

ISSN 0104-1347

Alterações no padrão de resposta à luz da condutância estomática do milho causadas pelo déficit hídrico¹

Alterations in the pattern of stomatal responses to light in maize caused by water deficit

Letícia Bono², Homero Bergamaschi³, Luis Mauro Gonçalves Rosa³, Solange França²,
Bernadete Radin², Antonio Odair Santos⁴ e João Ito Bergonci³

Resumo - Foram realizados dois experimentos para estudar o padrão de resposta da condutância estomática do milho híbrido Pioneer 3230 ao déficit hídrico. O primeiro foi conduzido na Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, aplicando-se diferentes níveis de irrigação. Foram avaliados o potencial da água no solo (y_s), potencial da água na folha (y_f), condutância estomática e radiação fotossinteticamente ativa (RFA) em dois tratamentos: irrigado e não irrigado. O segundo foi realizado em casa de vegetação, na Faculdade de Agronomia, em Porto Alegre, com o mesmo híbrido. Foram aplicados dois tratamentos hídricos que resultaram em diferentes potenciais da água na folha (y_f). Separaram-se as plantas por sua condição hídrica em plantas sem estresse ($y_f > -0,8$ MPa), médio estresse (y_f entre $-1,5$ e $-0,8$ MPa) e alto estresse ($y_f < -1,5$ MPa). Os estômatos apresentaram fechamento gradual acompanhando a queda do y_f em ambos os experimentos, indicando que a condutância estomática é dependente do estado hídrico da planta. Em plantas mantidas sem irrigação ocorreram, ainda, as menores condutâncias, demonstrando a forte influência do y_s na resposta estomática. O padrão de resposta dos estômatos à RFA também foi afetado pelo déficit hídrico, de forma que plantas sob estresse mantiveram baixas condutâncias mesmo com aumentos da radiação incidente.

Palavras-chave: condutância estomática, potencial da água, radiação solar, irrigação

Abstract - Alterations in the pattern of stomatal responses to light in maize plants caused by water deficit were evaluated under field and greenhouse conditions. The first experiment was carried out at the Agronomic Experimental Station of Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil, (lat. 30°05'S, long. 51°39'W, alt. 40 m), with a maize crop under two levels of irrigation (with and without irrigation). Measurements of soil water potential (y_s), leaf water potential (y_f), stomatal conductance and photosynthetically active radiation (PAR) were performed throughout the day, to record the variation on stomatal functioning in response to changes in PAR levels. The second experiment was conducted under greenhouse conditions, at Faculdade de Agronomia/UFRGS, in Porto Alegre using the same hybrid. Potted plants were allowed to dry through water withholding and the leaf water potential (y_f) was measured prior to the conductance measurements. Responses of leaf conductance to PAR levels were measured using neutral density filters to cut down the incoming solar radiation. Plants were separated in three groups: non-stressed ($y_f > -0.8$ MPa), mildly stressed (y_f -1.5 to -0.8 MPa) and highly stressed ($y_f < -1.5$ MPa). In both experiments, as the soil water became restricted, the stomata tended to close. In the treatment without irrigation (I_0), a very low stomatal conductance was observed, indicating a high influence of soil conditions on stomata aperture. Plants under water stress kept low stomatal conductance even when PAR increased, while non-stressed plants showed higher values of stomatal conductance at saturating PAR.

¹ Extraído da dissertação de mestrado em Fitotecnia/Agrometeorologia, apresentada pela primeira autora à Faculdade de Agronomia/UFRGS em agosto de 1997.

² Eng^o Agr^o, M.Sc., Fac. Agronomia/UFRGS. E-mail (primeira autora): ltbono@hotmail.com

³ Prof., Dr., Fac. Agronomia/UFRGS, Caixa Postal 776, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS. Bolsista do CNPq.

⁴ Eng^o Agr^o, Pesquisador do Instituto Agronômico de Campinas/SAEESP. C. Postal 28, Campinas, SP.

Introdução

A redução da disponibilidade de água no solo diminui o crescimento das plantas e a produção agrícola, mais do que qualquer outro fator ambiental isolado (JONES & JONES, 1989). Um déficit hídrico (moderado ou severo) afeta a acumulação de biomassa vegetal, independente da ocorrência de condições ótimas de outros fatores ambientais tais como luz, CO₂ e temperatura. Isto ocorre porque a condição hídrica da planta influencia o crescimento, particularmente por seus efeitos na folha e na expansão celular (COOMBS *et al.*, 1986; FERREIRA, 1992). Um dos primeiros efeitos do estresse hídrico nos vegetais é a perda de turgidez, a qual afeta a taxa de expansão celular e o tamanho da célula e, conseqüentemente, o crescimento da planta (KRAMER, 1982; HALE & ORCUTT, 1987).

Segundo CHAVES (1991) o impacto do déficit na performance e no tempo de recuperação da planta é resultado da interação entre sua informação genética e a intensidade, a severidade e a duração da exposição ao déficit. O momento de ocorrência de estresse hídrico, com relação ao estágio fenológico de desenvolvimento da cultura, também afeta a resposta ao déficit hídrico (THOMAS *et al.*, 1995). Quanto mais prolongado for o período de déficit hídrico mais severa é a desidratação e maior será a possibilidade de dano no aparelho fotossintético.

A taxa transpiratória está relacionada com a produção de biomassa, uma vez que o CO₂ assimilado e a água perdida por transpiração estão sob controle estomático (KRAMER & BOYER, 1995). THOMAS & FUKAY (1995) observaram maior transpiração em plantas com plena disponibilidade de água do que naquelas sob deficiência hídrica.

O decréscimo na disponibilidade de água no solo ocasiona queda no potencial da água nas folhas das plantas, levando à perda de turgidez e à redução da condutância estomática (BERGAMASCHI *et al.*, 1991; SHALHEVET, 1993). Muito da redução na taxa de assimilação de CO₂ durante o estresse hídrico deve-se à redução na disponibilidade de CO₂ no interior da folha, causada pelo fechamento dos estômatos em resposta à redução da disponibilidade de água no solo (ROSA *et al.*, 1991). Este aumento da resistência à difusão gasosa, com diminuição na taxa de assimilação de CO₂, determina menor perda de água por transpiração, além de poder afetar a fotossíntese. Dependendo da espécie e da natureza

da desidratação, a assimilação de carbono pode diminuir a valores próximos de zero (JONES & JONES, 1989; CHAVES, 1991). O fechamento dos estômatos visa minimizar a perda de água, agindo como um mecanismo de defesa à desidratação. Contudo, ela acaba, simultaneamente, limitando a assimilação de CO₂ (FARQUHAR & SHARKEY, 1982).

O milho é uma cultura cuja demanda no Rio Grande do Sul é crescente, principalmente em face da expansão das atividades ligadas à criação de animais. Seu rendimento apresenta alta variabilidade entre safras, causada, sobretudo, pelas variações da precipitação pluvial. Diante destes aspectos torna-se importante estudar a influência da deficiência hídrica sobre a condutância estomática, uma vez que a mesma influi diretamente na fotossíntese, que por sua vez é responsável pela produção de matéria seca e do próprio rendimento de grãos.

O objetivo deste trabalho foi avaliar as alterações no padrão de resposta à luz da condutância estomática do milho ocasionadas pelo déficit hídrico.

Material e métodos

Foram conduzidos dois experimentos, um a campo e outro em casa de vegetação, utilizando-se o milho híbrido Pioneer 3230.

O primeiro experimento foi realizado no ano agrícola de 1995/96, em um período restrito de medições no mês de dezembro, na Estação Experimental Agrônômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA/UFRGS) localizada no município de Eldorado do Sul, Rio Grande do Sul, numa área de 5.400m², com população de 66.600 plantas por hectare.

Foi utilizado um delineamento experimental em faixas com cinco níveis de irrigação e cinco repetições. Porém, neste trabalho foram considerados apenas os tratamentos extremos: I₄, em que a umidade do solo foi mantida próxima à capacidade de campo por meio de irrigações, e I₀ sem irrigação. A umidade no solo do tratamento I₄ foi monitorada com tensiômetros e lisímetro, sendo efetuadas irrigações sempre que o potencial matricial da água no solo, a 45cm de profundidade, atingia -0,05MPa.

Utilizou-se um sistema de irrigação por aspersão em linha constituído por uma fileira de 12 aspersores na direção leste-oeste, espaçados de 6m entre si e passando pelo centro da área de 60m de largura. As irrigações foram efetuadas no início da

manhã para minimizar o efeito do vento, com dose de rega calculada pela evapotranspiração medida em lisímetro de pesagem, buscando-se a manutenção da capacidade de campo no tratamento I₄.

Foram feitas medições de condutância estomática nas superfícies inferior e superior da folha, com porômetro de equilíbrio dinâmico (modelo LI-1600M, Licor Inc.), utilizando-se folhas expostas à radiação solar e plenamente expandidas. A condutância total da folha foi calculada fazendo-se o somatório das condutâncias individuais de cada lado da folha.

As leituras começavam após a evaporação total do orvalho presente nas folhas e se estendiam até o final do dia, pouco antes do por do sol. Foram realizadas quatro repetições por tratamento nas parcelas de I₀ e I₄.

Em cada folha cuja condutância estomática foi medida, efetuou-se a determinação do potencial da água na folha, utilizando-se uma câmara de pressão tipo Schollander (modelo 3000, Soilmoisture Co.). Após a leitura da condutância, retirava-se as mesmas folhas, enrolava-se estas em sacos plásticos, fazia-se um corte na parte mediana das mesmas, deixando-se a nervura central como um pseudo-pecíolo, e levava-se diretamente para a câmara de pressão, de maneira que todo o processo não levasse mais de um minuto.

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foi determinada concomitantemente com as medições da condutância estomática, utilizando-se o sensor localizado na câmara do porômetro (modelo Li-1905 - Quantum Sensor, Licor Inc.). Mantinha-se as folhas em sua posição original na planta para a leitura de ambas as faces, mas considerava-se a leitura de RFA da face superior da folha.

Um segundo experimento foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Solos da Faculdade de Agronomia (UFRGS), em Porto Alegre, no período de 23 abril a 05 de agosto de 1996. Foi utilizado solo proveniente da mesma área do experimento na Estação Experimental Agrônômica da UFRGS, e adubado de acordo com as recomendações para a cultura no Rio Grande do Sul (COMISSÃO DE FERTILIDADE DO SOLO - RS/SC, 1989).

Foi utilizado delineamento completamente casualizado, com troca periódica da posição dos vasos, no balcão da casa de vegetação, para minimizar o sombreamento causado pela estrutura da

casa, com escolha casualizada dos vasos em que foi aplicada restrição hídrica.

Os tratamentos consistiram em dois níveis de umidade no solo. Inicialmente, as plantas foram mantidas sem limitação hídrica até a emissão da terceira folha. Após este momento, dividiu-se os vasos em dois grupos: dez vasos mantidos sem limitação hídrica e vinte vasos nos quais as plantas recebiam água diariamente apenas para evitar uma rápida desidratação.

A semeadura foi realizada em 23 de abril de 1996. Foi feita adubação de nitrogênio em cobertura, 22 dias após a emergência, na base de 100 kg/ha de N, conforme recomendação da COMISSÃO DE FERTILIDADE DO SOLO - RS/SC (1989).

O monitoramento das condições hídricas das plantas foi feito por meio do potencial da água foliar, medido antes da condutância estomática em folha adjacente. As medições de condutância estomática foram efetuadas em horários de máxima radiação incidente, das 10h30min às 13h (horário solar), em dias de céu limpo. As medições foram feitas com os mesmos instrumentos utilizados no campo.

As medições de condutância estomática foram iniciadas quando haviam quatro folhas completamente expandidas, sendo utilizada para a medição a folha mais jovem completamente expandida. As plantas foram levadas para fora da casa de vegetação e colocadas em ambiente livre, a céu aberto.

Para a medição das respostas estomáticas em função da radiação fotossinteticamente ativa, foram utilizados filtros compostos por lâminas de tela plástica preta ("sombrite"). As plantas, selecionadas aleatoriamente, foram expostas à radiação solar plena por 30 minutos. Após foi realizada a primeira medição na folha mais jovem completamente expandida. Após o registro dos valores de condutância e transpiração colocava-se, acima da planta e de forma sucessiva, de uma a sete lâminas de tela plástica preta, para redução progressiva do fluxo de radiação fotossinteticamente ativa. Neste estudo foram considerados apenas os valores de condutância da superfície abaxial da folha.

As plantas foram separadas pelo potencial da água na folha (ψ_f) em três intervalos representativos de suas condições hídricas nos níveis: $\psi_f < -1,5\text{MPa}$ como alto estresse, ψ_f entre $-1,5$ e $-0,8\text{MPa}$ como médio estresse e $\psi_f > -0,8\text{MPa}$ como sem estresse. As curvas de resposta da

condutância estomática foram ajustadas segundo um modelo mecanístico adaptado de GATES (1980) em função da radiação fotossinteticamente ativa e do potencial da água na folha.

As leituras foram efetuadas até a emissão da inflorescência masculina (pendão) das plantas sem deficiência hídrica.

Resultados e discussão

Os resultados de condutância estomática relacionada ao potencial da água na folha, no período de 15 a 18 de dezembro de 1995 (Figura 1), são coerentes com resultados já citados na literatura (COWAN, 1977; CORNIC *et al.*, 1987; TURNER, 1991; KRAMER & BOYER, 1995; MELKONIAN & WOLFE, 1995). A condutância estomática diminui à medida que o potencial da água na folha se torna menor. Esta foi a resposta geral, encontrada no conjunto de todas as plantas medidas nos três dias, para ambos os tratamentos. Pode-se observar que, abaixo de um Ψ_f em torno de $-1,5\text{MPa}$, parece ter ocorrido fechamento dos estômatos, caracterizado pelas baixas condutâncias estomáticas encontradas, predominantemente no tratamento I_0 . BERGONCI (1997) também observou, para o mesmo híbrido e local, um Ψ_f mínimo (entre $-1,2$ e $-1,5\text{MPa}$) que poderia ser utilizado como indi-

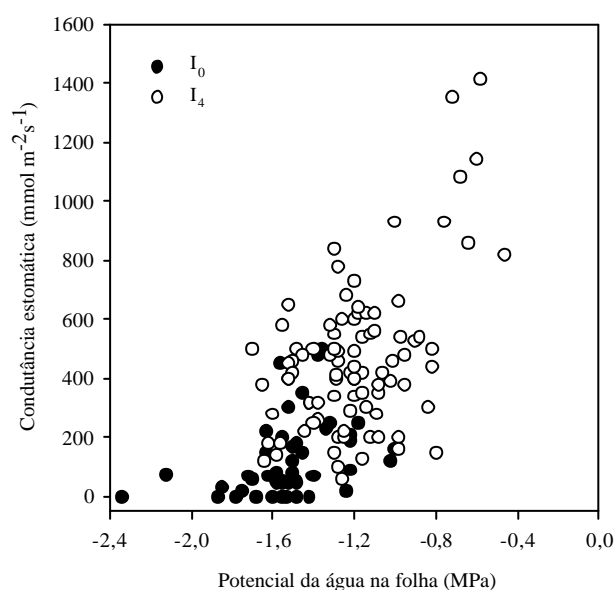


Figura 1. Condutância estomática relacionada ao potencial da água na folha, em milho não irrigado (I_0) e irrigado (I_4). Eldorado do Sul, RS, dezembro de 1995.

cador de déficit hídrico, abaixo do qual os estômatos se mantém praticamente fechados. Entre $-1,5\text{MPa}$ e $-0,8\text{MPa}$, a resposta foi bastante variada, demonstrando ser altamente influenciada por outros fatores do meio. Acima de $-0,8\text{MPa}$, a condutância estomática foi alta, quando outros fatores como radiação solar e temperatura do ar não se mostravam limitantes.

As respostas de condutância estomática ao Ψ_f parecem ter sido fortemente afetadas por outros fatores, que levaram à variabilidade, o que demonstra a fragilidade da relação de curto prazo da condutância estomática com o Ψ_f . Sabe-se que os estômatos respondem tanto a variações de longo prazo no Ψ_p , as quais são diretamente dependentes de variações no potencial matricial da água no solo (Ψ_m), como às variações de curto prazo no Ψ_p , decorrentes da demanda evaporativa da atmosfera e do fluxo transpiratório (COWAN, 1977; CORNIC *et al.*, 1987; ROSA *et al.*, 1991). Na Figura 1 observa-se, facilmente, a separação da resposta de longo prazo da condutância estomática ao Ψ_m , quando se compara as condutâncias estomáticas encontradas em plantas dos tratamentos I_0 e I_4 . A condutância estomática foi menor em plantas com menor disponibilidade hídrica no solo, independentemente da demanda atmosférica, tal como encontrado por BATES & HALL (1981) para feijão miúdo e PETERSEN *et al.* (1992) para algodoeiro. Os Ψ_f medidos em I_0 ficaram em torno de $-1,2$ a -2MPa , para os quais não ocorre, praticamente, abertura estomática. Já para as plantas mantidas em capacidade de campo (I_4), é possível observar que o Ψ_f varia bastante, de $-1,6\text{MPa}$ até $-0,4\text{MPa}$ e, assim como ele, a condutância estomática é bastante variável para os mesmos valores de Ψ_f . A grande variabilidade encontrada na resposta estomática em I_4 , especialmente entre $-1,5$ e $-0,8\text{MPa}$, pode ser atribuída à interação da condutância estomática com outros fatores externos.

TENHUNEN *et al.* (1980) estudaram a condutância estomática, Ψ_f e transpiração em *Arbutus unedo* ao longo do dia e observaram um intenso fechamento estomático ao meio-dia associado a elevados valores de temperatura e déficit de saturação do ar. Esse tipo de resposta a condições de elevada demanda evaporativa, associado às variações no fluxo de RFA incidente pela presença de nuvens no ciclo de um dia, pode ter aumentado a variabilidade da resposta da condutância estomática ao Ψ_f no período de 15 a 18 de dezembro de 1995.

As respostas de longo prazo, influenciadas primordialmente pela condição hídrica do solo,

são mais consistentes por serem menos afetadas por outros fatores, em comparação às respostas de curto prazo. Diversos autores citam a resposta da condutância estomática ao Ψ_m como a mais consistente, uma vez que o secamento progressivo do solo leva ao fechamento progressivo dos estômatos (BATES & HALL, 1981; OSONUBI, 1985; GOLLAN et al., 1986; INOUE et al., 1989; ROSA et al., 1991; TURNER, 1991; JONES & CORLETT, 1992; MELKONIAN & WOLFE, 1995; BERGONCI, 1997).

A Figura 2 mostra a relação entre condutância estomática e RFA nas condições de campo, durante a estiagem de dezembro de 1995. Para plantas irrigadas (I_4) é possível observar aumento da abertura estomática com o aumento da RFA. As plantas sem irrigação, no entanto, se mostraram praticamente indiferentes ao aumento da RFA, mantendo baixa condutância estomática, em torno de $100 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Possivelmente, essa resposta de indiferença em plantas não irrigadas ocorreu porque, com o aumento da radiação solar incidente e, conseqüentemente, da demanda evaporativa da atmosfera, não houve praticamente abertura dos estômatos para evitar maiores perdas de água por transpiração, evidenciando o caráter conservador das plantas. Desta

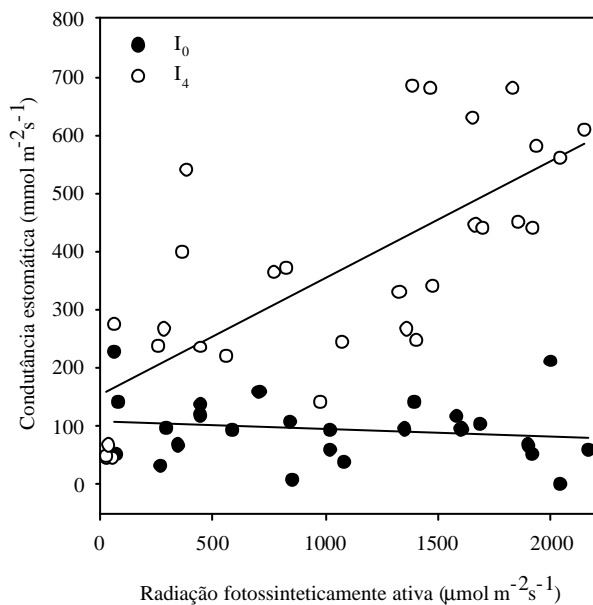


Figura 2. Condutância estomática em função da radiação solar fotossinteticamente ativa nos dias 15, 16 e 18 de dezembro de 1995, em milho não irrigado (I_0) e irrigado (I_4). Eldorado do Sul, RS.

forma, a manutenção dos estômatos fechados (máximo de $200 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) em I_0 , mesmo com aumento da RFA, foi uma resposta mais afetada pelas condições hídricas do solo. Em I_4 , com adequado suprimento de água, observa-se a tendência de aumento na condutância estomática com aumento da RFA, mas com grandes variações na resposta, as quais também devem ter sido resultantes de interações com elementos micrometeorológicos.

As flutuações das condições meteorológicas, como da velocidade do vento, nebulosidade parcial (poucas nuvens), entre outras, também afetaram a condutância estomática já que, para mesmos níveis de RFA, encontraram-se diferentes condutâncias.

KNAPP & SMITH (1990) analisaram as respostas de várias espécies às variações na radiação solar incidente decorrentes da presença de nuvens, em situação de campo. O rápido fechamento estomático em resposta ao sombreamento foi considerado uma eficaz maneira de recuperar ou manter a condição hídrica de plantas com alta taxa fotossintética e transpiração, especialmente quando estas estavam submetidas à deficiência hídrica. Essa característica pode ter interferido na resposta da condutância do milho à RFA com diferentes Ψ_f e nebulosidade ocasional.

Os valores de condutância estomática obtidos, nas plantas conduzidas em casa de vegetação (Figura 3) podem ser considerados baixos em comparação com valores típicos de condutância para milho. Dois fatores podem ter influenciado esses valores: o primeiro é o fato das medições terem sido realizadas apenas na superfície abaxial da folha; em segundo lugar, e talvez o mais importante, é o fato do experimento ter sido conduzido fora da melhor condição para o desenvolvimento do milho.

O padrão de resposta da condutância estomática à variação da RFA apresentou três etapas. Na primeira, com fluxos de radiação entre 0 e $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, há uma resposta linear positiva, onde a inclinação da curva indicaria a velocidade de abertura dos estômatos. Na segunda etapa, entre 300 e $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, inicia-se o processo de saturação em que a abertura estomática já não é mais linearmente relacionada a aumentos no fluxo de radiação. A terceira etapa indica a foto-saturação da resposta, em que aumentos da RFA não mais causam aumentos significativos na condutância estomática, quando os estômatos atingem sua máxima abertura.

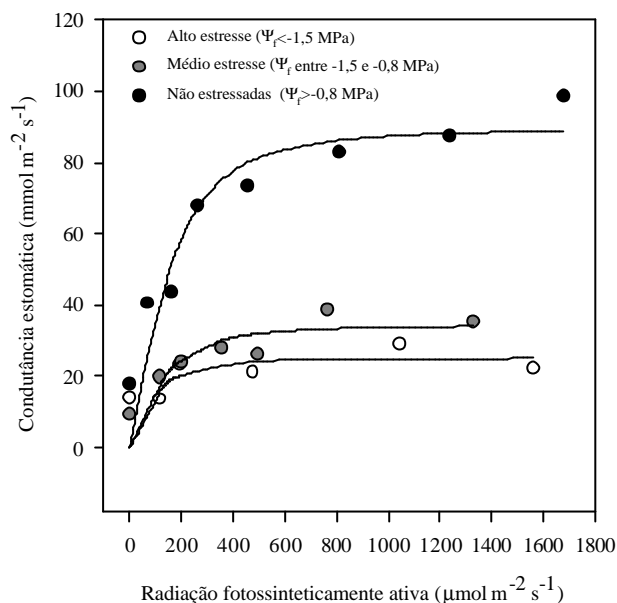


Figura 3. Condutância estomática em função da radiação solar fotossinteticamente ativa em milho, em três condições hídricas, em casa de vegetação (a curva superior representa o modelo adaptado de GATES, 1980). Porto Alegre, RS, 1996.

Este padrão de distribuição é similar ao encontrado por vários outros autores, no que se refere à variação da condutância estomática com o aumento da RFA (COWAN, 1977; WONG *et al.*, 1979; KAUFMANN, 1982; FARQUHAR & WONG, 1984; CORNIC *et al.*, 1987; GORTON, 1990; BERGAMASCHI *et al.*, 1991).

Dividiram-se as plantas em três níveis de estresse (por déficit hídrico) de acordo com o Ψ_p , admitindo-se que aquelas com Ψ_f abaixo de $-1,5$ MPa estavam em alto estresse, entre $-0,8$ e $-1,5$ MPa as plantas estavam em médio estresse e plantas com Ψ_f acima de $-0,8$ MPa não foram consideradas estressadas. É possível verificar que o padrão de resposta à radiação é alterado pela disponibilidade hídrica a que as plantas estão expostas, representada pelos níveis de estresse, ou seja, há uma resposta diferencial de plantas submetidas aos mesmos níveis de radiação incidente, mas em diferentes condições hídricas (Figura 3).

Plantas em déficit hídrico mantêm uma menor abertura na etapa de foto-saturação, ocasionando menores valores de condutância estomática. Esta redução na condutância máxima mostra-se dependente do nível de déficit hídrico enfrentado pela planta, de tal forma que aquelas livres de estresse

mantiveram altas condutâncias estomáticas, plantas em médio estresse tiveram médias condutâncias estomáticas e, em alto estresse, os estômatos permaneceram fechados (condutância estomática de, aproximadamente, $20 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

O déficit hídrico parece ter provocado, ainda, uma redução na velocidade de abertura estomática das plantas estressadas em relação às não estressadas, que pode ser observada pela diferença de inclinação na primeira etapa das curvas de resposta a diferentes condições hídricas. Possivelmente, uma forma de reduzir as perdas de água através da transpiração seria reduzindo a velocidade de abertura dos estômatos e mantendo-os menos abertos. As plantas estressadas apresentaram uma resposta mais lenta ao aumento da radiação incidente e valores de condutância estomática de, aproximadamente, um quinto dos encontrados em plantas não estressadas.

Desta forma, a variação da condutância em resposta à RFA incidente segue um padrão similar em plantas estressadas e não estressadas. Ψ_f vai determinar a magnitude da abertura estomática, considerando-se os outros fatores controlados.

No caso do experimento em casa de vegetação, com escolha de dias sem nuvens para realizar as medições foi possível demonstrar a influência do déficit hídrico sobre a resposta estomática à RFA. Contudo, é necessário salientar que, mesmo nestas condições, houve grande oscilação nas respostas individuais de condutância estomática à RFA.

Conclusões

- Plantas de milho sob déficit hídrico apresentam padrão de resposta conservador em relação à água, reduzindo a condutância estomática por fechamento dos estômatos. A resposta estomática ao potencial da água no solo é mais consistente do que a resposta ao potencial da água na folha.
- O padrão de resposta da condutância estomática do milho à radiação fotossinteticamente ativa é afetado pela deficiência hídrica. Sob déficit hídrico ocorre redução da condutância máxima, bem como da velocidade de abertura dos estômatos.

Referências bibliográficas

- BATES, L.M., HALL, A.E. Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk

- leaf water status. **Oecologia**, Berlin, v. 50, p. 62-65, 1981.
- BERGAMASCHI, H., VIEIRA, H.J., ANGELOCCI, L.R. et al. Efeito de variáveis micrometeorológicas e disponibilidade hídrica no solo sobre resistência estomática à difusão gasosa em feijoeiro. **Turrialba**, San Jose, v. 41, n. 4, p. 445-451, 1991.
- BERGONCI, J. I. **Avaliação de indicadores de déficit hídrico em milho**. Porto Alegre : UFRGS, 1997. 111 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1997.
- CHAVES, M.M. Effects of water deficit on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, n. 234, p. 1-16, 1991.
- COMISSÃO DE FERTILIDADE DO SOLO - RS/SC. **Recomendações de adubação e calagem para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. 2. ed., Passo Fundo : SBSC/EMBRAPA, 1989. 128 p.
- COOMBS, J., HALL, D.O., LONG, S.P. et al. **Techniques in bioproductivity and photosynthesis**. 2. ed., Nova York : Pergamon Press, 1986. 298 p.
- CORNIC, G., PAPGEORGIOU, I., LOUASON, G. Effect of a rapid and a slow drought cycle followed by rehydration on stomatal and non-stomatal components of leaf photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* L. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 126, p. 309-318, 1987.
- COWAN, I.R. Stomatal behavior and environment. **Advances in Botanical Research**, New York, v. 4, n. 15, p. 117-228, 1977.
- FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Lancaster, v. 33, p. 317-345, 1982.
- FARQUHAR, G.D., WONG, S.C. An empirical model of stomatal conductance. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 11, n. 3, p. 191-210, 1984.
- FERREIRA, L.G.R. **Fisiologia vegetal: Relações Hídricas**. Fortaleza : EUFC, 1992. 138 p.
- GATES, D. M. **Biophysical ecology**. New York : Springer-Verlag, 1980. 611 p.
- GOLLAN, T., PASSIOURA, J.B., MUNNS, R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 13, n. 1, p. 459-464, 1986.
- GORTON, H.L. Stomates and pulvini: a comparison of two rhythmic, turgor-mediated movement systems. In: SATTER, R.L., GORTON, H.L., VOGELMANN, T.C. (Eds.). **The pulvinus: motor organ for leaf movement**. Maryland : American Society of Plant Physiologists, 1990. p. 223-237.
- HALE, G., ORCUTT, D.M. **The physiology of plants under stress**. Nova York : J. Wiley, 1987. 206 p. Cap 2: Drought stress. p. 5-23.
- INOUE, Y., JACKSON, R.D., PINTER Jr., P.J. et al. Influences of extractable soil water and vapor pressure deficit on transpiration and stomatal resistance in differentially irrigated wheat. **Japanese Journal of Crop Science**, Isukuba, v. 58, n. 3, p. 430-437, 1989.
- JONES, H.G., CORLETT, J.E. Current topics in drought physiology. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 119, p. 291-296, 1992.
- JONES, H.G., JONES, M.B. Cap 1: Introduction: Some terminology and common mechanisms. In: JONES, H.G., FLOWERS, T.J., JONES, M.B. **Plants under stress**. Cambridge : Cambridge University, 1989. p. 1-10.
- KAUFMANN, M.R. Evaluation of season, temperature, and water stress effects on stomata using a leaf conductance model. **Plant physiology**, Stillwater, v. 69, p. 1023-1026, 1982.
- KNAPP, A.K., SMITH, W.K. Stomatal and photosynthetic responses to variable sunlight. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 78, p. 160-165, 1990.
- KRAMER, P.J. **Water relations of plants**. London : Academic Press, 1982. 489 p.
- KRAMER, P.J., BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. San Diego : Academic Press, 1995. 495 p.
- MELKONIAN, J., WOLFE, D.W. Relative sensitivity of leaf elongation and stomatal conductance of cucumber plants to changes in leaf and soil water potentials. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 75, n. 4, oct. 1995.
- OSONUBI, O. **Responses of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) to progressive soil drought**. **Oecologia**, Berlin, v. 66, p. 554-557, 1985.
- PETERSEN, K.L., FUCHS, M., MORESHET, S. et al. Computing transpiration of sunlit and shaded cotton foliage under variable water stress. **Agronomy Journal**, Madison, v. 84, n. 1, p. 91-97, 1992.
- ROSA, L.M., DILLENBURG, L.R., FORSETH, I.N. Responses of soybean leaf angle, photosynthesis and stomatal conductance to leaf and soil water potential. **Annals of Botany**, London, v. 67, p. 51-58, 1991.
- SHALHEVET, J. Cap 7: Plants under salt and water stress. In: FOWDEN, L., MANSFIELD, T., STODDART, J. **Plant adaptation to environmental stress**. London : Chapman & Hall, 1993. p. 133-154.
- TENHUNEN, J.D., LANGE, O.L., BRAUN, M. et al. Midday stomatal closure in *arbutus unedo* leaves in

- a natural macchia and under simulated habitat conditions in an environmental chamber. **Oecology**, Berlin, v. 47, p. 365-367, 1980.
- THOMAS, FUKAY, S., HAMMER, G.L. Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in Southeast Queensland. II Root growth and soil water extraction pattern. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 46, p. 17-33, 1995.
- THOMAS, FUKAY, S. Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in Southeast Queensland. III Water use efficiency, transpiration efficiency and soil evaporation. **Australian Journal of Agricultural Research**, Collingwood, v. 46, p. 35-48, 1995.
- TURNER, L.B. The effect of water stress on the vegetative growth of white clover (*Trifolium repens* L.): comparison of long-term water deficit and a short-term developing water stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, n. 236, p. 311-316, 1991.
- WONG, S.C., COWAN, I.R., FARQUHAR, G.D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, London, v. 282, p. 424-426, 1979.

