inundados por 14 dias, com desenvolvimento de raízes adventícias (RA) e interconexão de aerênquima entre o segmento do caule (CA) submerso, a raiz principal (RP) e as raízes laterais (RL) mais superficiais e dessas com os nódulos (ND).

Thomas, 2004.

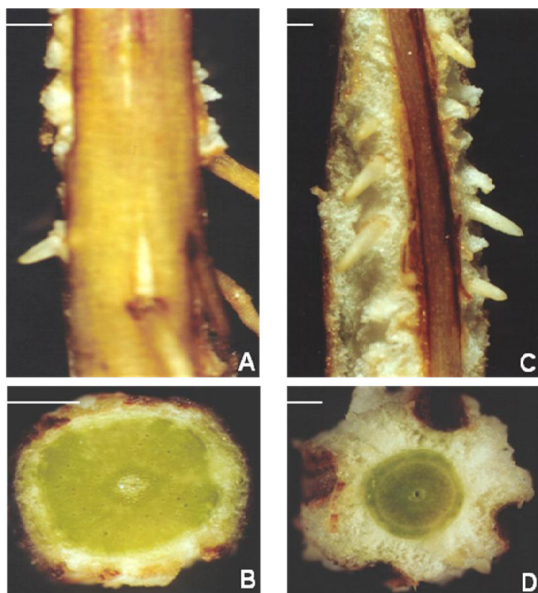


Figura 2. Segmento da transição do caule com a raiz principal de uma planta de soja inundada por 2 dias (A) e inundada por 5 dias (C). Corte transversal do caule de uma planta de soja inundada por 2 dias (B) e inundada por 5 dias (D). Barras = 1mm.

Thomas, 2004.

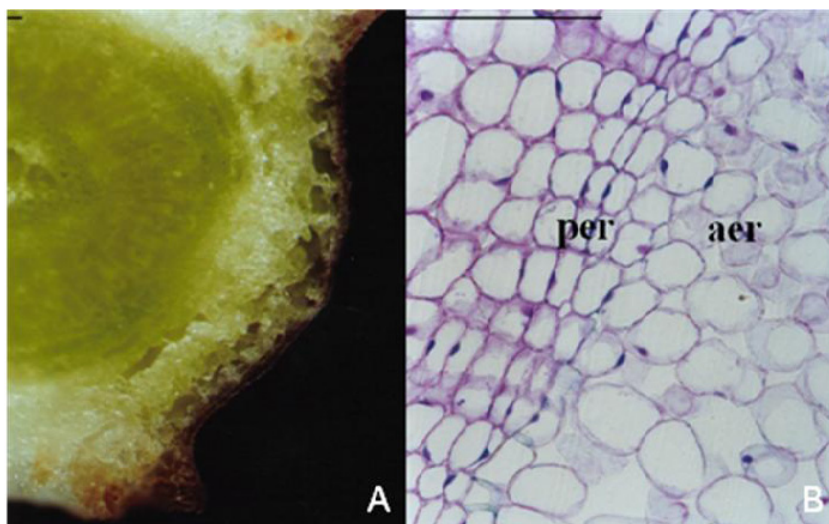


Figura 3. A) Desenvolvimento de aerênquima no caule submerso de uma planta de soja inundada; B) Corte transversal do caule submerso mostrando o desenvolvimento de aerênquima (aer) a partir do periciclo (per). Barras = 100 μ m.

Thomas, 2004.

c) na raiz principal e nas raízes laterais

O desenvolvimento de aerênquima nos primeiros 8 cm da raiz principal (Figura 4A) é pequeno até o 4^o dia de inundação, a partir daí ele aumenta rapidamente (Tabela 1). O aerênquima tem origem a partir de divisões de células do periciclo. Nas raízes laterais observa-se o surgimento de aerênquima a partir do 5^o ou 6^o dia de inundação, tendo como origem divisões de células do periciclo (Figura 6B). No 14^o dia de inundação, observa-se que, tanto nos primeiros 8 cm da raiz principal como nas raízes laterais situadas entre 2 e 3 cm de profundidade, o aerênquima produzido a partir do periciclo desloca a endoderme e o córtex em direção à parte mais externa da raiz, rompe a

epiderme e elimina esses tecidos. O desenvolvimento de aerênquima na raiz principal e nas raízes laterais não ocorre no córtex conforme descrito por Bacanamwo & Purcell (1999) e Pires et al. (2002), mas sim em substituição ao córtex, tendo em vista que o aerênquima é produzido a partir de células do periciclo.

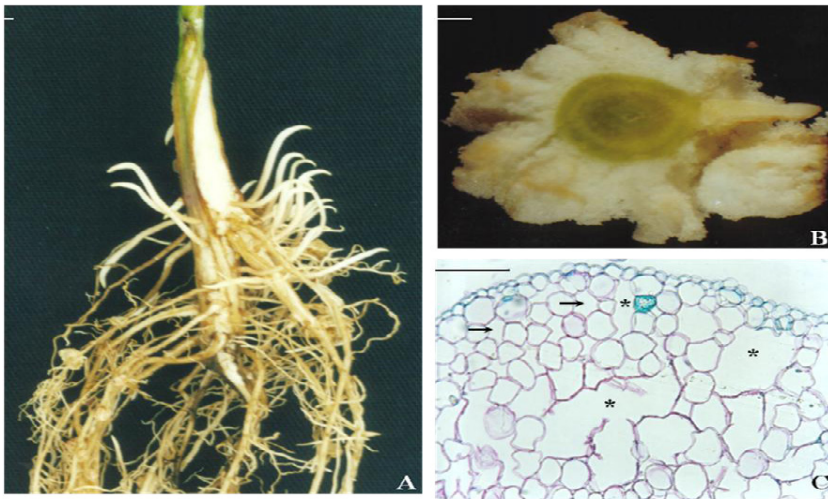


Figura 4. A) Planta de soja inundada por 5 dias; B) Desenvolvimento da raiz adventícia a partir do caule submerso por 14 dias; C) Corte transversal da raiz adventícia mostrando a presença de aerênquima esquizógeno (→) e lisígeno (*) no córtex. Barras: A e B = 1mm e C = 100 mm.

Thomas, 2004.

d) nos nódulos

O desenvolvimento de aerênquima nos nódulos, situados nos primeiros 3 cm de profundidade, é rápido com a inundaç o, atingindo em torno de 1,8 % do volume do n dulo ap s 1 dia de inundaç o e n o se alterando mais (Tabela 1). O aer nquima tem origem em divis es de c -

lulas do felogênio (Figura 6C), apresentando uma conexão entre o aerênquima do nódulo e o aerênquima da raiz lateral a que ele está ligado (Figura 6A). Os nódulos da soja suportam a inundação por até 21 dias (Pankhurst & Sprent, 1975; Dakora & Atkins, 1989; Parson & Day, 1990; Thomas, 2004) e isso se deve ao desenvolvimento de aerênquima a partir de células do felogênio. Entretanto, em nódulos situados abaixo de 7-8 cm de profundidade praticamente não ocorre desenvolvimento de aerênquima. Mesmo em nódulos de raízes de plantas não inundadas, cultivadas em vermiculita, que retém grande quantidade de água, pode ocorrer o desenvolvimento de aerênquima a partir da hipertrofia de lenticelas. A hipertrofia das lenticelas ocorre devido a divisões de células do felogênio.

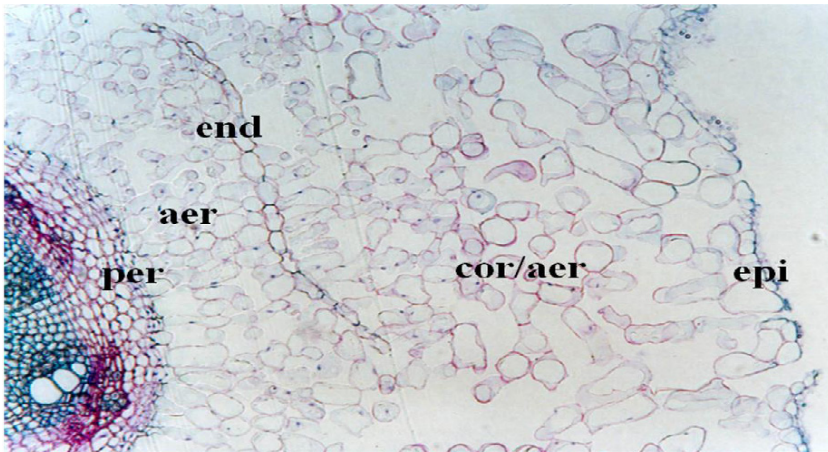


Figura 5. Corte transversal da raiz adventícia de soja com 21 dias de inundação. aer = aerênquima; cor = córtex; end = endoderme; epi = epiderme; per = periciclo.

Thomas, 2004.

Tabela 1. Percentual de espaço poroso (aerênquima) nos nódulos e raiz principal, nos primeiros 8 cm de profundidade, em plantas de soja, com 10-12 folhas trifolioladas desenvolvidas e no florescimento, com sistemas radiculares inundados durante 10 dias.

	Dias de inundação									
	0	1	2	3	4	5	6	7	10	
 Aerênquima (%)									
Nódulos	0,4	1,9	1,9	1,9	1,7	1,8	1,8	1,8	2,1	
Raiz principal	0,3	1,6	2,5	2,6	4,7	13,4	17,3	22,0	21,7	

Thomas, 2004.

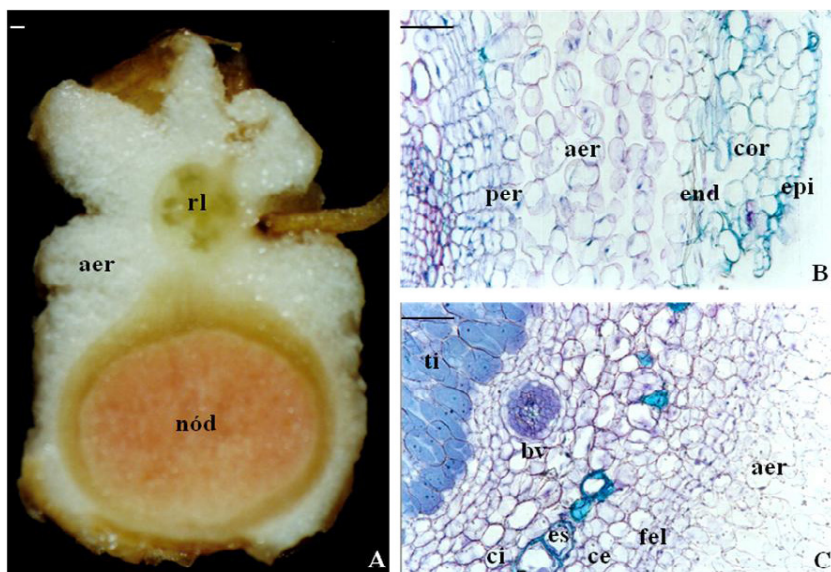


Figura 6. A) Aerênquima (aer) na raiz lateral (rl) e no nódulo (nód) de uma planta de soja inundada por 21 dias; B) Desenvolvimento de aerênquima a partir do periciclo (per) na raiz lateral; C) Desenvolvimento de aerênquima a partir do felogênio (fel) no nódulo. Abreviaturas - bv: bainha vascular, cor: córtex, ce: córtex externo, ci: córtex interno, end: endoderme, es: esclereídes, epi: epiderme, ti: tecido infectado. Barras = 100 mm.

Thomas et al., 2005.

Em suma, genótipos de soja possuem a capacidade de tolerar o excesso de umidade no solo pelo desenvolvimento de raízes adventícias e aerênquima nos órgãos submersos. A origem do aerênquima no segmento do caule submerso é o periciclo; nas raízes adventícias é esquizógena e lisígena no córtex, com posterior desenvolvimento a partir do periciclo; na raiz principal e nas raízes laterais é o periciclo; e no nódulo é o felogênio.

O aerênquima pode ter origem meristemática ou não. A origem meristemática ocorre a partir de sucessivas divisões, induzidas pela hipoxia, de células meristemáticas originando um tecido parenquimático esponjoso (Justin & Armstrong, 1987), esse tipo de aerênquima é denominado aerênquima secundário. O aerênquima não meristemático pode ser formado por padrões específicos de separação e expansão diferencial entre células adultas (aerênquima esquizógeno) ou pela morte e dissolução de células adultas específicas (aerênquima lisígeno). Entretanto, os dois tipos de aerênquima não meristemático podem ocorrer na mesma planta. O aerênquima esquizógeno pode preceder a ocorrência do aerênquima lisígeno no mesmo órgão, que também pode apresentar aerênquima meristemático (Justin & Armstrong, 1987; Armstrong et al., 1994; Schussler & Longstreth, 1996; Jackson & Armstrong, 1999; Drew et al., 2000; Thomas et al.; 2005; Fagerstedt, 2010).

Aerênquima e raízes adventícias: de essenciais a coadjuvantes para um genótipo de soja tolerar o excesso hídrico no solo

O desenvolvimento de raízes adventícias e aerênquima nos órgãos submersos da planta de soja têm sido considerados essenciais para a espécie tolerar o excesso de umidade no solo (VanToai et al., 1994; Bacanamwo & Purcell, 1999; Thomas et al., 2000; Pires et al., 2002; Shimamura et al., 2003; Thomas, 2004; Thomas et al., 2005; Shimamura et al., 2010). Entretanto, o custo energético dessas adaptações morfológicas reduz o desenvolvimento das plantas de soja (Tabela 2; Figuras 7 e 8). Tem-se observado que genótipos de soja com pouco aerênquima e poucas raízes adventícias apresentam maior tolerância ao excesso hídrico que genótipos com abundância de aerênquima e raízes adventícias, demonstrando que diferenças metabólicas também estão envolvidas no processo (Thomas, 2008).

Tabela 2. Área foliar, altura do caule, comprimento da raiz principal, diâmetro e área do caule no nível do solo, e número de raízes adventícias em uma planta de soja de um genótipo tolerante e outro suscetível à inundação do sistema radicular, após 21 dias de inundação*.

Parâmetros avaliados na planta	Genótipos	
	Tolerante	Suscetível
Área foliar (cm ²)	107 a	32 b
Altura do caule (cm)	11 a	5 b
Comprimento da raiz principal (cm)	10 a	5 b
Diâmetro do caule no nível do solo (mm)	5 b	8 a
Área do caule no nível do solo (mm ²)	20b	50a

*iniciou com plantas com 2 folhas trifolioladas.

Thomas, 2008.



Figura 7. Variabilidade genética da soja à inundaç o do sistema radicular. Gen tipos no mesmo est dio de desenvolvimento.

Thomas, 2008.

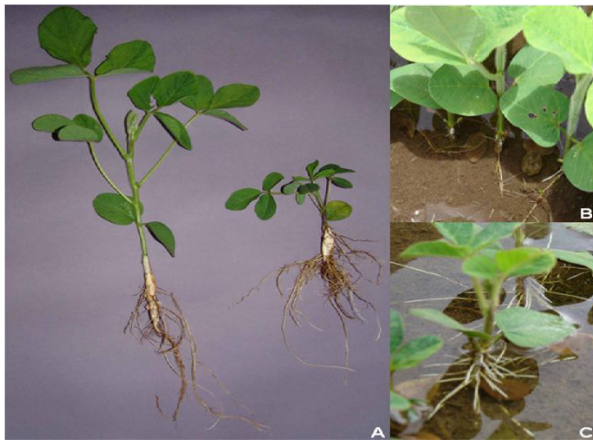


Figura 8. Gen tipo de soja tolerante   inunda o (8A   esquerda) com hipertrofia de lenticelas no segmento do caule submerso e poucas ra zes advent cias (8B) e gen tipo suscet vel (8A   direita) com grande desenvolvimento de aer nquima e de ra zes advent cias no segmento do caule submerso (8C).

Thomas, 2008.

O menor desenvolvimento de aerênquima e de raízes adventícias em genótipos mais tolerantes ao excesso de água no solo quebra o dogma de que essas modificações morfológicas são essenciais para a soja sobreviver à baixa concentração de O_2 no sistema radicular. A capacidade de um genótipo tolerar a baixa disponibilidade de O_2 está relacionada a uma série de fatores como: seletividade das raízes a elementos tóxicos como NH_4 e Fe; capacidade de quelar grande quantidade de Fe para ele não participar de reações que produzem radicais livres, habilidade de detoxificação desses quando produzidos em grande quantidade; bem como ter a capacidade de atuação de hemoglobinas não simbióticas que capturam O_2 em baixas concentrações e eliminam o excesso de óxido nítrico sintetizando nitrato, entre outros fatores que são abordados no Capítulo 4.

Referências bibliográficas

- 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 root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding. *Crop Science*, v.39, p.143-149.
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. 2008. Flooding stress: acclimations and genetics diversity. *Annual Review of Plant Biology*, v.59, p.313-339.
- 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.

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

FAGERSTEDT, K.V. 2010. Programmed cell death and aerenchyma formation under hypoxia. In: Mancuso, S.; Shabala, S. (eds.). **Waterlogging signalling and tolerance in plants**. Heidelberg, Germany: Springer. p. 99-118.

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.

JUSTIN, S.F.W.; ARMSTRONG, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, v.106, p.465-495.

PANKHURST, C.E.; SPRENT, J.I. 1975. Surface features of soybean nodules. **Protoplasma**, v.85, p.85-98.

PARSONS, R.; DAY, D.A. 1990. Mechanism of soybean nodule adaptation to different oxygen pressures. **Plant, Cell & Environment**, v.13, p.501-512.

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

SCHUSSLER, E.E.; LONGSTRETH, D.J. 1996. Aerenchyma develops by cell lyses in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae). **American Journal of Botany**, v.83, p.1266-1273.

SHIMAMURA, S.; MOCHIZUKI, T.; NADA, Y; FUKUYAMA, M. 2003. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. **Plant and Soil**, v.251, p.351-359.

SHIMAMURA, S.; YAMAMOTO, R.; NAKAMURA, T.; SHIMADA, S.; KOMATSU, S. 2010. Stem hypertrophic lenticels and secondary

aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. **Annals of Botany**, v. 106, p.277-284.

SOUSA, S.; CAMARGO, F.A.O.; VAHL, L.C. 2010. Solos Alagados (Reações de redox). In: **Fundamentos de química de solo**. Meurer, E.J. (ed.). Porto Alegre: Gênese. p.185-209.

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. 2008. Modificações morfológicas na planta de soja como indicadoras da tolerância à inundação. In: Reunião da pesquisa de soja da região sul, 36, 2008, Porto Alegre. **Ata e resumos...** Porto Alegre: Fepagro. p.75.

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

THOMAS, A.L.; PIRES, J.L.F.; MENEZES, V.G. 2000. Rendimento de grãos de cultivares de soja na várzea. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**. Porto Alegre, v.6, p.107-112.

VAN TOAI, T.T.; BEUERLEIN, J.E.; SCHMITTHENNER, A.F.; MARTIN, S.K.ST., 1994. Genetic variability for flooding tolerance in soybeans. **Crop Science**, v.34, p.1112-1115.

VOESENEK, L. A. C. J.; ASIDHARAN, R. 2013. Ethylene - and oxygen signalling - drive plant survival during flooding. **Plant Biology**, v.15, p.426-435.