

ISSN 0104-1347

Comportamento do potencial da água na folha e da condutância estomática do milho em função da fração de água disponível no solo

Leaf water potential and stomatal conductance of maize as a function of the available soil water fraction

João Ito Bergonci¹ e Pedro Gabert Pereira²

Resumo - O objetivo do trabalho foi avaliar o comportamento estomático do milho frente a uma gradual restrição hídrica no solo. O experimento foi realizado em casa de vegetação, onde, num dos tratamentos, o solo foi mantido próximo à capacidade de campo e, no outro, a irrigação foi suspensa e as medições efetuadas por um período de 9 dias. Um terceiro tratamento consistiu em reirrigar as plantas após um período de 5, 6, 7 e 8 dias de estresse. Foram realizadas medições porométricas de condutância estomática e transpiração, bem como do potencial da água na folha. Além disso, foi determinada a umidade volumétrica e fração de água disponível no solo para as plantas durante o experimento. O potencial da água na folha iniciou sua diminuição quando a umidade volumétrica do solo atingiu 9%, que corresponde a 38% da sua umidade volumétrica máxima, e a uma fração de água disponível no solo de 0,6. Da mesma forma a condutância estomática diminuiu acentuadamente a partir de um potencial da água na folha de $-1,3$ MPa e fração de água disponível de 0,6. Em plantas reidratadas, o potencial da água na folha retornou aos valores das plantas cultivadas em solo próximo à capacidade de campo após 24 horas. Contudo, a condutância estomática somente recuperou-se após três dias da reidratação.

Palavras-chave: Irrigação, transpiração, absorção.

Abstract - The objective of this work was to evaluate the stomatal response to a gradual soil water stress in maize. The experiment was carried out in a greenhouse. In one of the treatments, the soil was maintained near the field capacity and, in the other treatment, the irrigation was suspended during 9 days. A third treatment consisted of rehydrating the soil after 5, 6, 7 and 8 days of stress. Porometrics measurements of stomatal conductance and transpiration, and leaf water potential, were performed. The volumetric water content and the available plant soil water during the experiment were, also, determined. The water potential in the leaf started to decrease when the volumetric water content reached 9%, which corresponds to 38% of the maximum soil water content and an available soil water of 0.6. Stomatal conductance strongly decreased when leaf water potential was lower than -1.3 MPa and available soil water fraction was lower than 0.6. In rehydrated plants the leaf water potential returned to the values of the plants growing on the soil at field capacity after 24 hours but the stomatal conductance recovered only 3 days after the rehydration.

Key words: Transpiration, irrigation, absorption.

Introdução

As plantas ao absorverem CO_2 , inevitavelmente perdem água através das folhas. Tal

perda de água ocorre principalmente através dos estômatos, os quais apresentam mecanismos para controlar o grau de abertura de seus poros. O déficit de água é relativo, isto é, o potencial da água na folha

¹Biólogo, Dr. Prof. Adjunto, Departamento de Botânica da UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS. E-mail: joao.bergonci@ufrgs.br.

²Eng. Agr. MS, Universidade de Ijuí, Ijuí, RS. E-mail: pedrogp@zipmail.com.br.

que induz o fechamento estomático em uma determinada espécie pode ter apenas pequeno efeito em outra. O controle estomático da condutância foliar é um mecanismo importante, através do qual as plantas limitam suas perdas de água, sendo freqüentemente utilizado como indicador de déficit hídrico (Mc DERMIT, 1990). O milho é uma cultura de fundamental importância sócio-econômica, tanto por ser utilizada na alimentação humana, quanto na fabricação de ração animal. Assim, torna-se importante conhecer seus mecanismos fisiológicos frente à limitação de água, uma vez que, a deficiência hídrica é o estresse ambiental que afeta esta cultura com maior freqüência no estado do Rio Grande do Sul.

O decréscimo na disponibilidade de água no solo ocasiona queda no potencial da água na folha, diminuindo a turgidez celular, a condutância estomática (SHALHEVET, 1993) e a transpiração (RAY & SINCLAIR, 1997).

A redução na taxa de assimilação de CO_2 durante o déficit hídrico é atribuída em grande parte à diminuição da abertura estomática em resposta à redução da disponibilidade de água no solo (ROSA et al., 1991). CHAVES (1991), observou que, dependendo da espécie e da intensidade da desidratação, a assimilação de carbono pode diminuir a valores próximos de zero.

O fechamento estomático pode ocorrer dentro de uma larga faixa de potencial da água na folha dependendo da espécie (JONES, 1992). Por outro lado, o mesmo autor mostra que em plantas sem restrição hídrica, a condutância estomática pode aumentar com a diminuição do potencial da água na folha, resultante de uma maior taxa de transpiração à medida que a abertura estomática aumenta. Diversos estudos realizados em condições controladas e em condições de campo, sugerem que o ácido abscísico (ABA) produzido na raiz pode desempenhar papel importante no controle da condutância estomática e que a resposta dos estômatos ao ABA depende do estado hídrico da planta (TARDIEU et al., 1991 e 1993; DAVIES & ZANG, 1991; TARDIEU & DAVIES, 1992).

O déficit hídrico pode reduzir a fotossíntese da planta pela redução na área foliar, fechamento estomático e decréscimos na eficiência dos processos de fixação de carbono, sendo que a redução na taxa fotossintética por unidade de área em plantas submetidas a estresse hídrico é atribuída, principal-

mente, ao fechamento estomático (KRAMER & BOYER, 1995). SADRAS & MILROY (1996) em revisão feita sobre a expansão foliar e trocas gasosas citam que o limiar de fração de água disponível para a planta, conceituada pelos autores como a quantidade de água existente no solo a partir da qual a condutância diminui comparada com um valor de referência (fração de água disponível igual a um), varia para diferentes espécies. Além disso, os autores também mostram que o limiar de fração de água disponível para as plantas é maior para o potencial da água na folha e expansão foliar do que para a condutância estomática e trocas gasosas, e que há variação intraespecífica dependendo das condições experimentais como o tipo de solo e demanda evaporativa principalmente.

Em duas espécies de plantas tipo C_4 , MAROCO et al. (2000) atribuíram a menor taxa de fotossíntese em plantas submetidas a déficit hídrico moderado à menor condutância estomática, a qual limita o suprimento de CO_2 e não à capacidade fotossintética (medida com saturação de luz e CO_2). Em plantas de oliveira, GIORIO et al. (1999) observaram correlação entre a condutância estomática e o potencial da água na folha e a umidade volumétrica do solo. Da mesma forma HIRASAWA & HSIAO (1999) observaram acentuada redução da condutância estomática em milho submetido a déficit hídrico, a campo, quando comparado com o tratamento onde não havia restrição hídrica, principalmente após o meio-dia. O fechamento dos estômatos objetiva minimizar a perda de água, atuando como um mecanismo de defesa ao dessecação, contudo, simultaneamente limita a assimilação de CO_2 (FARQUHAR & SHARKEY, 1982).

Objetivou-se no presente trabalho estudar de que modo ocorre a variação do potencial da água nas plantas e da condutância estomática frente à uma progressiva restrição de água no solo, em milho, em casa de vegetação; bem como identificar a partir de que potencial da água na folha e fração de água disponível no solo a condutância foliar começa a diminuir e posteriormente tornar-se nula.

Material e métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, entre os dias 8 de outubro e 27 de novembro de 1999. Foram semeadas 4

sementes de milho híbrido Pioneer 3063 em vasos de 10 litros contendo solo do tipo argissolo vermelho, proveniente da Estação Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. No dia 20 de outubro de 1999 foi feito o desbaste, mantendo-se duas plantas em cada vaso, sendo a superfície do solo coberta com papel alumínio para evitar a evaporação. A adubação de base constou de 40, 160 e 160 kg ha⁻¹ de N, P₂O₅ e K₂O, respectivamente, da fórmula 05-20-20. Posteriormente, foram feitas duas aplicações em cobertura de 60 kg ha⁻¹ de N sob a forma de uréia, nos dias 27 de outubro e 5 de novembro.

Os tratamentos aplicados foram irrigado até a capacidade de campo e sem irrigação com três repetições. Até os 35 dias após a emergência as plantas foram mantidas em solo irrigado próximo à capacidade de campo. No tratamento sem irrigação, a mesma foi suspensa aos 35 dias após a emergência, quando se iniciaram as medições. A partir do quinto dia da suspensão da rega, os vasos eram reidratados para a condição de capacidade de campo. Após as medições, que foram efetuadas às 9 horas, era reposta a água perdida pelas plantas cultivadas em solo com umidade próxima à capacidade de campo, determinada através da pesagem dos vasos.

A condutância e a transpiração foliar foram medidas com porômetro de "estado estacionário" da marca LI-COR (modelo 1600M) em ambas as faces foliares com três repetições. A condutância foliar total foi obtida através do somatório da condutância das duas faces foliares, sendo feita a média das três repetições. A transpiração também foi determinada gravimetricamente por diferença de peso dos vasos, os quais foram pesados diariamente após as medições de condutância, potencial da água na folha e umidade volumétrica do solo.

O potencial da água na folha foi medido por meio de uma câmara de pressão do tipo Schollander (Soil Moisture Inc.), na mesma folha em que foi medida a condutância, de acordo com metodologia descrita por BOYER (1967). O teor de umidade do solo foi medido com a metodologia TDR (Equipamento da Soil Moisture Inc.) entre 0 e 15 cm de profundidade imediatamente após as medições efetuadas nas plantas.

Com base no conceito de fração de água disponível para a planta (FADP) proposto por RITCHIE (1981), a mesma foi calculada diariamente para cada pote de acordo com a equação:

$$FADP = \frac{\text{Massa do pote no dia} - \text{Massa do pote com transpiração zero}}{\text{Massa do pote na CC} - \text{Massa do pote com transpiração zero}}$$

A transpiração relativa (TR) foi calculada através da relação:

$$TR = \frac{\text{Transpiração do vaso amostrado}}{\text{Transpiração do vaso na CC}}$$

As medições foram feitas até o momento em que a taxa de transpiração, obtida pelo porômetro e por diferença de peso do vaso, fosse nula.

Resultados e discussão

Na Figura 1 está representado o comportamento da umidade volumétrica e da fração de água disponível no solo para as plantas (FADP) após a suspensão da irrigação. Os menores valores da umidade volumétrica no solo submetido à capacidade de campo, com relação à primeira medição, deve-se ao fato de que as medições foram feitas 24 horas após a aplicação da água, sendo tal abaixamento causado pela transpiração ocorrida durante o período de 24 horas anterior à determinação. A umidade volumétrica do solo não irrigado diminuiu rapidamente, atingindo redução de aproximadamente 57% já no terceiro dia. Da mesma forma, a FADP diminuiu rapidamente, acompanhando a umidade volumétrica do solo alcan-

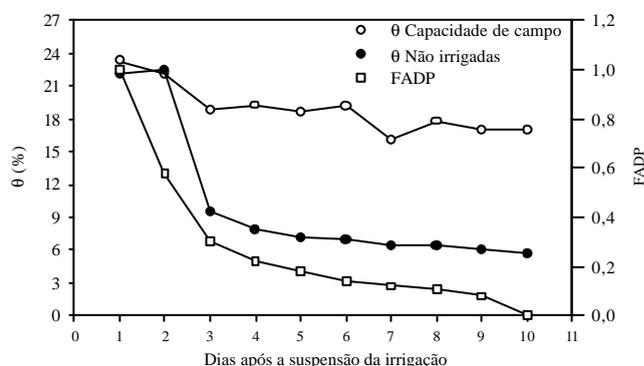


Figura 1. Umidade volumétrica (θ) e fração da água disponível para as plantas (FADP) em solo com irrigação suspensa e mantido na capacidade de campo, em casa de vegetação. Porto alegre, RS.

quando redução de cerca de 70% no terceiro dia. A acentuada redução do conteúdo volumétrico de água e FADP a partir do terceiro dia indica que as plantas, a partir deste momento, estariam sob déficit hídrico, o qual se acentuaria ao longo dos dias.

O potencial da água na folha se manteve elevado nos dois primeiros dias após a suspensão da irrigação quando a umidade volumétrica do solo era maior do que 9%, que corresponde a 38% da umidade volumétrica máxima e FADP de 0,6 (Figura 2). A partir de uma FADP entre 0,3 e 0,2 e umidade volumétrica de 8%, que corresponde a 35% do conteúdo de umidade volumétrica máximo do solo, (entre os dias 3 e 4 após a suspensão da irrigação), a queda do potencial da água na folha foi acentuada. Isto deve-se ao fato de que a medida que o solo seca, além da menor disponibilidade hídrica, a absorção de água é dificultada pela maior resistência ao fluxo de água tanto por parte do solo quanto por parte da raiz (TARDIEU et al., 1993, STEUDLE & PETERSON, 1998). Resultados semelhantes foram obtidos por TORRECILLAS et al. (1995), os quais observaram acentuada queda do potencial de base a partir de uma redução de 65% do conteúdo volumétrico máximo de água no solo.

O potencial da água na folha reflete, na verdade, o quanto de água está disponível no solo (Figura 1), sendo sua recuperação prontamente estabelecida

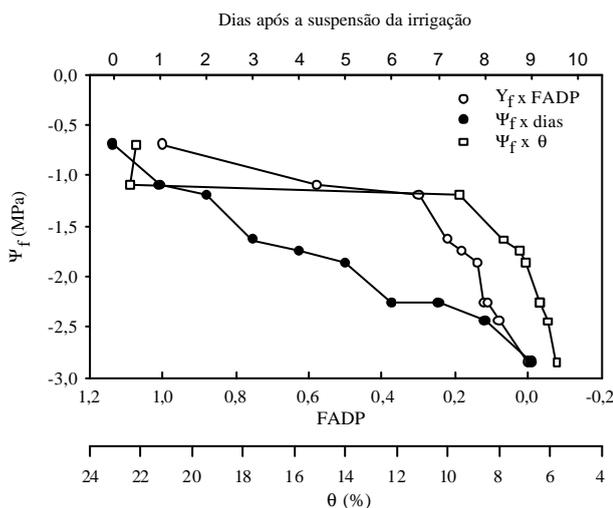


Figura 2. Potencial de água na folha (Ψ_f) em função da fração de água disponível no solo para as plantas (FADP), umidade volumétrica do solo (θ) e dias após a suspensão da irrigação em milho cultivado em casa de vegetação. Porto Alegre, RS..

quando água é adicionada como pode ser verificado na Figura 3. Embora as plantas tivessem sofrido déficit hídrico acentuado com potenciais foliares alcançando valores de -2,0 a -2,5 MPa, após serem reidratadas tiveram recuperação rápida e com potenciais próximos e até maiores do que as submetidas à capacidade de campo (Figura 3). A diferença ocorrida entre as reidratadas após 7 e 8 dias em relação às que permaneceram na capacidade de campo, deveu-se provavelmente à menor área foliar das primeiras (devido à senescência induzida pelo déficit), as quais consumiam menos água do que as segundas.

A condutância estomática em plantas irrigadas apresentou uma alta variabilidade ao longo dos dias (Figura 4), fato que pode ser explicado pela interação de fatores que atuam sobre os estômatos, como radiação, déficit de saturação de vapor e temperatura. Além disso, na Figura 4, também está representada a condutância de plantas reidratadas após cinco e seis dias sob déficit hídrico, onde se pode observar que a recuperação das mesmas ocorreu após três dias da reirrigação. TORRECILLAS et al. (1995), em experimento com tomateiro, observaram que a recuperação total somente ocorreu após seis dias em plantas que haviam atingido potencial da água na folha de -3,0 MPa. Isto parece indicar que o processo de abertura e fechamento estomático não é uma resposta passiva, podendo ser relacionada com hormônios como o ácido abscísico e citocinina (DAVIES & ZANG, 1991). Os baixos níveis de condutância foliar observados no nono dia (Figura

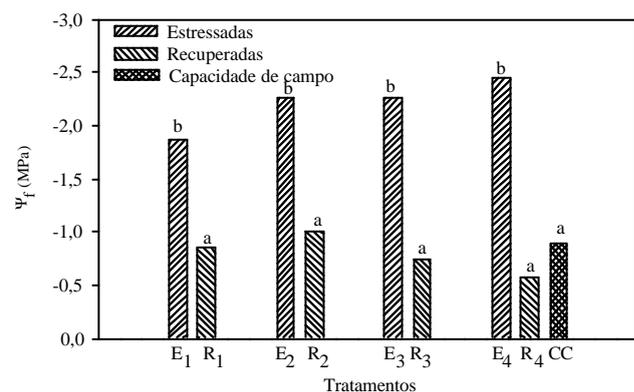


Figura 3. Potencial de água na folha (Ψ_f) em milho submetido à capacidade de campo (CC), estressadas por 5 dias (E_1), 6 dias (E_2), 7 dias (E_3) e 8 dias (E_4) e recuperadas após 5 dias (R_1), 6 dias (R_2), 7 dias (R_3) e 8 dias (R_4) em casa de vegetação. Porto Alegre, RS. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0,05$).

4), provavelmente foram causados pela baixa radiação fotossinteticamente ativa. Comportamento estomático semelhante, frente à radiação em milho, foi observado por BONO et al. (2001).

A relação entre a condutância foliar e o potencial da água na folha mostra que a partir de um potencial de aproximadamente $-1,3$ MPa a condutância diminui, tornando-se nula com potencial em torno de $-1,7$ a $-2,0$ MPa (Figura 5), que corresponde à uma umidade volumétrica do solo de 9 a 9,5% (Figura 1). Da mesma forma, a partir de uma FADP de 0,6 a condutância foliar diminui acentuadamente tornando-se nula com valor em torno de 0,2 (Figura 5). Com a mesma espécie, a campo, TURNER (1974) determinou que os estômatos fecham com potenciais da água na folha em torno de $-1,7$ MPa. Da mesma forma BERGONCI et al. (2000) observaram, a campo, ocorrência de fechamento estomático em milho com potencial da água na folha de $-2,0$ MPa. A redução da condutância estomática a níveis próximos de zero, pode ter sua origem na baixa condutância hidráulica dos tecidos condutores devido aos baixos potenciais da água no solo, diminuindo o fluxo de água até as folhas, com a conseqüente queda da turgidez das células estomáticas (SPERRY, 2000). Outra causa para este comportamento estomático, de acordo com BLATT (2000), seria a produção de ácido abscísico que promoveria o fechamento gradual dos estômatos, via regulação da entrada e saída do íon potássio, mediada pelo íon cálcio.

Através das Figuras 2 e 5, pode-se observar que o potencial da água na folha é mais sensível do

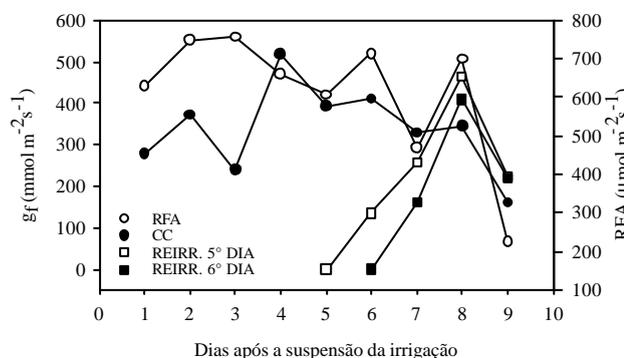


Figura 4 Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e condutância foliar (g_f) em milho submetido à capacidade de campo (CC) e reirrigado em casa de vegetação. Porto alegre, RS.

que a condutância foliar à diminuição da FADP, ou seja, o potencial da água na folha diminui mais rapidamente frente à fração de água disponível no solo para as plantas. Resultados semelhantes foram descritos em revisão efetuada por SADRAS & MILROY (1996).

Uma vez que a transpiração depende em grande parte da condutância foliar e esta diminui em função da FADP (Figura 5), da mesma forma, a transpiração relativa diminui com a restrição hídrica do solo (Figura 6), tornando-se praticamente nula com FADP da ordem de 0,2. Contudo, quando obtida gravimetricamente, a mesma apresenta valores ligeiramente superiores à determinada pelo porômetro, o que pode ser explicado pelo fato de que a medida gravimetricamente engloba um período de 24 horas, enquanto que a obtida com o porômetro é instantânea.

Conclusões

Plantas de milho, em casa de vegetação, severamente estressadas por déficit hídrico, recuperam o potencial da água na folha após 24 horas. Contudo, a condutância foliar somente se recupera plenamente três dias após a reirrigação. A condutância foliar relaciona-se diretamente com a fração de água disponível e potencial da água na folha, tornando-se nula com valores de aproximadamente 0,2 e $-1,7$ MPa, respectivamente. A condutância foliar é menos sensível à queda da fração de água disponível para a planta do que o potencial da água na folha.

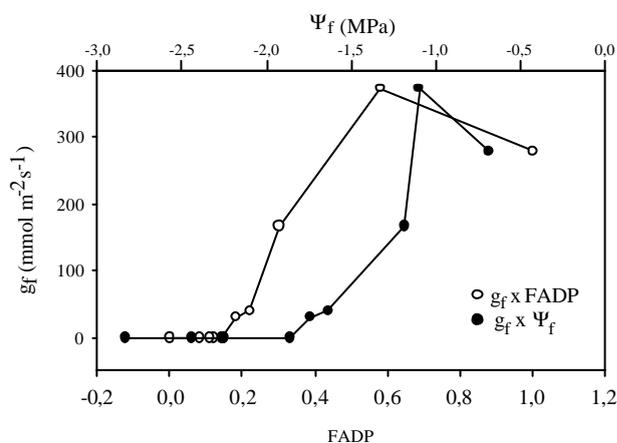


Figura 5. Condutância foliar em milho (g_f) em função da fração de água disponível (FADP) e potencial da água na folha (Ψ_f) em casa de vegetação. Porto Alegre, RS.

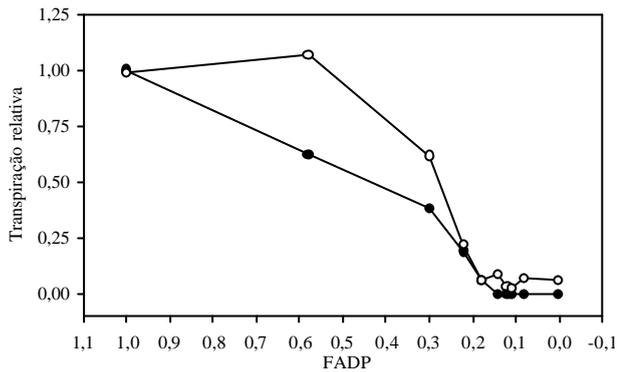


Figura 6. Transpiração relativa obtida com porômetro (o) e gravimetricamente (●) em função da fração de água disponível no solo para as plantas (FADP) em casa de vegetação. Porto alegre, RS.

Referências bibliográficas

- BERGONCI, J.I. et al. Condutância foliar como um indicador de déficit hídrico em milho. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 8, n. 1, p. 27-34, 2000.
- BLATT, M.R. Ca^{2+} signalling and control of guard-cell volume in stomatal movements. **Current opinion in plant biology**, Oxford, v. 3, n. 3, p. 196-204, 2000.
- BONNO, L. et al. Alterações no padrão de resposta à luz da condutância estomática do milho causadas pelo déficit hídrico. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v. 9, n. 1, p. 27-34, 2001.
- BOYER, J.S. Leaf water potential measured with a pressure chamber. **Plant Physiology** Rockville, v. 43, n. 1, p. 1056-10621, 1967.
- CHAVES, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, n. 234, p. 1-16, 1991.
- DAVIES, W.J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 42, p. 55-76, 1991.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 33, p. 317-345, 1982.
- GIORIO, P.; SORRENTINO, G.; d'ANDRIA, R. Stomatal behaviour, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 42, n. 2, p. 95-104, 1999.
- HIRASAWA, T.; HSIAO, T.C. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. **Field Crops Research**, Amsterdam v. 62, n. 1, p. 53-62, 1999.
- JONES, H.G. **Plant and Microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. 2. ed. Cambridge: University Press, Cambridge, 1992. 428 p.
- KRAMER, P.J.; BOYER, J.S. **Water relations of plants and soils**. San Diego: Academic Press, 1995. 495 p.
- MAROCO, J.P.; PEREIRA, J.S.; CHAVES, M.M. Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C_4 sahelian grasses subjected to water deficits. **Journal of Arid Environments**, New York, v. 45, n. 2, p. 119-137, 2000.
- Mc DERMIT, D.K. Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. **HortScience**, Alexandria, v. 25, n. 12, p. 1538-1548, 1990.
- RAY, J.D.; SINCLAIR, T.R. Stomatal closure of maize hybrids in response to drying soil. **Crop Science**, Madison, v. 37, p. 803-807, 1997.
- RITCHIE, J.E. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. **Plant Soil**, Ontario, v. 58, n. 1, p. 81-96, 1981.
- 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.
- SADRAS, V.O.; MILROY, S.P. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. **Field Crops Research**. Amsterdam v. 47, n. 2-3, p. 253-266, 1996.
- SHALHEVET, J. Plants under salt and water stress. In: FOWDEN, L.; MANSFIELD, T.; STODDART, J. **Plant adaptation to environmental stress**. London: Chapman & Hall, 1993. Cap. 7, p. 133-154.
- SPERRY, J.S. Hydraulic constraints on plant gas exchange. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 104, n. 1, p. 13-23, 2000.
- STEUDLE, E.; PETERSON, C.A. How does water get through roots? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 322, p. 775-788, 1998.
- TARDIEU, F.; DAVIES, W.J. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. **Plant Physiology**, Rockville, v. 98, n. 2, p. 540-545, 1992.
- TARDIEU, F. et al. Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA

concentration in the xylem sap. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 14, n. 1, p. 121-126, 1991.

TARDIEU, F.; ZHANG, J.; GOWING, D.J.G. Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status: a test of a model for droughted or ABA-fed field-grown maize. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 16, p. 413-420, 1993.

TORRECILLAS, A. et al. Water relations of two tomato species under water stress and recovery. **Plant Science**, Oxford, v. 105, n. 2, p. 169-176, 1995.

TURNER, N.C. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. **Plant Physiology**, Rockville, v. 53, n. 3, p. 360-365, 1974.