

RADIAÇÃO SOLAR E ASPECTOS FISIOLÓGICOS NA CULTURA DE SOJA - UMA REVISÃO

SOLAR RADIATION AND PHYSIOLOGICS ASPECTS IN SOYBEAN - A REVIEW

Derblai Casaroli¹; Evandro Binotto Fagan¹; Jones Simon²; Sandro Petter Medeiros³; Paulo Augusto Manfron⁴; Durval Dourado Neto⁵; Quirijn de Jong van Lier⁶; Lisianny Müller⁷; Thomas Newthon Martin⁸.

RESUMO

A soja é uma cultura de grande importância econômica na agricultura Brasileira, fazendo-se necessário a busca de conhecimentos sobre o crescimento e desenvolvimento da cultura e de suas limitações, principalmente quanto à radiação solar. O objetivo desta revisão de literatura foi compilar informações existentes sobre a influência da radiação solar na fisiologia da soja, de maneira a auxiliar futuras pesquisas na área. A energia emitida pelo sol, que incide sobre a superfície terrestre, juntamente com os suprimentos adequados de água e nutrientes, podem ser indicadores de produtividade. Para a cultura da soja, além da radiação solar estar relacionada com a fotossíntese, é também responsável por outros aspectos ligados à fisiologia da planta. Assim tornam-se relevantes estudos referentes à interação entre a radiação solar e a fisiologia da soja, enfocando a fotossíntese e interceptação de luz, a fim de determinar as frações da radiação fotossinteticamente mais efetivas para a planta, visando maiores produtividades.

Palavras-chave: *Glycine max* L., fotossíntese, produtividade.

¹ Eng. Agr., M.Sc. - UFSM, doutorando – ESALQ/USP. E-mail: casaroli@esalq.usp.br

² Eng. Agr. – UFSM, mestrando – ESALQ/USP.

³ Prof. Adj. Dr., depto. Fitotecnia, UFSM.

⁴ Prof. Titular, Dr., depto. Fitotecnia, UFSM.

⁵ Prof. Associado, Dr., depto. Produção Vegetal, ESALQ– USP.

⁶ Prof. Associado, Dr., depto. Ciências Exatas, ESALQ– USP.

⁷ Zootecnista - mestrandona – UFSM.

⁸ Eng. Agr., M.Sc. - doutorando – ESALQ/USP

ABSTRACT

Soybean is an economically important crop in Brazilian agriculture, which explains the need for permanent research about its growth and development characteristics, especially as related to solar radiation. The objective of this literature revision was to compile existing information about the influence of solar radiation and soybean physiology, in order to support research in this field. Energy emitted by the Sun and incides on the surface of the Earth, together with adequate water and nutrients, may be used as productivity indicators. For the soybean crop, besides the fact that solar radiation is related to photosynthesis, it is also responsible for other aspects related to plant physiology. Therefore, studies about the interaction between solar radiation and soybean physiology, focusing on photosynthesis and light interception, are of major relevance to determine the most effective radiation fraction in order to obtain higher productivity.

Key word: *Glycine max* L., photosynthesis, productivity.

INTRODUÇÃO

A disponibilidade de radiação solar é um dos fatores que mais limitam o crescimento e desenvolvimento das plantas. Toda energia necessária para a realização da fotossíntese, processo que transforma o CO₂ atmosférico em energia metabólica, é proveniente da radiação solar (TAIZ & ZIEGER, 2004).

Quando as plantas recebem adequado suprimento de água e nutrientes, a produção de fitomassa seca é controlada pela radiação solar disponível (MONTEITH, 1965). Entretanto, apenas uma parte dessa radiação incidente é aproveitada pelas plantas, sendo dependente de parâmetros físicos, biológicos e geométricos. Dentre esses, o índice de área

foliar e o coeficiente de extinção luminosa são os fatores que mais afetam a interceptação e o nível de atenuação da radiação (SHIBLES & WEBER, 1965).

Para a cultura da soja, a radiação solar está relacionada com a fotossíntese, elongação de haste principal e ramificações, expansão foliar, pegamento de vagens e grãos e, fixação biológica (CÂMARA, 2000). De acordo com SHIBLES & WEBER (1965), o total de fitomassa seca produzida pela soja, depende da percentagem de radiação fotossinteticamente ativa interceptada e da eficiência de utilização dessa energia pelo processo fotossintético.

Em contrapartida, altas intensidades de radiação solar absorvidas pelas plantas podem levá-las a saturação luminosa,

diminuindo a eficiência no uso da radiação (JIANG *et al.*, 2004; ADAMS & ADAMS, 1992).

Portanto, como radiação solar está ligada à produtividade da soja, o objetivo de deste estudo é a divulgação dos conhecimentos sobre o assunto tanto para a comunidade científica quanto para os produtores dessa cultura.

RADIAÇÃO SOLAR E FOTOSSÍNTESE - CONCEITOS E DEFINIÇÕES

As plantas verdes são organismos capazes de aproveitar a energia térmica do Sol, a partir da fotossíntese, para produção de energia química. A radiação solar caracteriza-se como um conjunto de ondas eletromagnéticas que incidem sobre a superfície terrestre e cujo comprimento de onda predominante é de 500 nm. A mesma radiação pode também ser caracterizada por pacotes energéticos denominados fótons, cuja energia varia de acordo com o comprimento de onda (λ) e da freqüência (f). Essa energia (E) expressa em joule, pode ser calculada pela equação: $E = (h \times c) / \lambda = h \times f$, em que, h corresponde a constante de Planck ($6,626 \times 10^{-34}$ J.s) e c é a velocidade da luz (3×10^8 m s $^{-1}$).

Os processos de espalhamento e absorção de radiação pela atmosfera terrestre, fazem com que apenas 51% da

radiação solar total, que chega ao topo da atmosfera, atinja a superfície da terra. A radiação utilizada pelas plantas para o processo fotossintético está contida na faixa da luz visível (400 nm – 700 nm), denominada de PAR (Photosynthetic Active Radiation), correspondendo a 45% - 50%, aproximadamente, do total de radiação incidente (OMETTO, 1981). Apenas 5% da energia total que incide na superfície terrestre é aproveitada pelas plantas para formação de carboidratos, o restante é emitida em comprimentos de ondas maiores, perdida na forma de calor e refletida (TAIZ & ZIEGER, 2004). Sendo assim, verifica-se que 1,3% da radiação incidente ao topo da atmosfera é utilizada pelas plantas para a fotossíntese.

A faixa do visível é pouco absorvida pela água e CO₂ e muito pelas clorofilas e pigmentos assessórios (carotenóides) denominados de pigmentos fotossintéticos.

Nas plantas, a radiação fotossinteticamente ativa é captada por moléculas de clorofilas e carotenóides, que juntamente com proteínas estruturais constituem o complexo antena (TAIZ & ZIEGER, 2004). A energia é direcionada para os centros de reações, num processo conhecido como “esquema Z”. As plantas possuem dois centros de reações: o fotossistema I (FSSI) e o fotossistema II

(FSSII), que funcionam em série (BLAKENSHIP & PRINCE, 1985). As clorofilas do centro de reação do FSSI apresentam pico máximo de absorção em $\lambda = 700$ nm e do FSSII em $\lambda = 680$ nm. Esses fotossistemas oxidam a água a oxigênio molecular para formar ATP e reduzir o NADP^+ a NADPH. Assim, a energia proveniente do Sol é conservada na forma de ATP e na forma de coenzimas orgânicas (NADPH). Posteriormente, esses substratos serão utilizados no ciclo de Calvin & Benson para produzir açúcares e/ou cadeias de carbono para rotas de biossíntese.

É importante salientar que as plantas são divididas em espécies de mecanismo C_3 e C_4 , que possuem diferentes capacidades de aproveitar a radiação solar, água e nutrientes. Nas plantas C_3 , como a soja, o composto formado é uma molécula de três carbonos (3P - glicérico). A rubisco é a enzima responsável pela carboxilação, assim, apresenta atividade carboxilase e, ainda, oxigenase. Na atividade oxigenase, a rubisco diminui a eficiência fotossintética, num processo denominado de fotorrespiração. Esse mecanismo pode ser intensificado, principalmente, em condições de temperatura elevada, onde a concentração de O_2 é maior do que de CO_2 , dentro da célula. As plantas C_4 apresentam dois tipos de células que contêm cloroplastos, as células do mesófilo e da

bainha vascular. A carboxilação inicial não é feita pela rubisco e sim pela fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilase, que forma um ácido de quatro carbonos (malato ou aspartato) que é transportado para a bainha vascular, onde é descarboxilado formando CO_2 . Essa é uma das razões da atividade oxigenase, nessas plantas, ser muito pequena, praticamente desprezível, aumentando a eficiência fotossintética da planta. A PEP carboxilase capta somente o CO_2 na forma de ácido carbônico. Como a concentração interna de CO_2 é mais alta nessas células, a fotossíntese ocorre mesmo em condições de temperaturas mais elevadas e de amplitudes de intensidade luminosa maiores, o que torna as plantas C_4 mais eficientes no uso de água, radiação solar e nutrientes (SINGH *et al.*, 1974; TAIZ & ZIEGER, 2004). Em altas temperaturas a atividade oxigenase aumenta devido ao decréscimo na solubilidade de CO_2 e da afinidade da rubisco por CO_2 , em baixas temperaturas o rendimento quântico para CO_2 aumenta, sendo requeridos valores mínimos próximos de 11 moles de fôtons por mol de CO_2 (LOOMIS & AMTHOR, 1999).

A taxa respiratória também está relacionada com níveis de radiação solar, apresentando valores de $4 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas plantas de sombra e de $50 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a $150 \mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas plantas de sol, o que pode

contribuir para uma maior eficiência fotossintética em plantas de sombra ou de folhas que se encontram sombreadas. O valor da respiração de manutenção, em condições de sombra, é menor, aumentando com o incremento da taxa de crescimento e em condições de senescência, até um determinado momento (JONES, 1994; PEREIRA, 2002; TAIZ & ZIEGER 2004).

Outro mecanismo fisiológico influenciado pela radiação solar é o movimento estomático. Estudos de SHIMAZAKI *et al.* (1993) mostraram que pigmentos localizados nos estômatos induzem a abertura estomática devido ao desencadeamento de um processo em cascata que resulta na ativação das bombas hidrogeniônicas. Esse processo promove um bombeamento de íons H^+ para fora da célula formando um gradiente eletroquímico, força motriz para absorção de nutrientes para dentro da célula guarda e consequentemente a entrada de água, promovendo abertura dos estômatos e, assim, a absorção de CO_2 para realização do processo fotossintético.

O excesso de radiação absorvida pela planta promove um aumento de sua temperatura, proporcionando um incremento no fluxo transpiratório. Quando esse fluxo for maior que o fluxo hídrico da folha, ocorre o fechamento dos estômatos, a fim de evitar que a planta entre em déficit

hídrico, o que caracteriza um efeito negativo da radiação na transpiração e na fotossíntese (ANDRIOLI, 1999; TAIZ & ZIEGER, 2004).

Embora a radiação solar seja normalmente lembrada apenas como um agente capaz de fornecer poder redutor para produzir energia, ela também desempenha um papel importante na ativação de enzimas que estão envolvidas no processo fotossintético (TAIZ & ZIEGER, 2004). A rubisco é uma das enzimas ativadas pela radiação solar. A ativação da rubisco depende do pH básico do lúmen, que é alterado em função da fase fotoquímica e também da concentração de Mg e CO_2 , que são aumentadas em condições de luminosidade, ativando carbaminação da rubisco, que libera íons H^+ , conforme o pH aumenta, e recebe íons de Mg e COOH, tornando a enzima rubisco ativa. Outras enzimas também são ativadas pela luz, envolvendo outra via chamada de sistema ferredoxina-tioredoxina. Nessa via a enzima ferredoxina transporta poder redutor do fotossistema I para a tioredoxina. A tioredoxina possui grupos dissulfídicos, que quando reduzida é capaz de passar o poder redutor para a enzima alvo e reduzi-la, tornando-a ativa (TAIZ & ZIEGER, 2004).

RADIAÇÃO SOLAR, FOTOSSÍNTESE E RESPIRAÇÃO

Uma maior eficiência no uso da radiação solar é importante para o rendimento da cultura da soja, principalmente durante o período de enchimento de grãos (SHIBLES & WEBER, 1966).

A variação fotossintética e respiratória da soja ocorre de acordo com seu desenvolvimento, devido à alteração na força dreno, na arquitetura e estrutura foliar (PORRAS *et al.*, 1997; PEREIRA 2002). PEREIRA, (2002) observou que a taxa fotossintética dessa cultura aumentou gradativamente do estádio vegetativo para o reprodutivo, atingindo valores máximos no período de enchimento de grãos, que se mantiveram próximos a $40 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, acompanhado pelo aumento da taxa respiratória. Esse trabalho mostrou, também, que a planta incrementa a fotossíntese a partir do momento em que a demanda por fotossintatos aumenta. Esse fato pode ser observado no estádio de crescimento de grãos, drenos prioritários da planta.

O aumento gradativo da atividade fotossintética do dossel vegetativo da soja está relacionado com o desenvolvimento e expansão foliar. No início do desenvolvimento, os trifólios jovens são expostos a toda radiação incidente no

dossel. Entretanto, esses possuem baixa atividade fotossintética em relação às folhas totalmente desenvolvidas (JIANG *et al.*, 2004). As folhas jovens (33% e 78% da área foliar expandida) apresentam, também, um menor conteúdo de clorofila, porém, com o aumento gradativo da razão de clorofilas a/b durante a expansão de folha, mostra um desenvolvimento, igualmente gradual, do aparato fotossintético, apresentando um incremento fotossintético com a expansão (Figura 1). A relação entre crescimento da cultura e fotossíntese foi também abordada por WELLS (1991), observando que a relação entre interceptação da PAR com a fotossíntese aparente foi positiva e linear nos primeiros 70 dias após a semeadura, correspondente ao estádio reprodutivo R₁ e R₂. Essa resposta é justificada pelo vigoroso desenvolvimento inicial das folhas do dossel e por grande parte dessas folhas estarem envolvidas com a atividade fotossintética. No entanto, após esse período, não foi observada relação da interceptação da PAR com a fotossíntese, ocorrendo um sombreamento gradual nas folhas inferiores do dossel, com subsequente senescência associada à redução de luz.

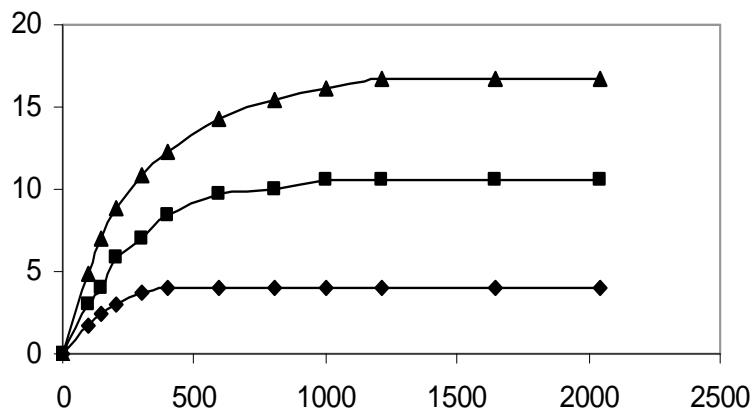


Figura 1. Curvas de resposta de folhas de soja a radiação fotossintéticamente ativa (PAR) com 33% (♦), 78% (■) e 100% (▲) da área foliar expandida (JIANG et al., 2004).

Os produtos da fotossíntese são importantes fontes de energia para diversas partes da planta, denominadas drenos. Na soja, os fotossintatos são translocados pelo floema para órgãos como raízes, caules, sementes, ápices, gemas florais e gemas em expansão (CÂMARA, 2000). O padrão de translocação de fotossintatos se deve a proximidade, isto é, pela distância física, as folhas maduras fisiologicamente (50% da área foliar expandida) fornecem fotoassimilados para as regiões da planta em crescimento (NELSON *et al.*, 1961 citados por CÂMARA, 2000). Entretanto, a ordem de prioridade é determinada em função do estádio de desenvolvimento da cultura, sendo flores, vagens e grãos os órgãos prioritários no estádio reprodutivo, e raízes, folhas e gemas vegetativas, no

estádio vegetativo (PORRAS *et al.*, 1997). GEIGER (1976) reforça a ordem de prioridade de translocação, afirmando que a fotossíntese na planta responde de acordo com a demanda do dreno, que varia de acordo com o estádio de desenvolvimento, além do status de água e nutrientes na planta. Além disso, fatores que favorecem o acúmulo de amido e açúcares solúveis na folha, proporcionam um “feedback” negativo sobre a fotossíntese. Destacam-se as baixas temperaturas noturnas (abaixo de 15 °C), observado em feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*).

RESPOSTA DA PLANTA A LUZ

A soja, por ser uma planta C₃ é menos eficiente na utilização de radiação

solar e água, encontrando-se em desvantagem, quando comparada com plantas daninhas do tipo C₄, que competem por esses recursos durante o ciclo de desenvolvimento.

A cultura da soja, quando submetida a baixas intensidades luminosas, apresenta menores taxas de fitomassa, de crescimento, de assimilação líquida e, no entanto, um elevado estiolamento, condicionando o acamamento em condições de campo. Isso demonstra a importância de se conhecer o clima da região de cultivo e a época de semeadura, que poderão ser fatores limitantes quando se almejam altas produtividades nessa cultura, acima de 3.000 kg ha⁻¹ (MELGES *et al.*, 1989; PEREIRA, 2002).

Um experimento realizado por MELGES *et al.* (1989) mostrou a importância de níveis de irradiação no crescimento e desenvolvimento da soja. O trabalho indicou que: (i) o número de folhas e vagens decresce em função do sombreamento; (ii) a taxa de acúmulo de fitomassa em cada órgão é tanto mais elevada quanto maior a densidade de fluxo de radiação solar, até a saturação luminosa; (iii) a taxa de acúmulo de fitomassa seca, devido ao sombreamento, foi menor nas raízes que nos outros órgãos; (iv) as plantas sombreadas apresentaram maior estatura, pois apresentou maior alongamento dos

entrenós e aumento da dominância apical; e (v) em maiores níveis de sombreamento ocorreu um maior retardamento na maturação.

Níveis elevados de irradiação podem ser prejudiciais à planta de soja. As plantas respondem de forma diferenciada, encontrando-se variações desde a anatomia foliar (JIANG *et al.*, 2004) até alterações metabólicas. Quanto às alterações metabólicas, observa-se um mecanismo de dissipação do excesso de energia absorvida pela folha. Esse mecanismo inclui o ciclo das xantofilas (carotenóides) e outros carotenóides, pigmentos responsáveis pela dissipação de energia. Essa dissipação de energia ocorre na forma térmica, incrementando a temperatura da folha. O resfriamento da folha pode se dar por convecção, transpiração ou por emissão de onda longa (infravermelho), impedindo a super excitação das clorofilas (YAMAMOTO, 1979, citado por ADAMS & ADAMS, 1996). Entretanto, quando esses processos não são suficientes, o aparato fotossintético da planta pode sofrer uma degradação, levando à saturação luminosa (ADAMS & ADAMS, 1992; JIANG *et al.*, 2004).

Em condições de intensidade luminosa moderada, as plantas dispõem de um mecanismo de proteção primário. Essa proteção consiste na redistribuição da

energia excedente entre os fotossistemas. Durante o período diurno, uma maior quantidade de energia chega ao fotossistema II (FSSII) do que ao fotossistema I (FSSI), ocorrendo uma super excitação de suas clorofilas. Essa energia pode ser repassada ao oxigênio, transformando-o em uma forma danosa (O_2^- , $H_2O_2^-$...), que promove a degradação das proteínas do complexo antena. Com isso, uma proteína quinase, presente nas membranas dos tilacóides, pode fosforilar um resíduo de treonina na superfície do complexo coletor de luz do FSSII (LHCII). Quando fosforilado, o LHCII transfere a energia diretamente para o FSSI sem passar para o centro de reação e para as enzimas carreadoras de elétrons do FSSII, balanceando assim a quantidade de radiação entre os fotossistemas (ALLEN & FORSBERG, 2001 citado por TAIZ & ZIEGER, 2004). O sinal responsável pelo desencadeamento desse processo é originado pelo acúmulo de poder redutor da plastoquinona que ativa a enzima quinase de membrana. Entretanto, se o excesso de radiação continuar, por períodos longos, podem ocorrer danos irreversíveis no aparato fotossintético. A principal molécula afetada é a proteína D1, que está associada ao centro de reação do FSSII. Em condições de excesso de radiação, os carotenóides não conseguem dissipar o excesso de energia

em calor, formando subprodutos tóxicos a base de oxigênio, que é acceptor de elétrons durante esse processo. A formação de superóxidos (O_2^-) e peróxidos de hidrogênio ($H_2O_2^-$) causam degradação da membrana celular e, também, um “turn over” da proteína D1, sendo a mais afetada. Essa molécula precisa ser removida da membrana, dando lugar a outra molécula recém sintetizada, enquanto que as outras moléculas, do centro de reação, podem ser recicladas (TAIZ & ZIEGER, 2004; LOOMIS & AMTHOR, 1999).

FOTOSSÍNTESE, CO₂ E DISPONIBILIDADE DE RADIAÇÃO SOLAR

Com o incremento no fluxo de luz, a concentração interna de CO₂ torna-se limitante para o ciclo de redução do carbono. Entretanto, há absorção de energia continua, mas sua dissipação segue caminhos diferentes, pois as quantidades de ADP e NADP⁺ são limitadas e não estão disponíveis como acceptores de elétrons. Esse comportamento pode ser explicado pelo fechamento do estômato, diminuindo a disponibilidade de CO₂ ou a baixa capacidade de redução de CO₂ pela rubisco (LOOMIS & AMTHOR, 1999). Em plantas C₃, o excesso de energia pode ser dissipado através da fotorrespiração, com gasto do ATP e NADPH. A fotorrespiração envolve

três organelas: o cloroplasto, o peroxissoma e a mitocôndria, que operam em série para regenerar uma molécula de 3fosfoglicerato (3C) a partir de dois moles provenientes de 2fosfoglicolato (4C) (LOOMIS & AMTHOR, 1999).

A fotoinibição pode ser classificada em crônica e dinâmica. Em condições de excesso moderado de luz ocorre a fotoinibição dinâmica, que envolve uma transformação da energia luminosa em calor, causando um decréscimo na eficiência quântica. Esse decréscimo é temporário e geralmente ocorre nas horas mais quentes do dia. A fotoinibição crônica envolve períodos prolongados de exposição foliar a altos níveis de radiação solar, diminuindo a eficiência quântica e a taxa fotossintética máxima, a qual não é afetada na fotoinibição dinâmica. A fotoinibição crônica persiste por períodos prolongados extendendo-se por semanas ou meses, pois envolve a substituição da proteína D1 no centro de reação do FSII e, com isso, danos excessivos nos cloroplastos (TAIZ & ZIEGER, 2004).

MECANISMOS DE PROTEÇÃO ÀS ALTAS IRRADIÂNCIAS

A cultura da soja utiliza mecanismos de proteção para altos níveis de radiação solar, sendo um dos principais, o movimento foliar. ROSA & FORSETH

(1995) estudaram o padrão diurno do ângulo de inclinação foliar e a orientação azimutal da soja sobre diferentes níveis de radiação ultravioleta-B (UV-B). Nesse trabalho não foi observado efeito da radiação UV-B no movimento foliar. No entanto, os folíolos apresentaram um aumento no ângulo foliar, em relação à região do caule abaixo da inserção do pecíolo, próximo ao meio dia, buscando diminuir a interceptação de radiação solar e, consequentemente, o estresse da folha por temperatura elevada.

JIANG *et al.* (2004) investigaram como ocorre o mecanismo de defesa das folhas em expansão contra as altas intensidades luminosas. Constatou-se uma alteração na orientação foliar, mantendo as folhas mais eretas, diminuindo a incidência de radiação solar e, assim, protegendo-as. A fotorrespiração das folhas jovens foi menor em relação às folhas totalmente desenvolvidas. Essas folhas obtiveram maior “pool” de xantofilas, apresentando um mecanismo inicial de defesa.

Outros estudos mostram que plantas que crescem sob altas intensidades luminosas apresentam mesófilo foliar mais desenvolvido, pela variação no padrão de divisão celular. Ainda, o índice estomático abaxial e adaxial aumenta com o incremento da intensidade luminosa, devido ao efeito da luz na diferenciação das células

estomáticas (SERT, 1992; TAIZ & ZIEGER, 2004).

Avaliando características fotossintéticas de plantas C₃ e C₄, cultivadas sob diferentes intensidades luminosas (30%, 50% e 70% de sombreamento), observaram-se respostas distintas de diferentes espécies em função de níveis de radiação. As plantas de soja expostas a pleno Sol apresentaram maior taxa fotossintética. A saturação luminosa ocorreu a intensidades em torno de 100 klux, com valores de 35 mgCO₂ dm⁻² h⁻¹. A atividade da ribulose 1-5 bifosfato foi crescente em todas as espécies, conforme aumentaram as intensidades de radiação solar, até o ponto de saturação (SINGH *et al.*, 1974).

Dependendo da condição fisiológica em que a planta se encontra, o movimento foliar pode ser intensificado. Em condições de déficit hídrico, ocasionado pela baixa disponibilidade de água no solo e/ou pela alta irradiação, as folhas se orientam em direção oposta ao Sol, diminuindo a interceptação de irradiação e seu aquecimento. Assim, altas incidências de radiação solar associado a déficit hídrico, proporcionam um movimento foliar mais evidente, o qual é bastante visualizado na cultura de soja (TAIZ & ZIEGER, 2004).

NITROGÊNIO E RADIAÇÃO SOLAR

Plantas que crescem sob vegetação densa apresentam uma concentração de nitrogênio paralela à disponibilidade de radiação. Quanto maior a uniformidade de nitrogênio foliar maior será a eficiência de uso de nitrogênio fotossintético. Dessa forma, plantas que crescem sob vegetação menos densa apresentam maior uniformidade de N foliar. As folhas jovens, em desenvolvimento no topo do dossel, estão expostas a toda intensidade de radiação, e conforme essas se expandem, sombreiam as folhas abaixo. As folhas mais sombreadas realocam o nitrogênio para outras partes da planta. Esse comportamento pode favorecer a senescência ou a incidência de doenças foliares em plantas de vegetação fechada ou em plantios adensados. O balanço de água e de carbono também é diferenciado nas folhas sombreadas em relação às que recebem maiores intensidades luminosas (PONS & PEARCY, 1994).

O primeiro trifólio totalmente expandido sofre uma redução na respiração, no conteúdo de clorofila e no incremento de fotossintatos, quando sombreado por poucos dias. O conteúdo de nitrogênio foliar decresce gradualmente e a disponibilidade de nutrientes diminui em relação às folhas que recebem sol, acelerando a senescência dessas folhas. A taxa de saturação por luz também decresce

durante o sombreamento (PONS & PEARCY, 1994).

RADIAÇÃO SOLAR NO DOSSEL VEGETATIVO

A cultura da soja apresenta elevada área foliar e rápida emissão de folíolos, ocasionando um grande incremento na interceptação de radiação solar e rápido sombreamento das plantas competidoras.

A interceptação de radiação solar é uma função do índice de área foliar (Figura 2) e do coeficiente de extinção luminosa (PENGELLY *et al.*, 1999). O coeficiente de extinção luminosa mostra a fração de radiação extinta ao longo do dossel vegetativo, devido à menor transmissividade luminosa (MONSI & SAEXI, 1953).

Com o aumento do índice de área foliar ocorre um incremento na interceptação de radiação, até um determinado valor. Nesse momento, ocorre um aumento do auto-sombreamento, ocasionando um acréscimo, também, no coeficiente de extinção luminosa, que pode variar entre 0,5 a 0,6 para a soja, considerando a média do ciclo (PENGELLY *et al.*, 1999; PEREIRA, 2002). Assim, mesmo aumentando o IAF a interceptação não se eleva. PENGELLY *et al.* (1999) observaram claramente esse comportamento em *Glycine max* L (Merril),

Vigna trilobata (L.) Verdc e *Sesbania cannabina* Retz.

Para a cultura da soja (Figura 2) o valor crítico de IAF para interceptar 95% da radiação está em torno de 3,9 e para coeficiente de extinção luminosa (K), aproximadamente 0,72 (SCHOFFEL & VOLPE, 2001; PEREIRA, 2002). Nessa faixa ocorre uma relação linear entre a PAR interceptada e o acúmulo de fitomassa seca (PEREIRA, 2002). Aumentos da PAR ocasionam, também, aumentos lineares na fotossíntese, não sendo proporcional em produtividade (SCHOFFEL & VOLPE, 2001).

Em trabalho realizado por PROCÓPIO *et al.* (2003), com soja e feijão, observou-se que a taxa de expansão foliar da soja ($6,77 \text{ cm planta}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) foi mais que o dobro da taxa do feijão ($2,91 \text{ cm planta}^{-1} \text{ dia}^{-1}$), promovendo um maior coeficiente de extinção de luz dessa cultura, interceptando grande parte da radiação solar na parte superior do dossel, limitando o crescimento de plantas invasoras.

A transmissividade de luz, em cultivo de soja, esquematizada na Figura 2, é dada por características do dossel vegetativo e pela presença de substâncias e pigmentos absorvedores, além de espessura de folhas e qualidade da luz (MONTEITH, 1965; WOOLLEY, 1971). WOOLLEY (1971) realizou um experimento com várias

culturas a fim de observar a refletância e transmitância de luz pelas folhas. As espécies utilizadas foram *Glycine max* L. Merrill, *Zea mays* L e o gênero *Phylodentron* (espécie desconhecida). Para a cultura da soja ficou evidente uma boa capacidade de difusão de vários comprimentos de onda, com componentes absorvedores de espectros específicos. A faixa do visível (400 nm - 700 nm) foi a mais absorvida pelos pigmentos fotossintéticos e a do infravermelho, pela

água. As folhas mais grossas transmitiram menor quantidade de radiação, principalmente na faixa do infravermelho, o mesmo ocorreu com folhas mais túrgidas, evidenciando o caráter absorvedor da água nesse espectro de radiação. Apenas 4% da radiação incidente, na faixa de 800 nm a 1100 nm, considerados não fotossintéticos, são absorvidos pelas folhas.

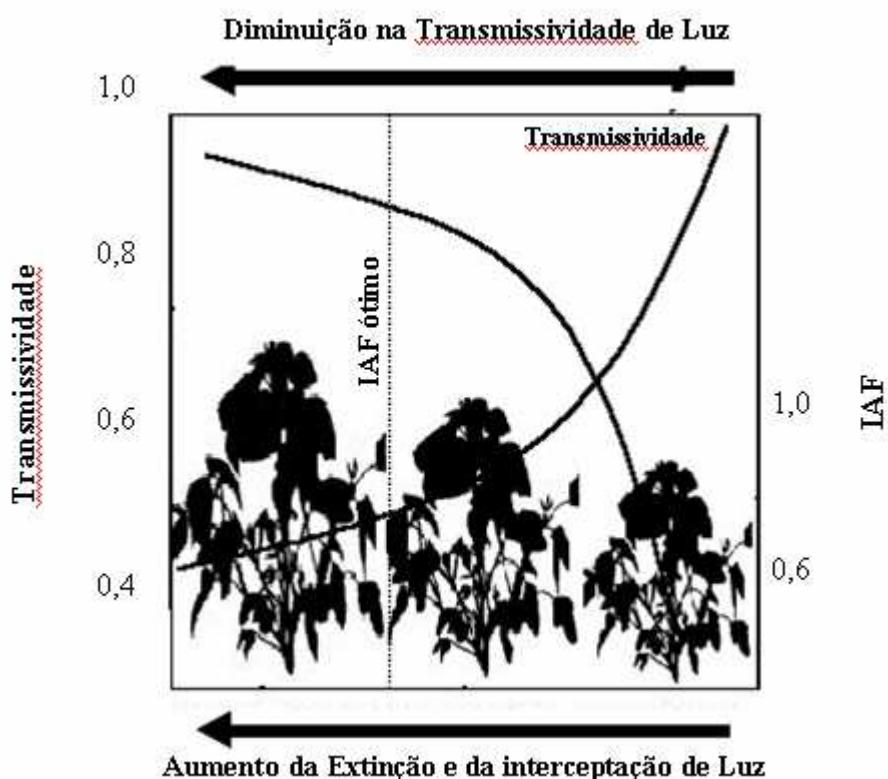


Figura 2. Comportamento da radiação solar em dossel vegetativo na cultura da soja *versus* índice de área foliar (IAF).

EFICIÊNCIA DO USO DE RADIAÇÃO E PRODUTIVIDADE

A eficiência do uso de radiação (EUR) expressa a eficiência com que a radiação solar interceptada é transformada em fitomassa seca. Essa relação foi primeiramente observada por MONTEITH (1977) e vem sendo utilizada por diversos autores (CONFALONE & NAVARO, 1999; PENGELLY *et al.*, 1999; PEREIRA, 2002). Entretanto, nem sempre o aumento linear de fitomassa seca, em função da radiação interceptada, resulta em aumentos lineares de produtividade (SHIBLES & WEBER, 1965; SCHÖFFEL & VOLPE, 2001), mostrando que há outros fatores relacionados com a produtividade, como potencial genético e disponibilidade de água e nutrientes.

Em soja, a variação da eficiência do uso de radiação se dá em função do estádio de desenvolvimento e da atividade metabólica da cultura. A EUR no subperíodo vegetativo aumenta a partir da emissão do quinto trifólio, quando a intensidade de acúmulo de fitomassa seca é alta, mantendo-se elevada até o enchimento de grãos, onde se acentua a translocação de fitomassa seca dos órgãos vegetativos para os reprodutivos (SCHÖFFEL & VOLPE, 2001). No período de enchimento de grãos

a EUR aumenta de forma linear, variando de 0,89 g MJ⁻¹ a 1,20 g MJ⁻¹ de PAR interceptada. Embora a planta apresente sombreamento e pequeno incremento de fitomassa seca de folhas, o aumento de translocação de fotoassimilados para os grãos é o principal responsável por esse comportamento (PENGELLY *et al.*, 1999; PEREIRA, 2002). Em condições de sombreamento ou de estresse hídrico moderado, as plantas tendem a aumentar a EUR (WELLS, 1991; PORRAS *et al.*, 1997; PEREIRA *et al.*, 2002; PURCELL, 2002). Alguns autores (CONFALONE *et al.*, 1997) observaram variação na EUR ao longo do ciclo da soja, encontrando valores em torno de 1,8 g MJ⁻¹ m⁻² de PAR interceptada.

A EUR na cultura da soja pode ser afetada em regiões que apresentam temperaturas elevadas (acima de 33 °C), devido à diminuição do rendimento quântico foliar, situação mais acentuada por se tratar de uma espécie C₃ (SINCLAIR & SHIRAIWA, 1993).

ESTRATÉGIAS PARA AUMENTAR A EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA

Estudos têm sido realizados para aumentar a eficiência fotossintética na cultura da soja (WELLS, 1991; PORRAS *et al.*, 1997; PURCELL, 2002). Para isso,

tem-se trabalhado com populações de plantas por área, manejo que influencia no crescimento e desenvolvimento da planta, alterando o potencial fisiológico e produtivo da cultura (PORRAS *et al.*, 1997). Alguns autores (PURCELL *et al.*, 2002), avaliaram a eficiência do uso de radiação e produção de biomassa de soja, em diferentes populações de plantas. Observou-se que a soma de luz interceptada, acumulada no cultivo de soja, depende da quantidade diária de PAR, do número de dias de acumulação de luz e da quantidade de luz interceptada, diariamente, pelo cultivo. A interceptação de radiação aumentou até a densidade de aproximadamente 50 pl m^{-2} . A eficiência do uso de radiação decresceu com o aumento da população de plantas, devido à senescência de folhas inferiores. O sombreamento ocasionou um maior abortamento de vagens, diminuindo o índice de produtividade.

Na Universidade da Carolina do Norte, EUA, WELLS (1991) avaliou a resposta do crescimento de soja em diferentes densidades de plantio, relacionando com a fotossíntese do dossel, área foliar e interceptação de luz. Nesse trabalho foram observadas diferentes respostas da cultura da soja à interceptação de radiação e fotossíntese, em função de seu estádio fenológico. A taxa de fotossíntese

no dossel foi significativamente reduzida na floração e enchimento de grãos, para as mais baixas populações de plantas, entretanto, a densidade de plantas teve pouco efeito após o período de enchimento de grãos. A produtividade de grãos somente diferiu dos menores valores, para as mais baixas populações de plantas, devido à menor fotossíntese de dossel dessas plantas.

O uso de cultivares com uma arquitetura foliar mais eficiente na captação de luz as torna mais eficazes fotossinteticamente, contudo, são mais exigentes em água e nutrientes, pois quanto maior a interceptação solar pelas folhas, maior será a fotossíntese e a transpiração, condição metabólica que exige mais energia pela planta.

Outra estratégia para aumentar a eficiência do uso de radiação pelas culturas é através de uma moderada restrição hídrica. Nessas condições, a planta fecha parcialmente os estômatos e perde menos água para o ambiente, enquanto a fotossíntese continua a ser realizada, porém, em menores taxas (CONFALONE *et al.*, 1997; PEREIRA, 2002). Esse comportamento pode ser mais evidenciado na fase vegetativa, pois nesse estádio de desenvolvimento, a soja compensa a menor perda de água em condições de estresse com maior eficiência no uso de radiação. Entretanto, nos demais estádios a

compensação é parcial, provavelmente, porque o requerimento de água e nutrientes é maior e insuficiente para manter a atividade fotossintética a níveis requeridos pela planta, de modo a suprir a demanda dos principais drenos da planta, grãos e vagens (CONFALONE *et al.*, 1997). Sob estresse severo CONFALONE & NAVARRO (1999) observaram uma diminuição na eficiência da transformação da energia solar em fitomassa, devido ao aumento da resistência estomática e consequente diminuição na absorção de CO₂ e fotossíntese.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir das informações analisadas, foi possível constatar que a disponibilidade e aproveitamento da radiação solar pela cultura de soja são fatores determinantes na produtividade final de grãos. Entretanto, por ser uma espécie C₃, não é tão eficaz no aproveitamento da energia solar quando comparada com as espécies C₄, compostas por algumas espécies competidoras por luz, nutrientes e água durante o seu ciclo de cultivo.

Contudo, sugerem-se pesquisas que enfoquem a participação de cada fração do dossel vegetativo na fotossíntese total, em função da interceptação de radiação, determinando assim a participação de cada fração da planta na fotossíntese total. Com

esse conhecimento é possível determinar com maior precisão quais são as frações mais efetivas fotossinteticamente para a planta, podendo-se adequar o manejo e técnicas de melhoramento que favoreçam a interceptação de luz por essas camadas da planta.

REFERÊNCIAS

ADAMS, D.B.; ADAMS, W.W.N. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Reviews Plant Physiology. Plant Molecular Biology**, v.43, p.599-626, 1992.

ADAMS, D.B.; ADAMS, W.W.N. The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science Reviews**, v.1, n.1, p.21-26, 1996.

ANDRIOLI, J.L. *Fisiologia das culturas protegidas*. Santa Maria, Ed. da UFSM, 1999. 142p.

BLANKENSHIP, R.E.; PRINCE, R.C. Excited-state redox potentials and the Z scheme of photosynthesis. **Trends Biochemical Science**, v.23, p.382-383, 1985.

CÂMARA, G.M.S. *Soja: tecnologia da produção II*. Gil Miguel de Sousa Câmara (editor). Piracicaba: G.M.S. Câmara, 2000. 450p.

CONFALONE, A.; COSTA, L. C.; PEREIRA, C. R. Eficiencia del uso de la radiación en soja en distintas fases fenológicas bajo estres hídrico. **Revista Facultad de Agronomía**, v.17, n.1, p.63-66, 1997.

CONFALONE, A.; NAVARRO, M.D. Influência do “déficit” hídrico sobre a eficiência da radiação solar em soja. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.5, n.3, p.195-198, 1999.

GEIGER, D.R. Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. **Canadian Journal Botany**, v.54, n.3, p.2337-2345, 1976.

JIANG, A.C.D.; GAOB, H.Y.; ZOUB, Q.; JIANGA, G.M.; LIA, L. H. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. **Environmental and Experimental Botany**, p.1-10, 2004.

JONES, H.G. **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 428p.

LOOMIS, R.S.; AMTHOR, J.S. Yield Potential, Plant Assimilatory Capacity, and

Metabolic Efficiencies. **Crop Science**, v.39, p.1584-1596, 1999.

MELGES, E.; LOPES, N.F.; OLIVA, M.A. Crescimento e conversão da energia solar em soja cultivada sob quatro níveis de radiação solar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.24, n.9, p.1065-1072, 1989.

MONSI, M.; SAEXI, T. Über der Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. **Japanese Journal of Botany**, v.14, p.22-52, 1953.

MONTEITH, J.L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v.281, p.227-294, 1977.

MONTEITH, J.L. Light distribution and photosynthesis in field crops. **Annals of Botany**, v.29, p.17-37, 1965.

OMETTO, J.C. **Bioclimatologia vegetal**. São Paulo, Editora Agronômica Ceres, 1981. 425p.

PENGELLY, B.C.; BLAMEY, F.P.C.; MUCHOW, R.C. Radiation interception and the accumulation of biomass and nitrogen by soybean and three tropical annual forage legumes. **Field Crops Research**, v.63, p.99-112, 1999.

PEREIRA, C.R. **Análise do crescimento e desenvolvimento da cultura de soja sob diferentes condições ambientais.** Tese (Doutorado em Engenharia Agrícola), Universidade Federal de Viçosa, 2002, 282p.

PONS, T.L.; PEARCY, R.W. Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants. **Physiologia Plantarum**, v.92, p.636-644, 1994.

PORRAS, C.A; CAYÓN, D.G.; DELGADO, O.A. Comportamiento fisiológico de genótipos de soya en diferentes arreglos de siembra. **Acta Agronomica**, v.47, n.1, p.9-15, 1997.

PROCÓPIO, S.O.; SANTOS, J. B.; SILVA, A.A. COSTA, L.C. Desenvolvimento folhar das culturas da soja e do feijão e de planta daninhas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.33, n.2, p.207-211, 2003.

PURCELL, L.C.; BALL, R.A.; REAPER, J.D.; VORIES, E.D. Radiation use efficiency and biomass production in soybean at different plant population densities. **Crop Science**, v.42, p.172-177, 2002.

ROSA, L.M.; FORSETH, I.N. Diurnal patterns of soybean leaf inclination angles and azimuthal

orientation under different levels of ultraviolet-B radiation. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.78, p.107-119, 1995.

SCHÖFFEL, E.R.; VOLPE, C.A. Eficiência de conversão da radiação fotossinteticamente ativa interceptada pela soja para produção de fitomassa. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, n.2, v.9, p.241-249, 2001.

SERT, M.A. **Anatomia folhar e teores de clorofilas em três variedades de soja (*Glycine Max* (L) Merril) e dois níveis de radiação solar.** Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal), Universidade Federal de Viçosa, 1992, 66p.

SHIBLES, R.M.; WEBER, C.R. Interception of solar radiation and dry matter production by various soybean planting patterns. **Crop Science**, v.6, p.55-59, 1966.

SHIBLES, R.M.; WEBER, C.R. Leaf area, solar radiation interception, and dry matter production by various soybean planting patterns. **Crop Science**, v.6, p.575-577, 1965.

SHIMAZAKI, K.; OMASA, K.; KINOSHITA, T.; NISHIMURA, M. Properties of the signals transduction pathway in the blue light response of stomatal guard cells of *Vicia faba* and *Commelina benghalensis*. **Plant Cell Physiology**, v.8, n.34, p.1321-1327, 1993.

SINCLAIR, T.R.; SHIRAIWA, T. Soybean radiation-use efficiency as influenced by no uniform specific leaf nitrogen distribution and diffuse radiation. **Crop Science**, v.33, p.808-812, 1993.

SINGH, M.; OGREN, W.L.; WIDHOLIM, J.M. Photosynthetic characteristics of several C₃ and C₄ plant species grown under different light intensities. **Crop Science**, v.14, p.563-566, 1974.

TAIZ, L. & ZIEGER, E. **Fisiologia vegetal**. Trad. SANTARÉM, E. R. *et al.*, 3º ed., Porto Alegre: Aramed, 2004. 719p.

WELLS, R. Soybean growth response to plant density: relationships among canopy photosynthesis, leaf area, and light interception. **Crop Science**, v.31, p.755-761, 1991.

WOOLLEY, J.T. Reflectance and transmittance of light by leaves. **Plant Physiology**, v.47, p.656-662, 1971.