

Influência da composição atmosférica no comportamento da cultura da soja

J.R. Bordignon¹; S.P. Long²; N.J. Engeseth³

Do início da Revolução Industrial até o presente momento as concentrações atmosféricas de dióxido de carbono (CO₂) e de ozônio (O₃) aumentaram em 31% e 36% (respectivamente). Estes aumentos se devem principalmente pela queima de combustíveis derivados do petróleo e de carvão mineral e, em segundo plano, pelo desmatamento florestal (IPCC, 2001). A atual concentração atmosférica de CO₂ (371 μmol mol⁻¹) é a mais alta dos últimos 26 milhões de anos e deve atingir o valor de 500 μmol mol⁻¹ no final deste século (Long et al., 2004).

Ozônio é um gás que ocorre naturalmente nas camadas mais altas da atmosfera e que protege a vida na superfície do planeta dos raios solares ultravioletas. Contudo, sua formação nas camadas mais próximas à superfície pode causar danos graves à saúde humana e animal, bem como comprometer o desenvolvimento e sobrevivência de plantas. Ozônio é considerado um dos poluentes mais fitotóxicos e, dependendo do movimento e velocidade dos ventos, danos causados por O₃ podem ocorrer a centenas de quilômetros da fonte de poluição (Rodriguez et al., 2004). A formação e degradação de O₃ são controladas por condições meteorológicas, bem como pela natureza e con-

centração dos agentes poluentes na atmosfera, tornando difícil a sua determinação e previsão de seu aumento.

Devido esta instabilidade, enquanto o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera é um problema global, aumentos na concentração de O₃ ocorrem em áreas localizadas e associadas com centros urbanos, onde a emissão de gases formadores de O₃ é maior. Também, como resultado da queima de combustíveis fossilizados são emitidos na atmosfera, além de CO₂, inúmeros outros compostos com capacidade de absorverem energia que contribuem para o aquecimento da atmosfera e superfície do planeta.

Efeitos na fotossíntese

A quantidade de carbono assimilado pelas plantas é resultado do balanço entre fotossíntese e fotorrespiração, processos controlados pela enzima ribulose-1,6-bisfosfato carboxilase (rubisco). Na presença de CO₂, rubisco favorece a fotossíntese enquanto que na presença de O₂ ou O₃ favorece a fotorrespiração (Drake et al., 1997). Nas concentrações de CO₂ atuais a Rubisco está trabalhando próximo ao seu Km (Long et al., 2004) para a reação de carboxilação no processo fotossintético e aumentos na con-

¹ Pesquisador da Embrapa Soja / Universidade de Illinois; 202 E, Springfield Ave Apt 1B, Champaign, IL, USA; bordigno@uiuc.edu

² Physiology and Molecular Plant Biology Department, University of Illinois at Urbana-Champaign; 1201, W. Gregory Dr., 190 ERML, Urbana, IL, USA; slong@uiuc.edu

³ Food Science and Human Nutrition Department, University of Illinois at Urbana-Champaign; 1201, W. Gregory Dr., 259 ERML, Urbana, IL, USA; engeseth@uiuc.edu

centração de CO_2 podem ter um efeito positivo nas plantas, levando a um aumento na taxa fotossintética, redução da fotorrespiração e, desta forma, aumentando a quantidade de assimilados para o desenvolvimento das mesmas. Contudo, geralmente se observa também um processo de 'aclimatação' em que as plantas não respondem mais a aumentos de CO_2 na atmosfera (Long & Drake, 1992). Esta adaptação está relacionada a uma redução na quantidade e atividade de rubisco, primariamente devida à falta de utilização dos assimilados produzidos, o que leva a uma inibição na expressão de gens reguladores da capacidade fotossintética. Além disso, a condutância e abertura estomatal são controladas pela concentração de CO_2 dentro da cavidade estomatal (c_i) e não pela concentração de CO_2 ambiental (c_a) (Mott, 1988). Portanto, estômatos em plantas cultivadas sob elevada concentração de CO_2 necessitam permanecer abertos por somente um curto espaço de tempo para atingir a c_i que desencadeia o fechamento dos mesmos. Apesar deste pequeno tempo de abertura estomatal não afetar a fotossíntese, ele evita a perda de água, aumentando a resistência das plantas à seca (Vu et al., 1987). A diminuição da capacidade fotossintética causada por O_3 é resultado da competição com CO_2 para o sítio ativo da enzima rubisco, bem como pelas lesões causadas pelo mesmo, o que leva a uma resposta de proteção da planta, fechando a cavidade estomatal.

Os danos por O_3 são causados quando o mesmo, dentro dos espaços intercelulares das folhas, entra em contato com água, produzindo diferentes formas de oxigênio ativo (Kanofsky & Sima, 1995). Estes, por sua vez, reagem com compostos orgânicos da membrana celular danificando-a e dando início a alterações intracelulares semelhantes às alterações causadas por patógenos e, em muitos casos, levando à necrose do tecido (Long & Naidu, 2002). A soja, em particular, é extremamente sensível ao O_3 , podendo apresentar uma redução de até 40% no rendimento em concentrações de O_3 entre 60-100 ppb (Heagle et al., 1998). Mesmo concentrações moderadas de O_3 são capazes de afetar o processo fotossintético pela diminuição

da atividade da rubisco (Pell et al., 1994), reduzindo biomassa e rendimento de sementes (Morgan et al., 2003).

Efeitos nas respostas de campo

Alterações no fornecimento de fotoassimilados parece ser a razão das diferenças nas respostas de campo em plantas cultivadas sob elevadas concentrações de CO_2 ou O_3 . Enquanto elevadas concentrações de CO_2 levam a aumentos na biomassa final das plantas, tamanho e peso de sementes (Ainsworth et al., 2002), elevadas concentrações de O_3 reduzem biomassa e rendimento final (Morgan et al., 2003).

Com mudanças na composição atmosférica também pode ser observado que plantas de soja cultivadas sob elevado teor de CO_2 chegam a ter uma semana de atraso no seu desenvolvimento, quando comparadas com plantas cultivadas sob condições ambientes. Por outro lado, plantas cultivadas sob elevada concentração de O_3 senescem uma semana mais cedo. Esta diferença no desenvolvimento de plantas causada por elevado teor de CO_2 pode ser de extrema importância em países do Hemisfério Norte, onde as chances de geadas no final da cultura podem causar danos severos em cultivos de soja com maturação tardia.

Efeitos nos principais componentes

Em função do aumento da taxa fotossintética causada por elevadas concentrações de CO_2 , mudanças nos teores de óleo (Williams et al., 1998b), proteína (Mulchi et al., 1992) e carboidratos também podem ser esperadas em folhas e sementes de soja. Além disso, vários pesquisadores encontraram também mudanças na composição em ácido graxos (Williams et al., 1994). Diminuição na relação óleo:proteína em sementes podem ocorrer (Kress & Miller, 1983), assim como uma diminuição do nitrogênio foliar (Idso & Idso, 2001). Apesar da redução de nitrogênio foliar poder ser atribuído a uma diluição de biomassa (aumento de carboidratos não estruturais) (Vu et al., 1989), outra razão pode ser

a redução no teor de rubisco, uma das principais enzimas presentes em folhas e principal forma de depósito de nitrogênio foliar (Arp, 1991).

Efeitos em compostos secundários

Em plantas, a distribuição de assimilados entre metabolismo primário e secundário é influenciada pela disponibilidade de CO_2 e N_2 (Koricheva et al., 1998), bem como por fatores causadores de estresse, como por exemplo O_3 (Kainulainen et al., 2000), luz ultravioleta (Lavola et al., 1998) ou patógenos/predadores (Harborne, 1991). Por esta razão, apesar dos mecanismos de ação serem diferentes, elevadas concentrações de CO_2 ou O_3 apresentam efeito positivo na biossíntese de compostos fenólicos, os quais, por sua vez, afetam a velocidade de decomposição de folhas e a interação planta-herbívoros (Tuchman et al., 2002). A enzima chave controlando o fluxo para metabolismo secundário parece ser a fenilalanina amônia liase (PAL) (Booker & Miler, 1998), a qual desamina aminoácidos aromáticos (fenilalanina e tirosina), precursores para compostos secundários tais como ligninas, flavonóides e isoflavonóides. Existe, contudo, uma grande variabilidade entre espécies, e mesmo entre cultivares, com relação à concentração e tempo mínimo de exposição a CO_2 ou O_3 , necessários para que se possa observar um aumento de compostos secundários. Em muitos casos (feijão, por exemplo) a concentração mínima de O_3 necessária para desencadear um desvio para o metabolismo secundário é bem próxima do valor mínimo para desencadear necrose do tecido (Booker & Miler, 1998).

A quantidade e composição de compostos fenólicos podem variar bastante nas diferentes partes da planta. Contudo, a ativação das enzimas PAL e 4-coumarato:CoA ligase (enzimas da síntese de fenilpronóides) observadas em soja após exposição ao O_3 por 6 horas sugere que um aumento no teor de isoflavonas pode ser encontrado (Booker & Miler, 1998). Em raízes, o aumento no teor de isoflavonas pode estimular nodulação e fixação de nitrogênio, enquanto que em sementes aumentos de isofla-

vonas pode aumentar os efeitos da soja na saúde humana.

Efeitos no teor de minerais

De forma geral, além de fatores genéticos e da concentração e disponibilidade de minerais no solo, a absorção e concentração dos mesmos em plantas é afetado pela disponibilidade de água (Karlen et al., 1982). Com isso, mudanças globais de clima podem afetar a absorção dos mesmos, principalmente Ca e Zn. Cálcio é fundamental para germinação e desenvolvimento da planta, além de funcionar como sinalizador. Zinco, por sua vez, é fundamental para a atividade de várias enzimas na planta. Uma vez que CO_2 e O_3 são capazes de influenciar na abertura estomatal, reduzindo o fluxo de água pela planta, a absorção de minerais hidrossolúveis pode ser comprometida, levando a uma redução no teor e disponibilidade dos mesmos, o que pode comprometer o desenvolvimento da planta, bem como germinação das sementes.

Apesar do enorme interesse da comunidade científica e do grande número de trabalhos já publicados sobre os efeitos da poluição atmosférica no desenvolvimento de plantas, o uso de diferentes técnicas para simulação das condições, às quais as plantas estarão expostas no futuro, tem causado uma variação muito grande nas respostas obtidas. As comparações se tornam ainda mais difíceis pelo fato de que, na maioria dos estudos, as instalações utilizadas para controle dos tratamentos causam, por si só, diferentes tipos de estresse nas plantas, comprometendo ainda mais os resultados. Recentemente uma nova metodologia, conhecida por FACE (*Free Air Concentration Enrichment*), começou a ser utilizada no mundo todo, na qual as diferentes condições de composição atmosférica são criadas diretamente em campo aberto, eliminando os problemas de barreira física para penetração de raios solares, movimentação de insetos e vento. Apesar da qualidade das respostas obtidas, o custo para instalação e manutenção é enorme e, por este motivo, atualmente só existe uma unidade FACE estudando

as respostas da soja (SoyFACE), localizada nos Estados Unidos. Dados mostrados na apresentação são resultados parciais obtidos durante os últimos 4 anos do projeto SoyFace.

Referências

- AINSWORTH, E. A.; P. A. DAVEY, et al. A meta-analysis of elevated $[CO_2]$ effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield. **Global Change Biology**, v. 8, 2002, p. 695-709. 2002.
- ARP, W. J. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO_2 . **Plant, Cell and Environ.**, v. 14, p. 869-875. 1991.
- BOOKER, F. L.; J. E. MILLER. Phenylpropanoid metabolism and phenolic composition of soybean [*Glycine max* (L.) Merr] leaves following exposure to ozone. **J. Exp. Bot.**, v. 49, p. 1191-1202. 1998.
- DRAKE, B. G.; M. A. GONZALEZ-MELE, et al. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO_2 ? **Annual Rev. Plant Biology**, v. 48, p. 609-639. 1997.
- FISCUS, E. L.; F. L. BOOKER, et al. Response of soybean leaf water relations to tropospheric ozone. **Can. J. Bot.**, v. 73, 1995, p. 517-526. 1995.
- HARBORNE, J. R. Flavonoid pigments. In: G.A. Rosenthal e B.R. Berenbaum (Ed.). **Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites**. San Diego: Academic Press, 1991. v. 1, p. 389-429
- HEAGLE, A. S.; J. E. MILLER, et al. Influence of ozone stress on soybean responses to carbon dioxide enrichment; III. Yield and seed quality. **Crop Sci.**, v. 38, 1998, p. 128-134. 1998.
- IDSO, S. B.; K. E. IDSO. Effects of atmospheric CO_2 enrichment on plant constituents related to animal and human health. **Environ. Exp. Biol.**, v. 45, p. 179-199. 2001.
- IPCC. Summary for Policymakers: A report of Working Group I on the Intergovernmental Panel on Climate Change.: 20 p. 2001.
- KAINULAINEN, P.; J. UTRIAINEN, et al. Influence of elevated ozone and limited nitrogen availability on conifer seedlings in an open-air fumigation system: effects on growth, nutrient content, mycorrhiza, needle ultrastructure, starch and secondary compounds. **Global Change Biology**, v. 6, p. 345-355. 2000.
- KANOFISKY, J. R.; P. S. SIMA. Singlet oxygen generation from the reaction of ozone with plant leaves. **J. Biol. Chem.**, v. 270, p. 7850-7852. 1995.
- KARLÉN, D. L.; P. G. HUNT, et al. Accumulation and distribution of P, Fe, Mn and Zn by selected determinate soybean cultivars grown with and without irrigation. **Agron. J.**, v. 74, p. 297-303. 1982.
- KORICHEVA, J.; S. LARSSON, et al. Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: Hypothesis testing by means of meat-analysis. **Oikos**, v. 83, p. 212-226. 1998.
- KRESS, L. W.; J. E. MILLER. Impact of ozone on soybean yield. **J. Environ. Qual.**, v. 12, p. 276-281. 1983.
- LAVOLA, A.; R. JULKUNEN-TIITTO, et al. Host-plant preference of an insect herbivore mediated by UV-B and CO_2 in relation to plant secondary metabolites. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 26, p. 1-12. 1998.
- LONG, S. P.; E. A. AINSWORTH, et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. **Annual Rev. Plant Biology**, v. 55, p. 591-628. 2004.
- LONG, S. P.; B. G. DRAKE. Photosynthetic CO_2 assimilation and rising atmospheric CO_2 concentrations. In: N. R. BAKER; H. THOMAS (Ed.). **Crop Photosynthesis Spatial and Temporal Determinants**. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1992. p. 69-103.
- LONG, S. P.; S. L. NAIDU. Effects of oxidants at the biochemical, cell and physiological levels. In: TRESHOW, M. (Ed.). **Air Pollution and Plants**. London: John Wiley, 2002. p. 69-88
- MORGAN, P. B.; E. A. AINSWORTH, et al. How does elevated ozone impact soybean? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield. **Plant, Cell and Environ.**, v. 26, p. 1317-1328. 2003.
- MOTT, K. A. Do stomata respond to CO_2

concentrations other than intercellular? **Plant Physiol.**, v. 86, p. 200-203. 1988.

MULCHI, C. L.; L. SLAUGHTER, et al. Growth and physiological characteristics of soybean in open-top chambers in response to ozone and increased atmospheric CO₂. **Agric. Ecosys. Environ.**, v. 38, p. 107-118. 1992.

PELL, E. S.; N. ECKARDT, et al. Biochemical and molecular basis for impairment of photosynthetic potential. **Photosyn. Res.**, v. 39, p. 453-462. 1994.

RODRIGUEZ, S.; C. TORRES, et al. Transport pathways of ozone to marine and free-troposphere sites in Tenerife, Canary Islands. **Atmospheric Environment**, v. 38, p. 4733-4747. 2004

TUCHMAN, N.; R. G. WETZEL, et al. Elevated atmospheric CO₂ lowers leaf litter nutritional quality for stream ecosystem food webs. **Glo-**

bal Change Biology, v. 8, p. 163-170. 2002.

VU, J. C.; L. H. J. ALLEN, et al. Drought stress and elevated CO₂ effects on soybean ribulose biphosphate carboxylase activity and canopy photosynthetic rates. **Plant Physiol.**, v. 83, p. 573-578. 1987.

VU, J. C. V.; L. H. ALLEN, JR., et al. Leaf ultrastructure, carbohydrates and protein of soybeans grown under CO₂ enrichment. **Environ. Exp. Bot.**, v. 29, p. 141-147. 1989.

WILLIAMS, M.; E. J. ROBERTSON, et al. Lipid metabolism in leaves from young wheat (*Triticum aestivum* cv. Hereward) plants grown at two carbon dioxide levels. **J. Exp. Bot.**, v. 49, p. 511-520. 1998b.

WILLIAMS, M.; P. R. SHEWRY, et al. The influence of the 'greenhouse effect' on wheat (*Triticum aestivum* L.) grain lipids. **J. Exp. Bot.**, v. 45, p. 1379-1385. 1994.