


BENEDITO GOMES DOS SANTOS FILHO

Este exemplar corresponde a Redação final  
da Tese defendida pelo candidato Benedito  
Gomes dos Santos Filho e aprovada pelo  
comitê julgador.



02/02/85

PARÂMETROS BIOFÍSICOS E FISIOLÓGICOS  
ASSOCIADOS À ECONOMIA DE ÁGUA EM PLANTAS DE  
CANA-DE-AÇÚCAR (SACCHARUM SPP)  
SUBMETIDAS À ESTRESSE HÍDRICO

CAMPINAS

1984

UNICAMP

UNIVERSIDADE FEDERAL

BENEDITO GOMES DOS SANTOS FILHO  
Professor Adjunto do Departamento  
de Botânica da  
Universidade Estadual de Pelotas

PARÂMETROS BIOFÍSICOS E FISIOLÓGICOS ASSOCIADOS À  
ECONOMIA DA ÁGUA EM PLANTAS DE  
CANA-DE-AÇÚCAR (Saccharum spp)  
SUBMETIDAS À ESTRESSE HÍDRICO

Tese apresentada ao Instituto  
de Biologia da Universidade Es  
tadual de Campinas, para a ob  
tenção do título de DOUTOR EM  
CIÊNCIAS.

Orientador: Prof. Dr. Hilton Silveira Pinto

CAMPINAS/SÃO PAULO

1984

À minha mãe e ao meu pai pelo carinho, dedicação  
e orientação para a vida

MINHA HOMENAGEM

Aos meus irmãos,  
minha sogra Dora,  
meu cunhado Leônidas e  
meu sobrinho Paulo Sérgio

DEDICO

À minha esposa, Dora Suely e  
aos meus filhos, Rodrigo e  
Rafael

OFEREÇO

## Agradecimentos

- Ao Prof. Hilton Silveria Pinto, pela orientação, apoio e amizade;
- Ao Prof. Antonio Celso Novaes de Magalhães. pela colaboração na parte metodológica, pelas sugestões, pelas revisões críticas deste trabalho e pela amizade;
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudo concedida;
- À Universidade Federal de Pelotas pelo incentivo e apoio financeiro durante a realização deste curso;
- Ao Eng<sup>o</sup> Agr<sup>o</sup> Algenor da Silva Gomes, chefe da UEPAE-Pelotas, pela amizade e apoio na parte de equipamento durante a execução deste trabalho;
- Ao Dr. Ângelo Paes de Camargo, pelo apoio na parte de equipamento durante a execução deste trabalho;
- Ao Prof. Ladaslav Sodek e ao Pesquisador-Científico Orivaldo Brunini, pela amizade, pela revisão crítica deste trabalho e pelas sugestões apresentadas;

- À Secretaria de Tecnologia Industrial - MIC, pelo apoio financeiro durante a execução deste trabalho;
- Ao Prof. e amigo Luiz Gonzaga Santoro pela conviência, apoio e incentivo durante a execução deste trabalho;
- Aos colegas do curso de pós-graduação, Enéas Gomes Filho, Beatriz Silveira Pinheiro, Maria Auxiliadora Feio Gomes, Izabel Cristina Leite e Luiz E. Motade Oliveira, pela amizade sincera que proporcionou bom relacionamento, que foi de grande valia para a execução deste trabalho;
- Aos colegas do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pelotas, pela amizade, apoio e facilidades oferecidas durante a realização do curso;
- Ao Instituto do Açúcar e do Alcool - PLANASUCAR-COSUL, pelo apoio logístico dado durante a execução deste trabalho;
- Um agradecimento especial à minha esposa, Dora Suely Barbosa dos Santos, companheira, amiga e solidária em todos os momentos.

## LISTA DE FIGURAS

Fig. nº	Título	pág.
1	A - Resistência difusiva estomática de folhas de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas (controle) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação.	53
	B - Taxa de transpiração de folhas de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não-estressadas (controle) por unidade de área foliar e na unidade de tempo em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação.	53
2	A - Resistência difusiva total da folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação.	56
	B - Taxa de transpiração da folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas, por unidade de área foliar e na unidade de tempo, em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação.	56
3	Potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação.	58

Fig. nº	Título	pág.
4	Radiação fotossinteticamente ativa medida na superfície superior da folha de plantas de <u>ca</u> <u>na-de-açúcar</u> durante o período de estudo.	59
5	Relação entre taxa de transpiração e potencial da água da folha de plantas de <u>cana-de-açúcar</u> quando submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.	61
6	Resistência difusiva estomática como uma <u>fun</u> <u>ção</u> do potencial da água da folha de plantas de <u>cana-de-açúcar</u> quando submetidas ao <u>estres</u> <u>se</u> hídrico com 10 meses de idade.	62
7	Relação entre taxa de transpiração e <u>resistên</u> <u>cia</u> difusiva estomática de plantas de <u>cana -</u> <u>de-açúcar</u> submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.	64
8	Variações da condutância estomática em função da taxa de transpiração de plantas de <u>cana -</u> <u>de-açúcar</u> submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.	65
9	Alterações horárias na temperatura do ar e na temperatura foliar de plantas de <u>cana-de- açú</u> <u>car</u> irrigadas normalmente e estressadas, <u>medi</u> <u>das</u> durante o período de estudo.	67

Fig. nº	Título	pág.
10	Diferenças horárias entre a temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar quando sob condições de irrigação e deficiência hídrica e temperatura do ar, medidas durante o período de estudo.	69
11	Temperatura do ar e temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico em relação ao tempo (em dias), após a suspensão da irrigação.	70
12	Interrelações entre a resistência difusiva estomática e taxa de transpiração com a variação da temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar, quando submetidas à deficiência hídrica com 10 meses de idade.	74
13	Interrelações entre o potencial da água da folha e condutância estomática com a variação da temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica com 10 meses de idade.	75
14	Potencial da água da folha, resistência difusiva total da folha e diferença entre temperatura foliar e temperatura do ar de plantas de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico, em função do tempo (em dias) após a suspensão da irrigação.	77



Fig. nº	Título	pág.
15	Alterações na taxa de transpiração da superfície superior e inferior da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar, quando submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação.	79
16	Alterações na resistência difusiva estomática da superfície superior e inferior da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar, quando submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação.	81
17	Alterações da taxa de transpiração da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação.	83
18	Alterações na resistência difusiva estomática total da folha de três variedades de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação.	84
19	Alterações no potencial da água da folha de plantas das três variedades de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação.	88

Fig. nº	Título	pág.
20	Variação da resistência difusiva estomática em função da variação do potencial da água da <u>fo</u> lha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.	90
21	Variação da taxa de transpiração em função da resistência difusiva estomática, nas <u>varieda</u> des CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.	91
22	Variação da taxa de transpiração em função do potencial da água da folha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.	93
23	Variação da condutância estomática em função da variação da taxa de transpiração, nas <u>varieda</u> des CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.	95
24	Variação do crescimento da planta e potencial da água da folha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, durante o período de secamento e posterior recuperação.	96

LISTA DE TABELAS

Tab. nº	Título	pág.
1	Temperatura foliar máxima medida com um termômetro de infravermelho BARNES INSTATHERM , Temperatura do ar máxima medida com um psicômetro tipo ASSMAN e Radiação Fotossinteticamente Ativa medida com um sensor quântico <u>a</u> coplado a um porômetro de equilíbrio dinâmico LI-COR, modelo 1600, no período das 11:00 às 13:00.	72
2	Condutância Estomática, Resistência Difusiva Estomática da superfície superior e inferior da folha e Resistência Total da Folha de plantas de cana-de-açúcar durante o estresse de umidade e recuperação.	86
3	Potencial da água da folha, Resistência Difusiva Total da Folha e Crescimento de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas e submetidas ao estresse de umidade e posterior recuperação.	98

## ÍNDICE

I - INTRODUÇÃO .....	1
II - REVISÃO DE LITERATURA .....	4
1. <u>Fisiologia das Plantas sob Condições de Deficiên</u> <u>cia Hídrica</u> .....	4
a) Potencial da Água da Folha, Potencial Osmóti co e de Turgescência .....	4
b) Ajustamento Osmótico .....	10
c) Crescimento e Expansão Celular .....	12
d) Atividade Estomática .....	15
e) Fotossíntese e Respiração .....	19
f) Transpiração .....	24
g) Recuperação após o Estresse Hídrico .....	26
h) Temperatura Foliar .....	30
2. <u>Efeito da Deficiência Hídrica em Cana-de-Açúcar</u> .....	38
III - MATERIAIS E MÉTODOS .....	44
1. <u>Material Vegetal Utilizado</u> .....	44
2. <u>Experimentos em Casa-de-Vegetação</u> .....	44
2.1. Experimento 1 .....	44
A) Avaliação do Potencial da Água da Folha .....	46
B) Comportamento Estomático .....	46
C) Temperatura Foliar .....	48
2.2. Experimento 2 .....	49
	.../.

A) Parâmetros Avaliados .....	50
B) Análise Estatística .....	51
IV - RESULTADOS .....	52
1. <u>Experimento 1</u> .....	52
1.1. Resistência Difusiva Estomática e Taxa de Transpiração .....	52
1.2. Potencial da Água da Folha .....	57
1.3. Radiação Fotossinteticamente Ativa .....	57
1.4. Variação da Taxa de Transpiração com a Va riação do Potencial da Água da Folha .....	60
1.5. Alterações da Resistência Estomática à Di fusão de Vapor D'água com a Variação do Potencial da Água da Folha .....	60
1.6. Variação da Taxa de Transpiração com a Re sistência Estomática à Difusão de Vapor D'água .....	63
1.7. Variações da Condutância Estomática com a Taxa de Transpiração .....	63
1.8. Temperatura Foliar e Temperatura do Ar ...	66
1.9. Diferença entre a Temperatura Foliar e a Temperatura do Ar .....	68
1.10. Determinações da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água e Taxa de Transpi ração Associadas à Variação da Temperatura Foliar .....	73

.../.

1.11. Alterações do Potencial da Água da Folha e Condutância Estomática com a Variação da Temperatura Foliar .....	73
1.12. Relações entre Potencial de Água da Folha, Resistência Difusiva Total da Folha e Diferença entre Temperatura Foliar e do Ar .....	76
2. <u>Experimento 2</u> .....	78
2.1. Taxa de Transpiração .....	78
2.2. Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água .....	79
2.3. Potencial da Água da Folha .....	87
2.4. Variação da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água com a Variação do Potencial da Água da Folha .....	89
2.5. Alteração da Taxa de Transpiração com a Variação da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água .....	89
2.6. Correlação da Taxa de Transpiração com o Potencial da Água da Folha .....	92
2.7. Variação da Condutância Estomática com a Alteração da Taxa de Transpiração .....	94
2.8. Relação entre Crescimento da Planta e o Potencial da Água da Folha .....	94
V. DISCUSSÃO .....	100
VI - CONCLUSÕES .....	126
	.../.

VII - RESUMO .....	129
VIII - SUMMARY .....	132
IX - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	134

## I - INTRODUÇÃO

A partir do recrudescimento da crise energética no mundo, ocorrida a partir de 1973, o problema da redução da dependência de energia derivada do petróleo tornou-se mais urgente. O álcool é um dos importantes substitutos do petróleo e a cana-de-açúcar é considerada como uma planta eficiente na habilidade de conversão de energia solar em energia da biomassa (HUMBERT, 1980).

Assim, a importância da cana-de-açúcar em nosso país tem se acentuado, por ser o álcool etílico a fonte energética alternativa que melhores condições oferece, a curto prazo, na economia de divisas proporcionada pela diminuição da importação de petróleo.

Atualmente, a cana-de-açúcar é cultivada em mais de 58 países e territórios, localizados entre os paralelos 35°N e 35°S. Apesar de sua grande adaptabilidade às diferentes condições climáticas, a planta encontra melhores condições para o crescimento e produção quando ocorre um período quente e úmido, com alta radiação solar durante a fase vegetativa, seguido de período seco ensolarado e frio, durante a fase de maturação.

Na maioria das regiões brasileiras a produção agrícola é primariamente limitada por uma distribuição irregular de chuvas. De grande importância, então, é o desenvolvimento de estudos que visem maximizar a eficiência da utilização da água pela cultura.



O desenvolvimento da planta ocorre na interface solo-atmosfera, e está sujeito às variações que prevalecem tanto num meio como no outro. Segundo SLATYER (1967), o crescimento da planta é muito mais influenciado, dentro de certos limites, pelas alterações hídricas do que pelas alterações térmicas.

Evidências experimentais têm mostrado que existe uma estreita relação entre temperatura, consumo de água e crescimento da cana-de-açúcar (BURR, 1957). Entretanto, a disponibilidade de água como um fator climático desempenha um papel dominante no crescimento da planta.

Apesar do Estado de São Paulo apresentar uma média de 1000 mm de precipitação pluviométrica anual, as chuvas são distribuídas irregularmente, nem sempre satisfazendo as necesidades da lavoura canavieira, que requer maiores quantidades de água nos primeiros estágios de desenvolvimento (CAMARGO & ORTOLANI, 1964).

Sendo uma cultura extensiva, a cana-de-açúcar dificulta o processo técnico de irrigação, visto que ocorre uma grande desuniformidade quanto à necessidade hídrica, pela variação dos fatores culturais, climáticos e genéticos.

A deficiência hídrica provoca alterações cuja irreversibilidade no comportamento vegetal vai depender do genótipo, duração e severidade do estresse, estágio de desenvolvimento e história prévia do estresse. As reações das plantas à falta de água no solo são manifestadas por um quadro sintomatológico bastante complexo, sendo que as alterações nas respostas fisiológicas ocorrem bem antes que os sintomas possam ser percebidos visualmente, como por exemplo, o aumento na

temperatura foliar. Portanto, é extremamente desejável que áreas cultivadas com deficiência de água sejam monitoradas e eficiente e rapidamente, principalmente nas fases iniciais do desenvolvimento do estresse hídrico para as plantas, a fim de que a falta d'água não venha prejudicar a cultura de maneira irreversível.

Durante o transcorrer deste trabalho, várias técnicas foram avaliadas para se chegar a um parâmetro indicativo de estresse de água, fator importante para a produtividade biológica. Para tal foram conduzidos dois experimentos em casa-de-vegetação, durante os anos de 1983 e 1984, para se determinar algumas das respostas fisiológicas de plantas de cana-de-açúcar (variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205) à deficiência hídrica, em dois estágios de desenvolvimento. As respostas foram avaliadas com relação ao potencial da água da planta, comportamento estomático, radiação solar e temperatura foliar. Tais informações são fundamentais para:

- a) Verificar possíveis padrões de comportamento estomático dessas espécies, em condições de casa -de-vegetação, quando do desenvolvimento da deficiência hídrica.
- b) Verificar a viabilidade do uso de temperaturas foliares como indicadoras da falta de água na planta, visando programar irrigação para cana-de-açúcar.

## II - REVISÃO DE LITERATURA

### 1. Fisiologia das Plantas sob Condições de Deficiência Hídrica

#### a) Potencial da água da Folha, Potencial Osmótico e de Turgescência

A temperatura das plantas é função dos processos bioquímicos e biofísicos que nelas ocorrem, tais como, absorção, transpiração, condensação, respiração, fotossíntese e metabolismo energético, e todos esses processos ocorrem a nível protoplasmático.

Todos os processos fisiológicos a nível celular ocorrem em meio aquoso. É bem aceito que o estado da água nas células e tecidos vivos é melhor expresso em termos de energia livre (WEATHERLY, 1970).

Os efeitos do estresse hídrico nas plantas incluem, além de outros, reduções na taxa de transpiração, taxa de assimilação de  $CO_2$ , tamanho das células foliares, potencial da água da planta, taxa de crescimento e abertura estomática (HSIAO, 1973). GLOVER (1959), verificando o comportamento estomático de plantas de milho e sorgo durante e após a seca, concluiu que a avaliação da resposta estomática ao estresse hídrico requer um conhecimento da história prévia do estresse.

O estado energético da água na planta é resultado da interação da demanda evaporativa atmosférica com o potencial da água do solo, densidade e distribuição do sistema ra

dicular e processos fisiológicos (KRAMER, 1969; CLARK & HILER, 1973). Portanto, para se obter uma resposta real do déficit hídrico da planta, medições deverão ser feitas nas plantas e não no solo ou atmosfera.

CLARK & HILER (1973) verificaram, também, que o potencial da água da dolha foi um melhor indicador do estado hídrico da planta do que a resistência difusiva estomática ou temperatura foliar. O estado hídrico da planta é um parâmetro altamente dinâmico, que é grandemente influenciado pelo microclima dentro do contínuum solo-planta-atmosfera e pelas condições atmosféricas reinantes (SLATYER, 1969). O valor do potencial da água da planta é influenciado pelo potencial da água do solo e pelo atraso que ocorre entre absorção e transpiração. HSIAO (1973) observou que, em tecidos completamente túrgidos, um pequeno decréscimo no conteúdo de água do tecido causava grandes reduções no potencial da água da planta. REICOSKY & RITCHIE (1976), trabalhando com milho e sorgo em casa-de-vegetação e campo, para avaliar o potencial da água na superfície das raízes, compararam a importância relativa das resistências do solo e da planta na absorção de água. Tais autores mostraram que a resistência da planta ao transporte de água foi significativa naquelas duas culturas, e que a resistência era resultante da diminuição do potencial da água da folha durante períodos de alta demanda evaporativa.

MILLAR & DENMEAD (1976) realizaram estudos em plantas de trigo no campo, associando o potencial total da água, potencial osmótico, potencial de turgescência e resistência difusiva foliar. Foi verificado que o fechamento dos estômatos ocorria num potencial de turgescência de 8 bars, independente da posição da folha na planta.

SANCHES-DIAZ & KRAMER (1971) estudaram o comportamento de plantas de milho e sorgo durante o estresse hídrico e recuperação da turgescência. Aqueles autores mostraram que os estômatos das folhas de milho começaram a fechar em potencial da água maior do que os estômatos das folhas de sorgo. Em um déficit de saturação de água de somente 29%, o potencial da água das folhas das plantas de sorgo foi de -15.7 bars, enquanto que em plantas de milho o potencial da água da folha foi de -12.8 bars em um déficit de saturação de água de 45%. Nesses valores, as folhas de ambas as espécies estavam fortemente enroladas. Reportaram ainda que, as folhas de plantas de sorgo mostraram uma menor redução no conteúdo de água para uma dada redução no potencial da água da folha, e que este comportamento era característico de espécies resistentes à seca. BIELORAI & HOPMANS (1975) verificaram que o potencial da água da folha de plantas de algodão, cultivadas em câmara de crescimento, foi linearmente relacionado ao potencial da água do solo. O murchamento das plantas foi observado em potenciais da água da planta e do solo de -20.0 e -17.0 atm, respectivamente. MORGAN (1977) observou que o potencial da água das folhas de plantas de trigo bem irrigadas eram menores durante o período de pós-estresse do que durante o estágio de pré-estresse. Resultados semelhantes foram também observados com plantas de sorgo granífero sob abundante fornecimento de água (HSIAO et al., 1976a).

Diversos autores têm relacionado a altura da inserção da folha com a resistência difusiva dos estômatos ao vapor d'água (TURNER & BEGG, 1973; JORDAN et al., 1975). Folhas inferiores mostraram-se mais sensíveis ao déficit hídrico do que

as folhas superiores, isto é, os ostômatos das folhas inferiores fecharam-se primeiro. Em condições ambientais normais, o potencial da água apresentou um pequeno aumento, das folhas superiores para as inferiores e o déficit de saturação diminuiu gradualmente (POSPÍSILOVÁ, 1974), sendo que esses gradientes de potencial variaram durante o dia (BEGG & TURNER, 1970). TEARE & KANEMASU (1972) relataram que o potencial da água das folhas inferiores de plantas de sorgo bem irrigadas foi sempre maior do que o potencial da água das folhas superiores. Durante as primeiras horas da manhã, um forte gradiente de potencial hídrico existiu das folhas inferiores para as superiores, em plantas de sorgo e soja, entretanto, o gradiente desapareceu após o meio-dia, em plantas de soja.

MILLAR et al. (1971) enfatizaram que muitos pesquisadores têm dado preferência às determinações do potencial total da água na planta porque ele influencia mais diretamente os processos metabólicos do que qualquer outro parâmetro de avaliação do déficit hídrico. Os mesmos autores concluíram que o potencial total da água pode ser considerado como a medida mais significativa, pelas seguintes razões:

1. O movimento de água no solo e na planta ocorre através de gradientes de potencial;
2. Esse parâmetro é necessário para avaliar as relações osmóticas dos tecidos vegetais;
3. Através da diferença entre os componentes do potencial total pode-se estimar o potencial de turgescência, uma força que governa o alongamento celular.

Recentes evidências têm mostrado que, embora o potencial total da água possa ser considerado como um parâmetro adequado do estado hídrico da planta, os seus componentes podem estar mais relacionados com as várias funções fisiológicas (BARRS, 1968; HSIAO, 1973; SANCHEZ-DIAZ & KRAMER, 1973 ; LEVITT & ZAKEN, 1975; CUTLER & RAINS, 1977; ZIMMERMAN, 1978). O potencial total da água ( $\psi_w$ ) das células vivas pode ser expresso como uma soma algébrica do potencial osmótico ou potencial de soluto ( $\psi_s$ ), potencial de pressão ou de turgescência ( $\psi_p$ ) e potencial matricial ( $\psi_m$ ) (KRAMER, 1969). Geralmente o  $\psi_m$  é muito pequeno em magnitude, e é usualmente desprezado, exceto durante desidratações severas. Cada componente pode ter um efeito diferencial no metabolismo celular. HSIAO *et al.* (1976a) mostraram que o potencial da água da folha, potencial osmótico e potencial de turgescência de plantas de sorgo, crescendo em condições de campo bem irrigado, oscilavam diariamente.

STOUT & SIMPSON (1978) reportaram que o potencial osmótico de plantas de sorgo irrigadas diminuiu com a idade da planta. A osmoregulação, ou ajustamento osmótico, foi aparentemente responsável pelo menor potencial osmótico quando as plantas foram expostas ao déficit hídrico. TURNER & BEGG (1973) verificaram que o potencial da água da folha, o potencial osmótico e o potencial de turgescência de plantas de sorgo, milho e tabaco, crescendo em solo irrigado, diminuíam da primeira hora da manhã até atingir um valor mínimo próximo ao meio dia. Para um dado valor de potencial da água da folha, as folhas superiores das três culturas mantinham um potencial de turgescência maior do que as folhas inferiores. Durante perío

do de baixo potencial hídrico do solo, potencial de turgescência zero foi observado em -21 bars de potencial de água da folha em sorgo granífero (TURNER, 1974), e em valores menores do que -21 bars, foi observado um potencial de turgescência negativo na folha. Um decréscimo no potencial da água da folha e no potencial osmótico, e aumento no potencial de turgescência, quando a posição da folha mudava em direção do ápice do caule de trigo, foi observado por MILLAR & DENMEAD (1976). Esses autores verificaram, também, que as diferenças encontradas nas folhas em diferentes posições estavam associadas possivelmente, com as taxas fotossintéticas, com o padrão de translocação e conteúdo relativo de água.

ACKERSON et al. (1977), trabalhando com sorgo e algodão em condições de campo, verificaram que a diminuição da disponibilidade de água no solo foi responsável pelo decréscimo no potencial da água da folha, pela manhã e à tarde. A magnitude da depressão do potencial da água da folha foi maior em algodão do que em sorgo, sob equivalentes potenciais da água do solo. O decréscimo no potencial osmótico com o aumento do déficit hídrico mantinha o potencial de turgescência positivo até que o potencial da água da folha atingisse valores de -20 a -22 bars. Por outro lado, SIONIT & KRAMER (1976) observaram que o potencial da água da folha e o potencial osmótico diminuíam gradativamente durante a fase inicial de crescimento das plantas de soja não estressadas. O potencial da água da folha diminuía mais lentamente do que o potencial osmótico, resultando num aumento do potencial de turgescência até 65 dias após a emergência, coincidindo com o estágio de enchimento das vagens.



Estudos desenvolvidos por SANCHEZ-DIAZ & KRAMER (1973) sobre o efeito do déficit hídrico no potencial da água da folha, potencial osmótico e potencial de turgescência em plantas de milho e sorgo, mostraram que o potencial de turgescência de plantas de milho alterava menos com um dado potencial da água da folha do que o potencial de turgescência de plantas de sorgo. Esses mesmos autores sugeriram que plantas de milho mantinham maior elasticidade da parede celular do que plantas de sorgo.

CUTLER et al. (1977) desenvolveram um estudo para verificar o papel da alteração da concentração de solutos na manutenção do balanço hídrico favorável em plantas de algodão crescendo no campo. Esses autores apresentaram evidências de que a acumulação de açúcares e malato, na presença de alta elasticidade da parede celular, é importante para a manutenção da turgescência.

#### b) Ajustamento Osmótico

Processos fisiológicos e morfológicos muito importantes tais como expansão foliar, abertura estomática e outros associados a fotossíntese, são diretamente afetados pela redução do potencial de turgescência da folha o qual acompanha a perda de água do tecido da folha. A habilidade de uma planta em manter a turgescência foliar quando diminui o potencial da água é, portanto, uma importante adaptação ao déficit hídrico (JONES & TURNER, 1978). Uma alteração na relação entre o potencial da água da folha e o potencial de turgescência, tal que zero de turgescência e fechamento dos estômatos ocorram em um baixo potencial da água da folha, pode resultar, ou de um au

mento na elasticidade do tecido celular, ou de um ajustamento osmótico.

O ajustamento osmótico ou osmoregulação ou acumulação de solutos dentro da célula, pode ser considerado como um mecanismo fisiológico essencial, melhorando a habilidade das plantas para tolerar estresse hídrico (JONES & TURNER, 1978 ; TURNER, 1979; JENSEN, 1981; MATSUDA & RIAZI, 1981; HENSON et al., 1982; MICHELENA & BOYER, 1982; O'NEILL, 1983; HSIAO et al., 1984). Este processo desempenha um papel significante na manutenção de um gradiente de potencial para a abosrção de água (SLATYER, 1957), citado por JENSEN (1981), e também na manutenção do potencial de turgescência de plantas submetidas a estresse hídrico severo (JONES & TURNER, 1978; JENSEN, 1981; HENSON et al., 1982; HSIAO et al., 1984).

O ajustamento osmótico pode ser obtido por um aumento na concentração de solutos orgânicos nas células, e pode se constituir em um mecanismo de tolerância ã seca que gradualmente se desencadeia (CUTLER & RAINS, 1977). Tal ajustamento tem lugar somente em baixas taxas de desenvolvimento do défice hídrico da folha (JONES & RAWSON, 1979), sendo de curta duração (SIONIT & KRAMER, 1976; TURNER et al., 1978; JENSEN , 1981).

JENSEN (1981) mostrou que o ajustamento osmótico induzido pela absorção de ions orgânicos antes do início do estrese hídrico, imposto pela adição de polietileno glicol no meio de raiz, ajudou a manter a turgescência e reduziu a desidratação e murchamento em plantas de feijão. O ajustamento osmótico tem sido demonstrado ocorrer em resposta ao estresse hídrico em somente poucas espécies de plantas cultivadas in

cluindo milho (FERERES et al., 1978; ACEVEDO et al., 1979) ,  
sorgo (FERERES et al., 1978; ACEVEDO et al., 1979; JONES &  
TURNER, 1978; STOUT & SIMPSON, 1978: TURNER et al., 1978; JO  
NES & RAWSON, 1979; ACKERSON et al., 1980), algodão (CUTLER  
et al., 1977), girassol (TURNER et al., 1978; JONES & TURNER,  
1978), milheto (HENSON et al., 1982) e arroz (CUTLER et al. ,  
1979; HSIAO et al., 1984). Em muitos experimentos é difícil  
ou quase impossível separar os efeitos do aumento da concen  
tração de substâncias com propriedades osmóticas decorrentes  
da desidratação do tecido daqueles de acumulação ativa de so  
lutos, ou ajustamento osmótico propriamente considerado. RUF  
et al. (1967) relataram que a habilidade das plantas a se a  
justar osmoticamente na zona da raiz foi dependente da taxa  
na qual o estresse foi imposto. CUTLER et al. (1977) conclui  
ram que, em folhas de algodão submetidas ao estresse hídrico,  
a concentração de açúcares e malato foi 20 a 60% maior quando  
relacionada com folhas de plantas não estressadas. A varia  
ção diurna da água da folha foi acompanhada por uma acumula  
ção dessas substâncias. Observaram ainda que, a manutenção da  
turgescência foi devida tanto à acumulação de açúcares e mala  
to quanto à uma alta elasticidade da parede celular.

### c) Crescimento e Expansão Celular

O crescimento e desenvolvimento de uma planta é o  
efeito integrado de muitos fatores onde cada um deles isolada  
mente pode ser limitante. Por exemplo, a diminuição do supri  
mento de água para as plantas geralmente provoca um decrêsci  
mo no potencial de água da folha, aumento na resistência difu  
siva estomática, redução na fotossíntese e conseqüentemente  
redução no crescimento (SANCHEZ-DIAZ & KRAMER, 1971; BOYER ,

1971a; FRANK et al., 1973; BARLOW & BOERSMA, 1976). O grau de estresse que reduz o crescimento difere entre as espécies ve getais e estudos recentes têm mostrado que o potencial da água da folha desempenha um papel direto no controle do cre scimento da planta (ACEVEDO et al., 1971; BOYER, 1968; FRANK et al., 1973), mais precisamente através do potencial de pressão.

Muitas evidências indicam que o alongamento celular é adversamente afetado pelo déficit hídrico (BOYER, 1970a; HSIAO & ACEVEDO, 1974; WATTS, 1974). BOYER (1970a) relatou que a ex pansão foliar de plantas de milho (Zea mays L.), soja (Glici ne max (L.) Merr.) e girassol (Helianthus spp.) foi inibida quando o potencial da água da folha caiu abaixo de -4 bars . Após as plantas serem re-irrigadas, a taxa de expansão foliar não foi igual àquela das plantas controle. Existem, na litera tura, resultados que confirmam que o crescimento em extensão é mais sensível ao déficit hídrico do que o fechamento dos es tômatos (BOYER, 1970a; LAWLOR & MILFORD, 1973; LUDLOW & NG, 1976), e que o déficit hídrico é mais pronunciado em tecidos em desenvolvimento (GARGANTINI, 1980).

WATTS (1984) estudou a resposta diferencial da taxa de alongamento foliar de plantas de milho, crescendo no campo e em câmara de crescimento. A expansão das folhas em plantas crescendo no campo não foi afetada pelo potencial da água da folha, a qual resultou numa expansão reduzida na câmara de crescimento. O autor atribuiu a diferença ao decréscimo no po tencial osmótico e manutenção do potencial de turgescência nas plantas crescendo no campo. ACEVEDO et al. (1971) observaram que a expansão foliar de plantas de milho crescendo em câmara de crescimento caiu quando o potencial da água do solo dimi

nuiu abaixo de -2.5 bars, resultando num potencial da água da folha de -7 bars. Após a ré-irrigação de uma planta estressada levemente, a taxa de expansão foliar voltou a crescer em questão de poucos segundos, enquanto que nas plantas onde o estresse hídrico tinha sido severo, um período de 10 minutos de retardamento foi observado antes que a expansão foliar recomeçasse.

MEYER & BOYER (1972) desenvolveram um estudo em hipocótilos de soja para verificar a sensibilidade da divisão e alongamento celular em baixos valores de potencial da água. Aqueles pesquisadores concluíram que a redução do crescimento do hipocótilo ocorreu como resultado da inibição tanto da divisão como do alongamento celular. KIRKHAM et al. (1972) estudaram o efeito do estresse hídrico sobre o crescimento e expanção de cotilédones de rabanete. Verificaram que a pressão de turgescência necessária para a divisão e alongamento celular foi de 6 e 3 bars, respectivamente. Concluíram, ainda, que o potencial de turgescência mínimo para o máximo alongamento celular foi maior do que aquele requerido para a divisão celular. BOYER (1968) relatou que folhas de plantas de girassol requeriam um potencial de turgescência mínimo de 6.5 bars para a manutenção do alongamento celular. Por outro lado, McCREE & DAVIS (1974) apresentaram evidências de que a divisão celular era pelo menos tão importante quanto o alongamento celular na determinação da área foliar final de plantas de sorgo granífero em déficit hídrico. Entretanto, GARDNER & NIEMAN (1964) observaram que o conteúdo de DNA de folhas de rabanete sofreu uma grande redução quando o potencial da água das folhas diminuiu de 0 para -2 bars, porém, quando o potencial diminuiu de -2 bars para -16 bars, a redução foi pequena e, a partir de

potenciais abaixo de -16 bars, praticamente não houve mais re  
dução. Segundo CLEMENTS (1964), GATES (1964), MAYER & BOYER  
(1972) e SLATYER (1967), a divisão celular parece, em geral ,  
ser menos influenciada pelo défice hídrico do que o alongamen  
to celular. Considerando que as células meristemáticas devem  
atingir um tamanho mínimo após ocorrer a divisão celular, HSIAO  
(1973) levantou a hipótese de que o efeito do estresse hídri  
co sobre a divisão celular pode ser indireto, através da su  
pressão do alongamento celular.

#### d) Atividade Estomática

As relações hídricas e o metabolismo das plantas es  
tão diretamente relacionados ao processo de difusão do vapor  
d'água e CO<sub>2</sub> através dos estômatos. A resposta dos estômatos  
às condições ambientais influenciam fortemente o comportamen  
to das plantas em ambientes naturais (KAUFMANN, 1976; ACKERSON  
E KRIEG, 1977), sendo que a sensibilidade dos estômatos ao dé  
fice hídrico varia grandemente entre espécies (GLOVER , 1959;  
EL-SHARKAWY & HESKETH, 1964; TEARE & KANEMASU, 1972; BEADLE et  
al., 1973; HSIAO, 1973; TURNER & BEGG, 1973) e dentre espé  
cies (GIFFORD & MUSGRAVE, 1973; HENZELL et al., 1975; HENZELL  
et al., 1976). HENZELL et al. (1975) propuseram que a variação  
intergenotípica na resistência à seca de plantas de sorgo de  
ve ser estimada pela sensibilidade diferencial dos estômatos  
ao défice hídrico, em que o aumento da sensibilidade resulta  
em uma diminuição da adaptação à seca.

Estudos relativos à resistência estomática à difu  
são de vapor d'água e CO<sub>2</sub> através da transpiração e fotossín  
tese das plantas tem atraído uma considerável atenção devido

a sua significância sobre a produtividade vegetal (MEIDNER & MANSFIELD, 1968; WAGGONER & ZELITCH, 1965). Numerosos estudos revelaram que aumento na resistência difusiva seria vantajoso para a economia hídrica e resistência à seca (HEICHEL, 1971 ; AKITA E MOSS, 1972), e que este aumento da resistência difusiva é resultado de uma depressão progressiva do potencial da água da folha (BEARDSELL et al., 1973; FRANK et al., 1973 ; HSIAO, 1973; TURNER, 1974; DENMEAD & MILLAR, 1976).

A relação entre resistência estomática e potencial da água da folha tem sido obtida para muitas espécies (THOMAS et al., 1976). BEADLE et al. (1973), trabalhando com plantas de milho e sorgo, em condições de ambiente controlado, concluíram que os estômatos de plantas de milho responderam muito rapidamente a uma pequena variação do potencial da água de folha, enquanto que para as plantas de sorgo a resposta foi muito mais gradual. Entretanto, plantas de sorgo com potencial da água da folha de -13 bars exibiram um fechamento estomático muito abrupto.

Dados recentes tem fornecido maiores informações quantitativas a respeito da relação entre abertura estomática e o estado de hidratação da folha (FISCUS et al., (1984). Mais especificamente, foram determinados alguns limites de potencial da água crítico a partir dos quais os estômatos fecham (SLATYER, 1967; HSIAO, 1973). Estudos realizados por TURNER & BEGG (1973) demonstraram que os estômatos de tabaco são mais sensíveis às variações de potencial da água do que os de plantas de milho e sorgo. Por outro lado, TURNER (1974) mostrou que a resistência da folha ao fluxo de água não foi afetado por uma grande variação de potencial de turgescência da folha,

porém, aumentou rapidamente em potencial de turgescência de 2, 0 e -1 bars, em milho, sorgo e tabaco, respectivamente.

O fato de que as células guardas permanecem abertas em uma grande faixa de potenciais de turgescência e fecham a bruptamente quando essas variações são pequenas, sugerem que o balanço entre as células guardas e as células adjacentes não é muito afetado por alterações no volume das células do parênquima foliar. Por outro lado, HSIAO & ACEVEDO (1974) ve rificaram que o fechamento estomático, induzido por défice hídrico, não é causado apenas pela simples perda de turgescência da folha como tem sido sugerido, mas parece estar envolvido uma perda de solutos das células guardas, principalmente potássio, resultando numa redução seletiva na turgescência das células guardas.

Respostas diferenciais dos estômatos nas faces abaxial e adaxial tem sido observado para soja e girassol (SIONIT & KRAMER, 1976), trigo (MORGAN, 1977), algodão (JORDAN et al., 1975), feijão (KANEMASU & TANNER, 1969) e milho (SANCHEZ-DIAZ & KRAMER, 1971). KANEMASU & TANNER (1969) afirmaram que , em feijão, ocorre um rápido aumento da resistência foliar abaxial quando o potencial da água cai abaixo de -11 bars, enquanto que a resistência foliar adaxial se altera em potencial da água de -8 bars. Os mesmos autores afirmam que variações da resistência difusiva observadas com potenciais maiores que -8 bars, isto é, com défice de saturação menores, podem ser atribuídos ao efeito da luz. TEARE & KANEMASU (1972) observaram, também, que a resistência estomática da superfície abaxial de folhas de sorgo foi menor do que a resistência difusiva da superfície adaxial, mesmo sob condições de boa disponi



bilidade de água.

Diversos autores tem relacionado a altura da inserção da folha com a resistência difusiva (TURNER & BEGG, 1973; JORDAN et al., 1975). Folhas inferiores são mais sensíveis ao déficit hídrico do que as folhas superiores, isto é, os estômatos das folhas mais basais fecham-se primeiro. TEARE E KANEMASU (1972) verificaram que a resistência estomática à difusão de vapor d'água das folhas localizadas no terço médio do dossel do sorgo aumentou a fim de conservar água, enquanto que os estômatos das folhas superiores permaneceram abertos para permitir a difusão de CO<sub>2</sub>.

A extensão do fechamento dos estômatos devido ao estrésse hídrico varia de acordo com a espécie (KANEMASU et al., 1969; HSIAO, 1973), superfície foliar, idade das folhas, condições ambientais e estágio de desenvolvimento (FRANK et al., 1973; JORDAN et al., 1975; NACARAJAH, 1975).

A resistência difusiva de folhas de girassol foi mostrada por SIONIT & KRAMER (1976) ser maior quando o estresse ocorreu durante a fase de florescimento. Ao contrário, a resistência foliar diminuiu quando o estresse foi aplicado no último estágio de enchimento de grão. FRANK et al. (1973), trabalhando com trigo, verificaram que um menor potencial da água da folha foi necessário para o fechamento dos estômatos na fase de endurecimento dos grãos, comparado com aquele requerido na fase de perfilhamento.

A resposta dos estômatos à umidade atmosférica, independente do estado de hidratação da folha, tem sido sugerido como um mecanismo para o aumento da eficiência do uso da água

(HALL et al., 1975; HALL & HOFFMAN, 1976; ACKERSON & KRIEG, 1977; EL-SHARKAWY & COCK, 1984). O aumento no gradiente de umidade entre a folha e o ar se refletiu em um aumento da resistência difusiva foliar em citros (HALL et al., 1975), girasol e feijão (HALL & HOFFMAN, 1976), gergelim (HALL & KAUFMANN, 1975), mandioca (EL-SHARKAWY & COCK, 1984) e várias espécies de plantas de deserto (LANGE et al., 1971; SANCHEZ-DIAZ & MOONEY, 1979). Embora algumas dessas investigações tenham sido realizadas em condições de laboratório (HALL et al., 1975 ; HALL E KAUFMANN, 1975), estudos de campo tem demonstrado a importância deste mecanismo na maximização da eficiência do uso da água pelas plantas (KAUFMANN, 1976; LANGE et al., 1971; SANCHEZ-DIAZ & MOONEY, 1979; EL-SHARKAWY & COCK, 1984).

#### e) Fotossíntese e Respiração

Existem dados suficientes na literatura relacionando a assimilação de  $CO_2$  com a sensibilidade dos estômatos ao déficit hídrico. Sintomas visuais do estresse hídrico frequentemente aparecem após considerável perda da atividade fotossintética das folhas (BOYER & McPHERSON, 1975). O decréscimo do potencial da água da folha reduz a fotossíntese e esta redução deve-se: (a) fechamento hidroativo dos estômatos, diminuindo o suprimento de  $CO_2$ ; (b) déficit hídrico na ultra-estrutura citoplasmática, afetando a atividade enzimática; (c) desidratação da cutícula, paredes epidérmicas e membranas celulares, reduzindo sua avidéz por  $CO_2$  e a permeabilidade a esse gás (SLAVIK, 1958).

BOYER (1976) verificou que o estresse hídrico pode limitar a atividade fotossintética pela diminuição da atividade

de fotossintética pela diminuição da atividade fotossintética por unidade de área foliar, ou pela preservação ou expansão de novas áreas foliares, ou ambas.

HEICHEL & MUSGRAVE (1970) examinaram o efeito do estresse hídrico sobre a fotossíntese de plantas de milho. Verificaram que: (a) a fotossíntese diminuía com o potencial da água da folha, porém sem controle estomático; (b) a fotossíntese diminuía com o potencial hídrico e a condutividade estomática, e (c) a fotossíntese diminuía com a condutividade estomática porém respondia pouco à diminuição do potencial da água da folha. Por outro lado, o estresse hídrico pode reduzir a fotossíntese por seu efeito sobre a difusão de  $CO_2$  para o interior da folha, pelo efeito direto sobre o aparelho fotoquímico ou pela combinação de ambos os fatores (BOYER, 1976). SLATYER (1973) concorda, porém enfatiza que, as resistências internas ou efeitos sobre o aparelho fotoquímico ocorrem, provavelmente, como resultado de uma desidratação severa enquanto que uma redução na fotossíntese devido ao aumento da resistência estomática à difusão de vapor d'água pode ocorrer em estresse hídrico moderado ou suave.

Reduções simultâneas na fotossíntese e condutância estomática com diminuição do potencial da água da folha, têm sido reportadas para algodão (EL-SHARKAWY & HESKETH, 1964 ; TROUGHTON, 1969; HARRIS, 1973; BIELORAI & HOPMANS, 1975), batata (DWELLE et al., 1983) e sorgo granífero (GARRITY et al., 1984). BIELORAI & HOPMANS (1975) sugerem que a fotossíntese e transpiração de plantas de algodão foram substancialmente reduzidas pelo estresse hídrico e a resistência estomática à difusão de vapor d'água aumentou abruptamente quando o poten

cial da água da folha diminuiu para aproximadamente -14 bars. BOYER (1970b) concluiu que, em plantas  $C_3$  e  $C_4$ , a resistência estomática à entrada de  $CO_2$  parece ser o primeiro fator limitante à fotossíntese líquida em altas intensidades luminosas. Aliás, BOYER (1976) verificou que a resistência estomática à troca de  $CO_2$  é provavelmente da maior importância durante períodos de alta intensidade luminosa devido a necessidade de um grande fluxo de  $CO_2$  dentro da folha. Quando a radiação diminui, o efeito do estresse hídrico sobre a atividade dos cloroplastos pode tornar-se mais óbvia.

SINGH & SASAHARA (1981) trabalhando com plantas de arroz sob condições de deficiência hídrica sugeriram que a redução na eficiência fotossintética foi consequência do aumento na resistência à difusão de  $CO_2$  sob tais condições. Eles verificaram ainda que houve uma redução na concentração de clorofila por unidade de área foliar e que a taxa fotossintética apresentou uma correlação significativa e positiva com o conteúdo de clorofila da folha. A redução na fotossíntese quando as plantas estavam sob deficiência hídrica foi parcialmente atribuída à instabilidade da clorofila em adição ao aumento na resistência à difusão de  $CO_2$ . As atividades de duas enzimas de carboxilação, fosfoenolpiruvato carboxilase e ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase não alteraram com a idade da planta ou intensidade do estresse hídrico, embora ocorresse, aparentemente, uma redução da fotossíntese, durante o florescimento, sem aumento da resistência estomática (SHEARMAN *et al.*, 1972). Entretanto, HULTQUIST (1973) trabalhando com sorgo granífero em casa-de-vegetação, observou um rápido declínio na fotossíntese quando o potencial da água da folha atingiu -15 bars durante o desenvolvimento da panícula. Quando o

défice hídrico foi imposto na fase de florescimento a fotosíntese não foi afetada, mesmo quando o potencial de água da folha caiu para -24 bars. Aquele autor explicou esse tipo de resposta como sendo devido a uma perda do controle estomático após o florescimento. BEADLE et al. (1973) observaram que a fotossíntese de plantas de sorgo foi reduzida em 75% em valor de potencial da água da folha que inibia completamente a fotossíntese de plantas de milho. Um grande aumento na resistência do mesófilo com o aumento do estresse hídrico foi observado para soja (BEARDSELL et al., 1973) e Panicum maximum (Jacq.) (LUDLOW & NG, 1976). BARLOW & BOERSMA (1976) trabalhando com plântulas de milho verificaram que apenas 1/3 da redução da fotossíntese era explicado por uma redução no potencial da água da folha. Tais resultados suportam a idéia de que fatores ambientais que limitam o alongamento foliar podem, indiretamente, diminuir o potencial fotossintético daquelas folhas.

BOYER (1970b) estudou o efeito do défice hídrico sobre as taxas fotossintéticas de plantas de milho e soja crescendo em câmara de crescimento. Esse autor verificou que as diferenças na fotossíntese eram explicadas pelo comportamento estomático apenas quando o potencial da água da folha caia abaixo de -16 bars para soja e -10 bars para milho. JOHNSON et al. (1974), trabalhando com trigo e cevada, verificaram que a fotossíntese da folha bandeira era reduzida para zero quando o potencial da água da folha atingia -28 bars em ambas as culturas.

Inúmeros trabalhos sobre as atividades dos croroplastos tem sido feitos para verificar o efeito do estresse hídrico sobre os processos fotoquímicos. SULLIVAN & EASTIN (1974)

verificaram que a evolução de  $O_2$  endógeno de células livres de homogenato de folhas de sorgo era reduzido de 15 a 49%, dependendo do genótipo, após a redução do potencial da água do meio de -5.4 para -11.5 bars. O estresse hídrico também tem sido mostrado reduzir o transporte de eletrons e fosforilação oxidativa de cloroplastos isolados (KECK & BOYER, 1974; MOHANTY & BOYER, 1976).

Desde que a maioria das reações químicas que caracterizam o processo respiratório são enzimáticas, e desde que a função e estrutura das enzimas são afetadas pelo estresse hídrico, é de se esperar que a respiração seja afetada pela deficiência hídrica (CRAFTS, 1968). Entretanto, os efeitos do déficit hídrico sobre a respiração são variáveis: em alguns casos foram verificados aumentos da taxa respiratória com aumento da deficiência hídrica (BRIX, 1962) e em outros, ocorreu redução quando o estresse hídrico foi mais severo (BRIX, 1962). HSIAO (1973) considera que as contradições observadas são devidas, provavelmente, às diferenças na duração e severidade do estresse hídrico. Geralmente a respiração noturna não é tão sensível ao estresse hídrico como é a fotossíntese. Déficit hídrico suave parece não ter nenhum efeito sobre a respiração noturna (DUBÉ et al., 1975). Após o estresse tornar-se mais severo a respiração diminui gradualmente (BOYER, 1976; LUDLOW & NG, 1976). BRIX (1962) verificou que o déficit hídrico provocou uma redução inicial na respiração, seguido de um aumento transitório e, finalmente, de uma redução quando o estresse tornou-se mais severo. Propõe ainda que a redução na concentração de substratos respiratórios, resultante da redução da fotossíntese, poderia ser responsável pela redução inicial da

respiração. O aumento subsequente resultou do aumento de açúcares produzido pela hidrólise do amido e a diminuição final poderia representar o murchamento permanente e, possivelmente, a indução da senescência.

f) Transpiração

Inúmeros pesquisadores têm verificado uma diminuição da transpiração devido à imposição do estresse hídrico (CRAFTS, 1968; HSIAO, 1973; HSIAO & ACEVEDO, 1974; KAUFMANN, 1976; SQUIRE, 1979; LANDSBERG & BUTLER, 1980). A taxa de transpiração de folhas de plantas mantidas em condições naturais é determinada, principalmente, por duas variáveis físicas, radiação e déficit de saturação, e por uma variável fisiológica, condutância estomática. Entretanto, o fechamento dos estômatos é, geralmente, o mecanismo dominante na diminuição da taxa de transpiração em plantas mesófitas, durante o desenvolvimento do estresse hídrico (HSIAO, 1973), sendo que os estômatos não respondem a mudanças no potencial da água da folha até que um valor crítico de potencial seja alcançado (BEADLE, 1972; HSIAO, 1973; BEGG & TURNER, 1976).

RAWSON et al. (1977), trabalhando com sorgo granífero submetido a deficiência hídrica, verificaram que a taxa de transpiração de folhas de sorgo aumentaram linearmente com aumento da diferença da pressão de vapor entre a folha e o ar. Por outro lado, DOWNES (1969) observou que plantas de trigo transpiravam 2,25 vezes mais água do que plantas de sorgo, quando a taxa de transpiração foi medida entre 17 e 32°C, e expressa com base na unidade de área foliar. Os resultados também mostraram que folhas de sorgo apresentam maior resistência

ao fluxo de gás do que folhas de plantas de trigo. A transpiração geralmente diminui com o aumento do potencial da água da folha, principalmente como resultado do aumento da resistência estomática à difusão de vapor d'água (JOHNSON et al., 1974; DUBÉ et al., 1975). JOHNSON et al. (1974) postularam que a taxa de transpiração de plantas de trigo e cevada crescendo no campo, foi igual a zero quando o potencial da água da folha atingiu -28 bars. RAWSON et al. (1978), trabalhando com plantas de sorgo e de soja, verificaram que o aumento do déficit hídrico do solo resultou em uma diminuição da taxa de transpiração, devido ao aumento na temperatura da folha e déficit de pressão de vapor. A transpiração de folhas de sorgo crescendo no campo alcançou a taxa máxima ao meio dia e declinou a partir daí.

HANSEN (1974) estudou a influência dos estresses hídricos e a demanda transpiratória sobre o teor relativo de água, resistência estomática, resistência ao fluxo hídrico no solo e na planta e transpiração em Lolium multiflorum. Aquele autor concluiu que a resistência do solo é muito pequena quando comparada com a resistência da planta, sendo que esta última varia com a transpiração e é dependente das taxas de fluxo e decrescente com o aumento do potencial da água da folha. A quele estudo mostrou, também, uma relação não linear entre o potencial da água no sistema e a taxa de transpiração. A resistência estomática aumentou rapidamente em potenciais da folha menores do que -11 bars, tendo sido observada uma correlação linear positiva entre condutância estomática e taxa relativa de transpiração (relação entre taxa real e taxa máxima de transpiração).



Para plantas de feijão, MACKLON & WEATHERLEY (1965) observaram aumentos da taxa de transpiração enquanto a diferença de potencial permaneceu constante. Relações não lineares entre transpiração e diferença de potencial também foram observados por STOCKER & WEATHERLEY (1971); MILLAR et al. (1971); MACKLON & WEATHERLEY (1965) e ANDREWS & NEWMAN (1969). Entretanto, relações lineares entre transpiração e diferença de potencial da água foram observadas para milho (DUBÉ, 1972; NULSEN, 1974; NULSEN, 1976), girassol, soja, milho e sorgo (BEADLE, 1972) e arbustos nativos do Vale da Morte na Califórnia (SANCHEZ-DIAZ & MOONEY, 1979).

SANCHEZ-DIAZ & MOONEY (1979), trabalhando com três espécies de arbustos nativos do Vale da Morte na Califórnia, concluíram que a relação entre a taxa de transpiração e o potencial da água do xilema foi linear entre  $1.28 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e  $2.35 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , quando a temperatura da câmara de crescimento era  $35^{\circ}\text{C}$ . Esses resultados indicam que, de acordo com o modelo de VAN DEN HONERT (1948) para o transporte de água, a resistência da planta ao fluxo hídrico permaneceu constante na temperatura de  $35^{\circ}\text{C}$ . Aqueles autores concluíram, também, que numa das espécies estudadas foi observada forte regulação de perda de água pelos estômatos, com baixa eficiência no sistema de transporte de água. Essas plantas são incapazes de evitar a depressão do potencial da água da planta quando a transpiração aumenta. Uma outra espécie mostrou pequena regulação estomática da transpiração, e um sistema de transporte hídrico altamente eficiente. Essas plantas sustentam altas taxas de transpiração sem decréscimo significativo do potencial da água da planta.

g) Recuperação após o Estresse Hídrico

Comparando-se a grande quantidade de estudos que tem sido conduzida com plantas submetidas a deficiência hídrica, relativamente poucas informações são disponíveis na literatura sobre a recuperação da turgescência após a ré-irrigação das plantas expostas ao estresse hídrico.

A recuperação do potencial da água da folha após a ré-irrigação parece ser bastante rápida sob estresses não muito severos ou muitos longos (GLOVER, 1959; FISCHER et al., 1970; BOYER, 1971; FRANK et al., 1973; BIELORAI & HOPMANS, 1975; SIONIT & KRAMER, 1977). NULSEN & THURTELL (1978) desenvolveram um estudo para verificar a recuperação do potencial da água da folha de plantas de milho após serem submetidas a um estresse hídrico severo. Aqueles pesquisadores concluíram que plantas que foram moderadamente estressadas ( $\psi_f$  de -10 ou -11 bars) recuperaram o potencial da água da folha dentro de 40-50 minutos, atingindo níveis semelhantes àqueles de plantas não estressadas. Por outro lado, plantas cujo potencial da água da folha foi menor do que -11 bars, requereram entre 95 a 300 minutos para a recuperação do potencial.

BOYER (1971a), verificando a recuperação de plantas de girassol previamente submetidas a estresse de água durante 1-2 dias antes da ré-irrigação, concluiu que a recuperação do potencial da água da folha após a ré-irrigação foi dependente da severidade da dissecação e da demanda evaporativa durante o período de recuperação. O potencial da água da folha permaneceu abaixo do nível de pré-dissecação por vários dias após a ré-irrigação, nos casos em que o potencial da água da folha diminuía de -13 bars para -19 bars durante a fase de dissecação. Quando o período de estresse foi suficiente para que o

## IV - RESULTADOS

### 1. Experimento 1

Este experimento foi realizado para avaliar as respostas fisiológicas de plantas de cana-de-açúcar, variedade NA-56-79, quando afetadas pelo déficit hídrico, o qual foi imposto durante a fase de maturação dos colmos (10 meses de idade). A avaliação das respostas fisiológicas das plantas serão inicialmente apresentadas separadamente dentro do estágio no qual o estresse hídrico foi aplicado. Posteriormente várias relações fisiológicas serão analisadas e, em seguida apresentados os resultados das medidas de temperatura foliar, temperatura do ar e suas relações com as respostas fisiológicas das plantas.

#### 1.1. Resistência Difusiva Estomática e Taxa de Transpiração

As alterações na resistência estomática à difusão de vapor d'água na superfície inferior ( $R_{fi}$ ) e superior ( $R_{fs}$ ) das folhas de plantas de cana-de-açúcar, quando irrigadas diariamente (controle) e submetidas à deficiência hídrica (estressadas), são mostradas nos gráficos apresentados na Fig. 1A. A resistência difusiva estomática das folhas das plantas controle mantiveram-se entre valores de 1 - 3  $s.cm^{-1}$ , na superfície inferior, e 3 - 5  $s.cm^{-1}$  na superfície superior, enquanto as folhas das plantas estressadas exibiram valores que variaram entre 1 - 5  $s.cm^{-1}$ , para a superfície inferior, e 2 - 6.5  $s.cm^{-1}$  para a superfície superior. Isto mostra que a resistência à difusão

FIGURA 1.A - Resistência difusiva estomática de folhas de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas (controle) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

□-----□ - controle                      □——□ - estressadas

símbolos claros - superfície inferior

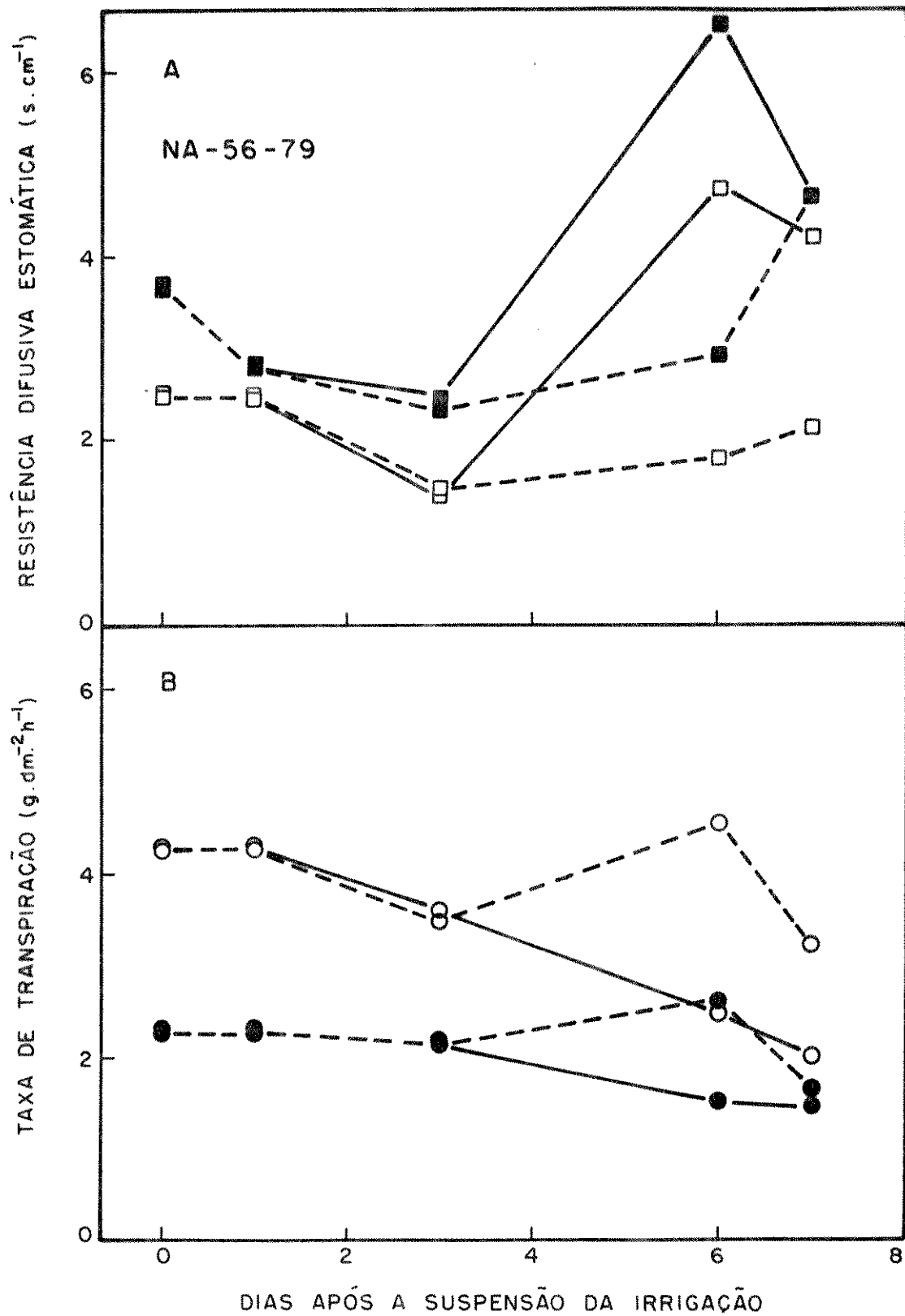
símbolos cheios - superfície superior

B - Taxa de transpiração de folhas de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas (controle) por unidade de área foliar e na unidade de tempo em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

○-----○ - controle                      ○——○ - estressadas

símbolos claros - superfície inferior

símbolos cheios - superfície superior



de vapor d'água da superfície inferior da folha tanto das plantas controle como das plantas estressadas, é muito menor quando comparado com os valores determinados na superfície superior. A Fig. 1A mostra, também, que o valor de  $R_f$  nas plantas estressadas aumentou bruscamente entre o 3º e 6º dia com uma queda no 7º dia. As resistências estomáticas da superfície inferior e superior da folha das plantas estressadas alcançaram valores máximos de  $4.66 \text{ s.cm}^{-1}$  e  $6.46 \text{ s.cm}^{-1}$ , respectivamente, no 6º dia de suspensão da irrigação, enquanto que nas plantas controle os valores máximos de  $2.13 \text{ s.cm}^{-1}$ , para a superfície inferior, e  $4.60 \text{ s.cm}^{-1}$  para a superfície superior da folha, só foram atingidos no 7º dia após a interrupção de água para as plantas.

Os gráficos incluídos na Fig. 1B mostram as alterações na taxa de transpiração inferior e superior das folhas de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (controle) e submetidas ao estresse hídrico. Observa-se que a transpiração da superfície superior da folha foi menor do que da superfície inferior, sendo que tanto nas plantas controle como naquelas estressadas, até o 3º dia, a taxa de transpiração variou muito pouco nas duas superfícies da folha. No período compreendido entre o 3º e 6º dia do experimento, a taxa de transpiração das folhas das plantas controle foi máxima, sendo de  $4.49 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$  para a superfície inferior e  $2.58 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$  para a superfície superior, diminuindo, no 7º dia, para  $3.14 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  e  $1.63 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  na superfície inferior e superior da folha, respectivamente. Nas plantas estressadas, os valores máximos foram alcançados no período entre o dia de início do experimento (dia zero) e o 1º dia de estresse, sendo de  $4.20 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  para a superfície inferior, e  $2.22 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  para

a superfície superior da folha. No intervalo entre o 1º e 7º dias após a suspensão da irrigação, a diminuição da taxa de transpiração foi gradual, sendo que na superfície superior da folha essa diminuição foi mais lenta do que na superfície inferior. Assim, a diminuição da taxa de transpiração ocorrida entre o 3º e 6º dias de interrupção do fornecimento de água, tanto na superfície inferior quanto na superfície superior da folha, coincidiu com o brusco aumento da resistência estomática à difusão de vapor d'água (Fig. 1A ).

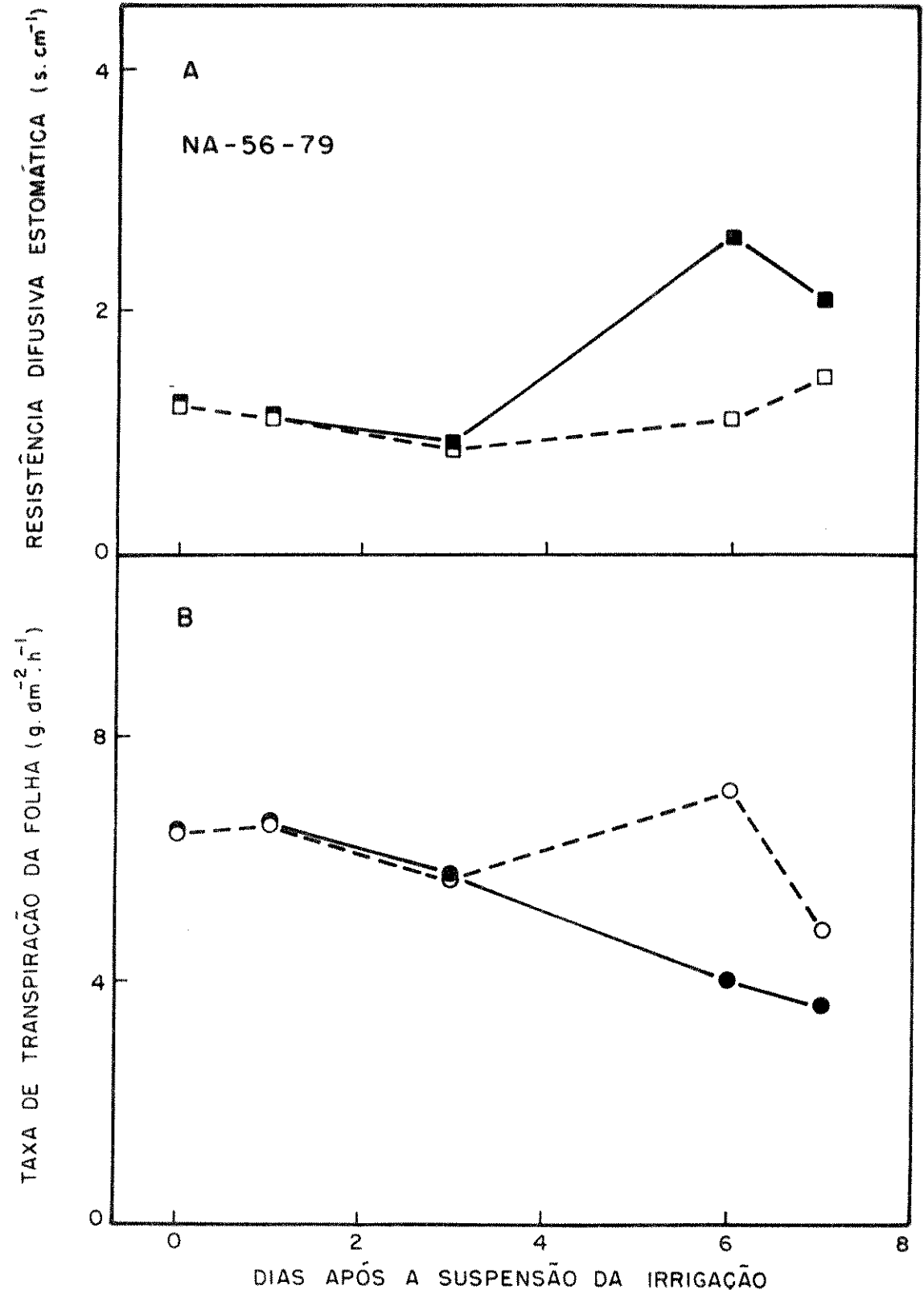
Os gráficos representados na Fig. 2A mostram os valores da resistência total da folha de plantas irrigadas normalmente e daquelas submetidas à deficiência hídrica. Observa-se que , até o 3º dia, os valores da resistência foram praticamente iguais em ambos os tratamentos. A partir do 3º dia os valores da resistência total nas folhas das plantas estressadas foram maiores do que aqueles observados nas plantas irrigadas normalmente. O valor máximo de resistência da folha das plantas estressadas foi de  $2.62 \text{ s.cm}^{-1}$  atingido no 6º dia de suspensão da irrigação, enquanto que para as plantas irrigadas normalmente o valor máximo de  $1.43 \text{ s.cm}^{-1}$  foi alcançado no 7º dia do período experimental.

A Fig. 2B mostra a variação da transpiração da folha de plantas irrigadas normalmente e submetidas ao estresse . Como verificado para a resistência total da folha (Fig. 2A ), a taxa de transpiração até o 3º dia do período experimental, comportu-se de maneira semelhante independente do tratamento. A partir do 3º dia a taxa de transpiração diminuiu gradativamente nas plantas estressadas, até atingir um mínimo de  $3.63 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  no 7º dia de suspensão da irrigação. Para as plantas irrigadas normalmente, entre o 3º e 6º dia de experimentação, a taxa de trans

FIGURA 2 A - Resistência difusiva total de folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas ( ■ —■ ) e não estressadas ( □ ----□ ) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

B - Taxa de transpiração da folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas ( ● —● ) e não estressadas ( ○ ----○ ), por unidade de área foliar e na unidade de tempo, em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.





piração aumentou bruscamente, atingindo um máximo de  $7.07 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  no 6º dia, diminuindo em seguida até atingir seu valor mínimo no 7º dia ( $4.77 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ).

### 1.2. Potencial da Água da Folha

A evolução do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), de plantas de cana-de-açúcar irrigadas normalmente (controle) e submetidas ao déficit hídrico (estressadas), é mostrado na Fig. 3. Os resultados mostram que, nas condições do experimento e dentro da sensibilidade e precisão da metodologia utilizada, não foram detectadas diferenças no  $\psi_f$  de plantas irrigadas normalmente e daquelas stressadas até o 3º dia de avaliação. Entretanto, o valor de  $\psi_f$  de plantas stressadas mostraram valores relativamente menores no 3º dia, quando comparados com as determinações de  $\psi_f$  de plantas sob condições normais de irrigação (controle). Em plantas submetidas à desidratação o  $\psi_f$  variou de  $-0.83 \text{ MPa}$  a  $-1.67 \text{ MPa}$ , sendo que o maior valor foi alcançado no 3º dia sem irrigação ( $-0.83 \text{ MPa}$ ), enquanto que nas plantas controle o  $\psi_f$  variou de  $-0.48 \text{ MPa}$  até  $-1.14 \text{ MPa}$ . Nestas plantas o maior valor de  $\psi_f$  ( $-0.48 \text{ MPa}$ ) foi atingido no 7º dia. A Fig. 3 mostra também que, entre o 3º e 6º dia sem irrigação, o valor de  $\psi_f$  diminuiu abruptamente de  $-0.83 \text{ MPa}$  para  $-1.59 \text{ MPa}$ , e o valor mínimo foi atingido no 7º dia de estresse ( $-1.67 \text{ MPa}$ ).

### 1.3. Radiação Fotossinteticamente Ativa

Na Fig. 4 são mostrados os valores médios da radiação

FIGURA 3 - Potencial da água da folha de plantas em cana-de-açúcar estressadas ( ■ —■ ) e não estressadas ( □ —□ ) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

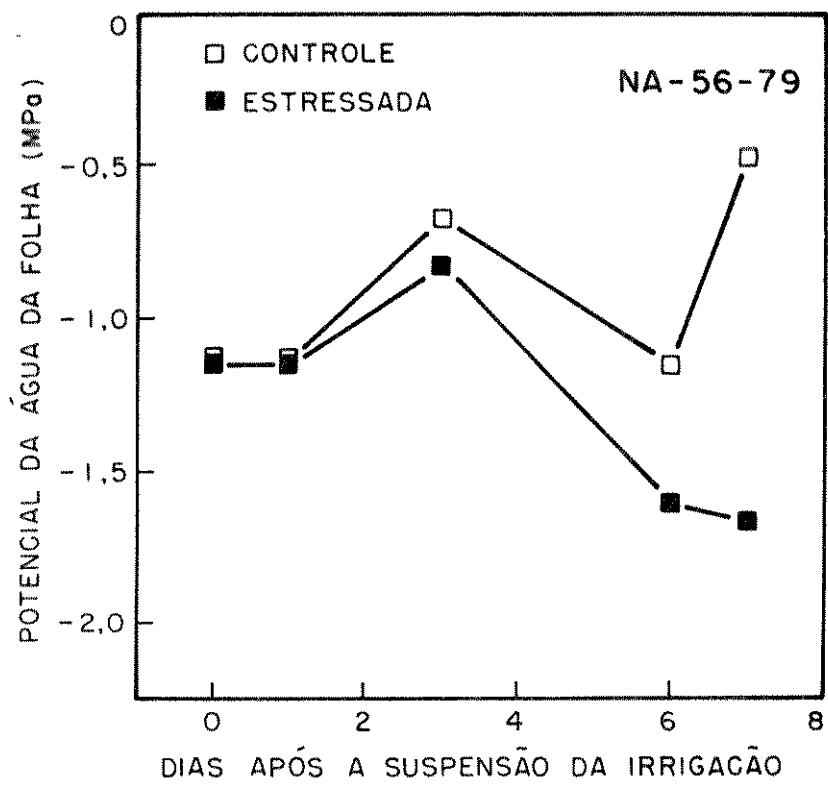
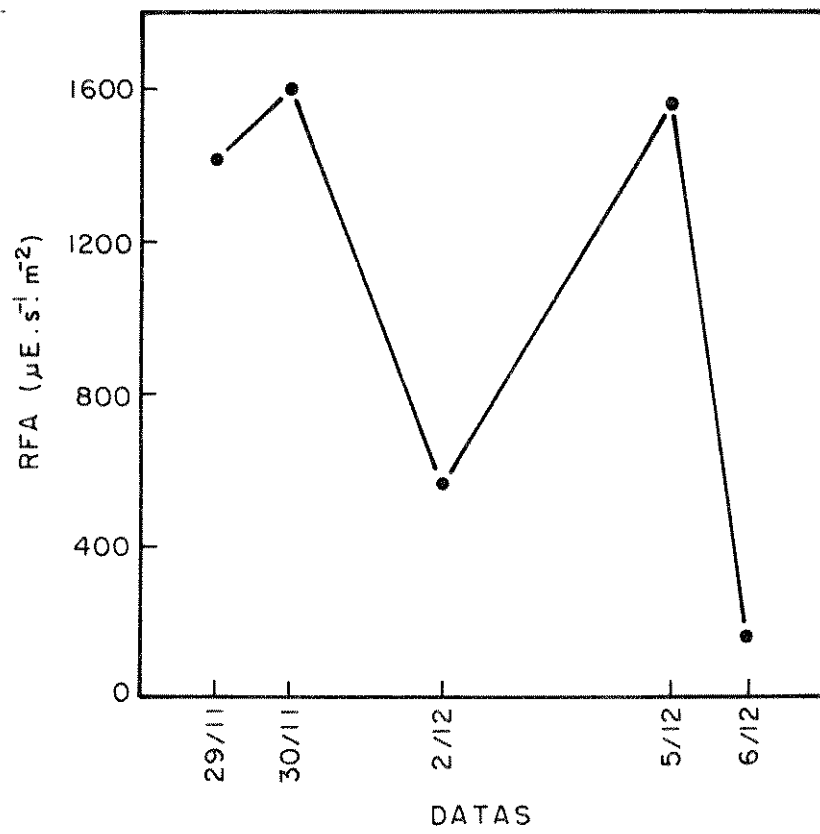


FIGURA 4 - Radiação fotossinteticamente ativa medida na superfície superior da folha de plantas de cana-de-açúcar durante o período de estudo. Cada ponto representa a média de 6 medições.



00

fotossinteticamente ativa (RFA), determinados nos dias 29 de novembro, 30 de novembro, 2 de dezembro, 5 de dezembro e 6 de dezembro de 1983, no período entre 11:00 e 13:00 horas. Observa-se que nos dias 29/11 e RFA foi de 1408 e 1603  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ , respectivamente; entre os dias 30/11 e 2/12, a RFA diminuiu de 1603  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  para 573  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ ; entre os dias 2/12 e 5/12 a RFA aumentou de 573  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  para 1565  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  e, finalmente, entre os dias 5/12 e 6/12 a RFA diminuiu de 1565  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  para 167  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ .

#### 1.4. Variação da Taxa de Transpiração com a Variação do Potencial da Água da Folha

A Fig. 5 mostra a variação da taxa de transpiração associada às alterações do potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar (var. NA-56-79) quando estressadas. Observa-se que a taxa de transpiração diminuiu linearmente com a diminuição do potencial da água da folha. Nota-se ainda que, para potencial da água da folha entre -0.6 e -1.2 MPa, o decréscimo da taxa de transpiração foi muito pequena, enquanto que em potenciais das águas das folhas mais baixos, entre -1.5 e -1.8 MPa, a taxa de transpiração atingiu seu menor valor.

#### 1.5. Alterações da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'Água com a Variação do Potencial da Água da Folha

A Fig. 6 mostra a variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água em função da variação do po

FIGURA 5 - Relação entre taxa de transpiração e potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar quando submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.



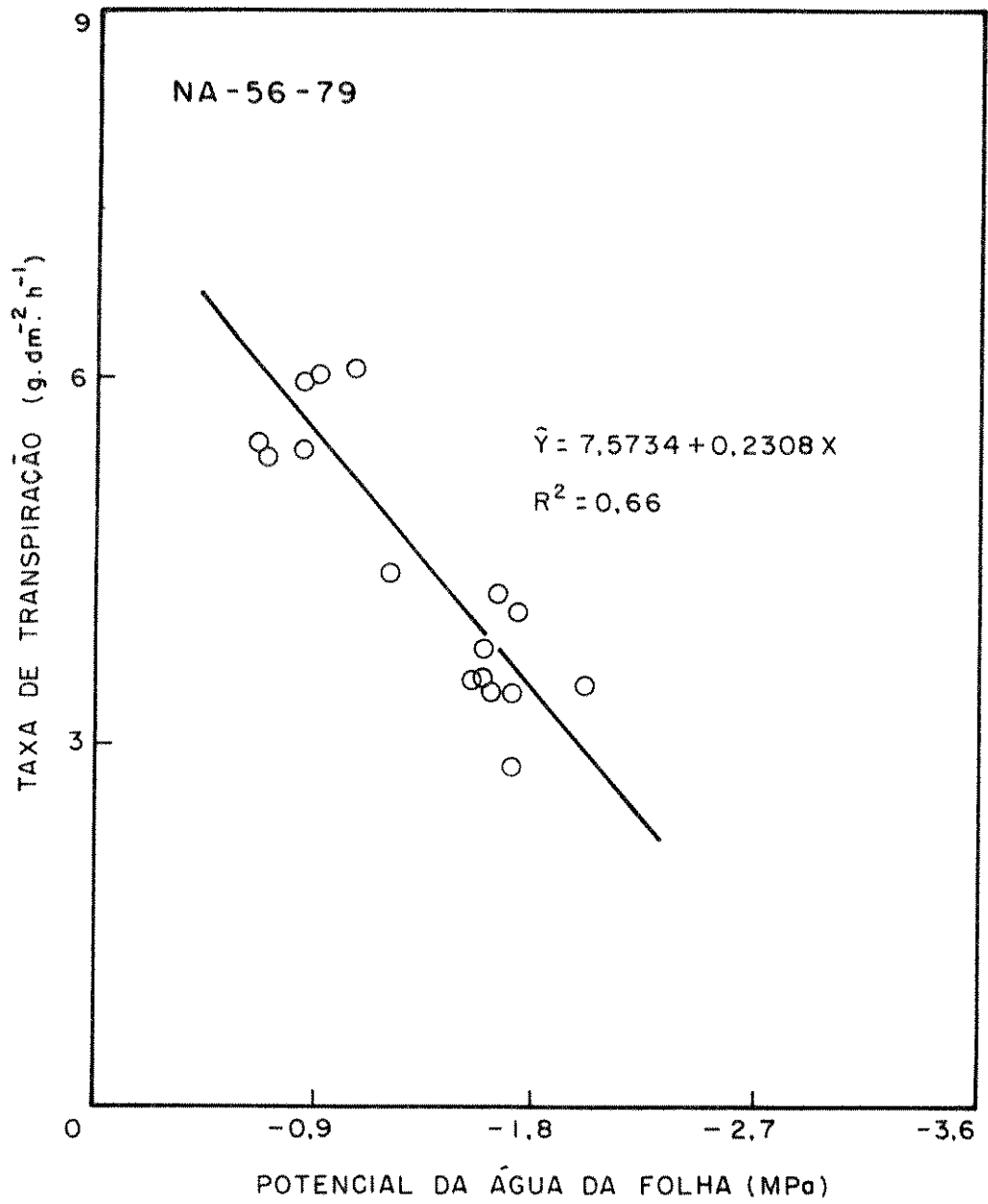
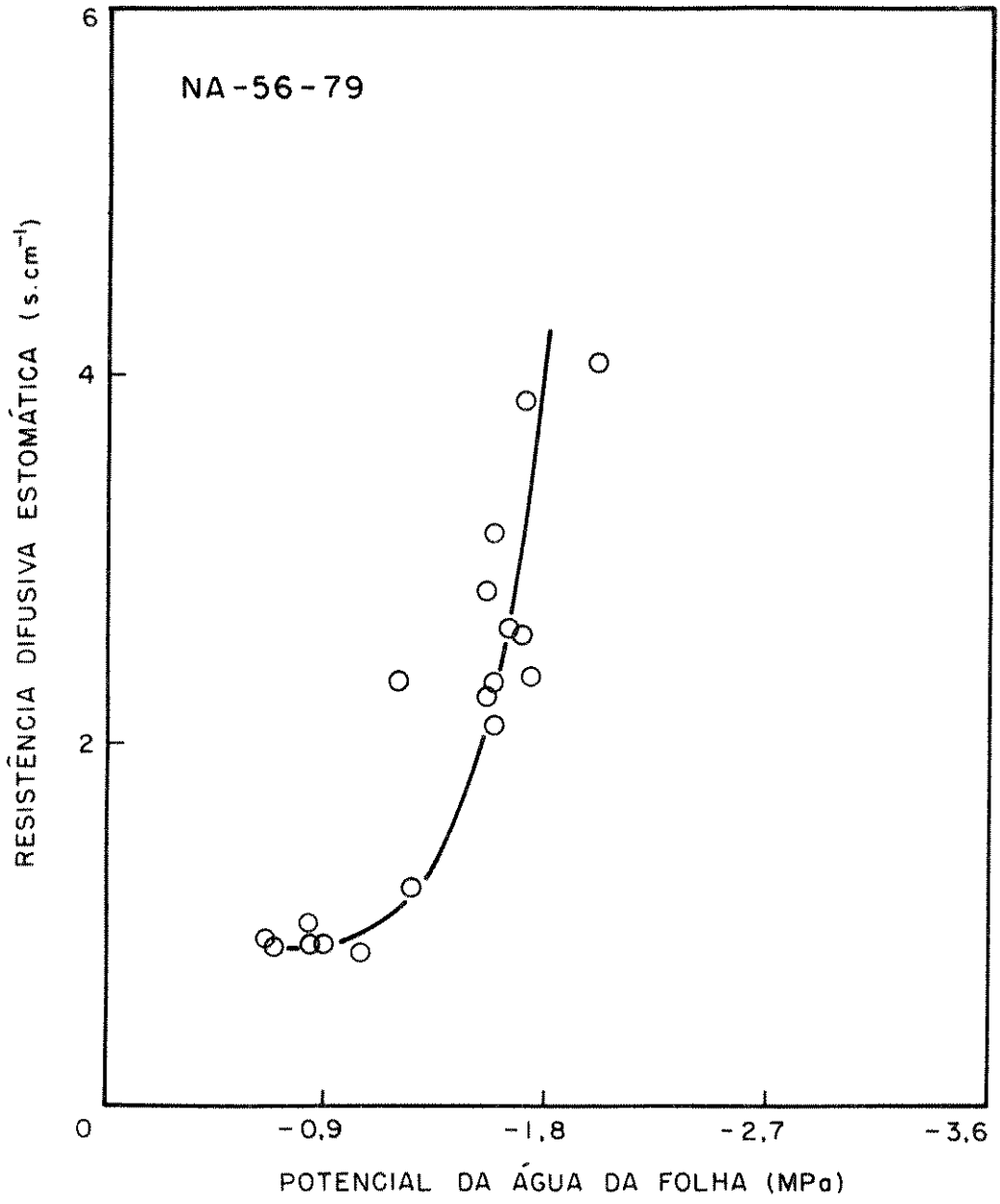


FIGURA 6 - Resistência difusiva estomática como uma função do potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar quando submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.



tencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-56-79, quando submetidas à deficiência hídrica. Os resultados mostram que a resistência estomática à difusão de vapor d'água manteve-se praticamente constante entre -0.6 e -1.2 MPa de potencial da água da folha. Quando o potencial da água da folha foi menor do que -1.2 MPa ocorreu um rápido aumento da resistência estomática à difusão de vapor d'água.

#### 1.6. Variação da Taxa de Transpiração com a Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água

A variação nos valores da taxa de transpiração com a variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água de folhas de plantas de cana-de-açúcar, quando submetidas à falta de água no solo, são representados na Fig. 7. Observa-se que, em valores de resistência difusiva estomática de até  $1.5 \text{ s.cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração quase não alterou seus valores. Quando a resistência difusiva estomática aumentou de  $1.5 \text{ s.cm}^{-1}$  para  $3.0 \text{ s.cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração diminuiu praticamente à metade. Nota-se, ainda, na Fig. 7 que, quando a resistência difusiva estomática variou de  $3.0$  à  $4.0 \text{ s.cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração diminuiu muito pouco.

#### 1.7. Variações da Condutância Estomática com a Taxa de Transpiração

Na Fig. 8 podem-se verificar os resultados que expressam a variação da condutância estomática com a alteração da taxa de transpiração. Observa-se que a condutância estomática

FIGURA 7 - Relação entre taxa de transpiração e resistência difusiva estomática de plantas de cana-de-açúcar submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.

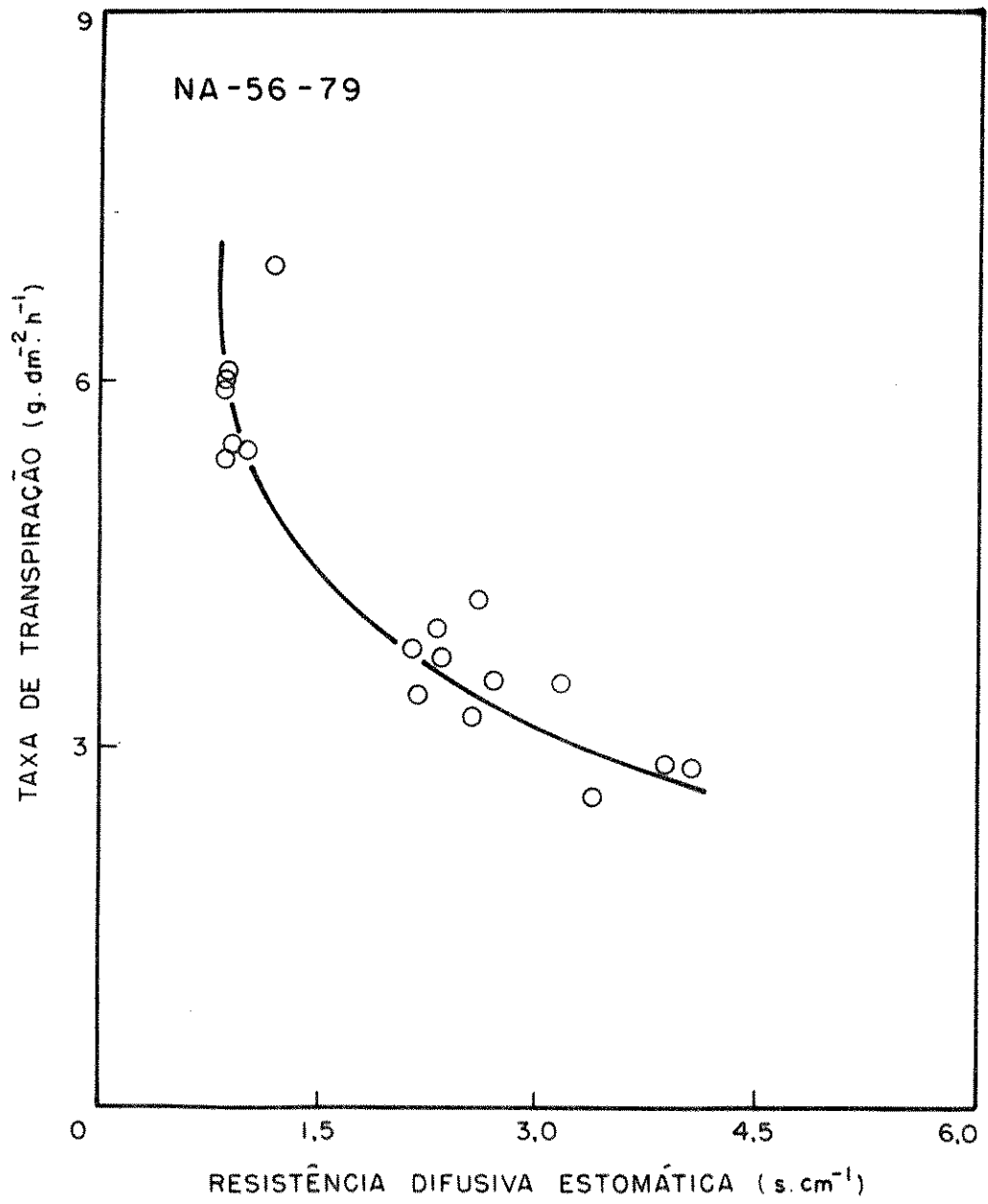
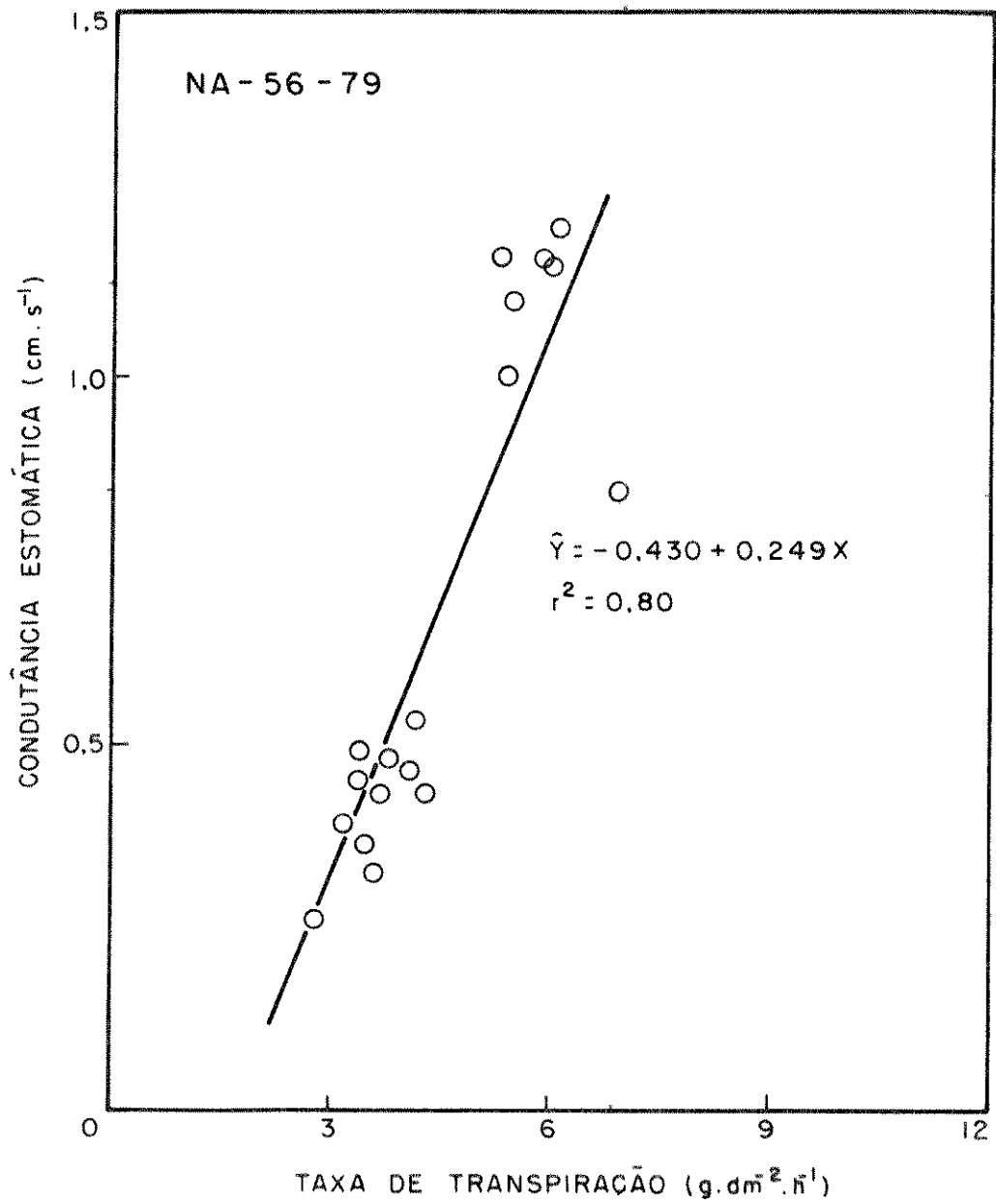


FIGURA 8 - Variações da condutância estomática em função da taxa de transpiração de plantas de cana-de-açúcar submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.



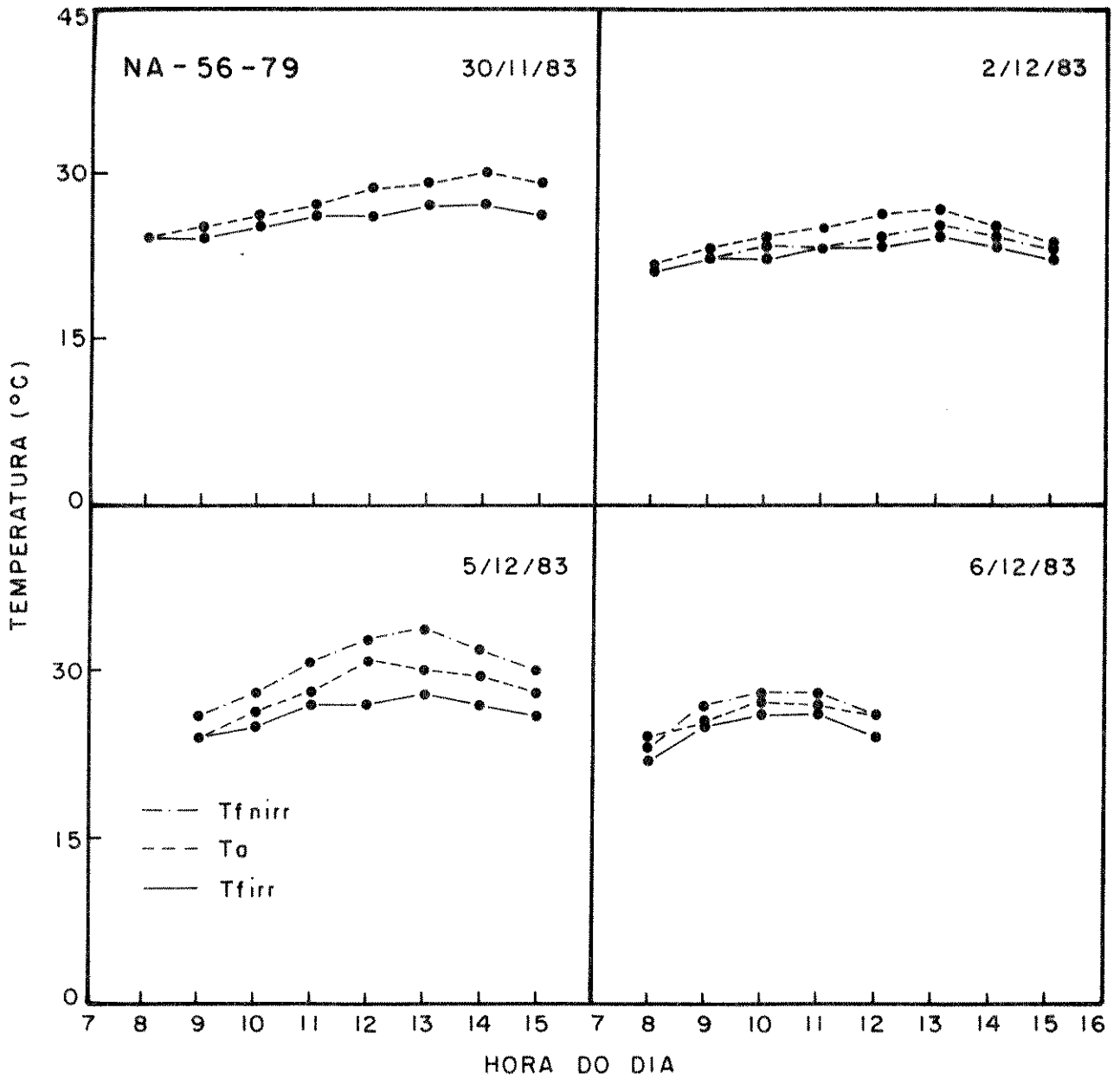


apresentou uma correlação linear com a taxa de transpiração , indicando que a condutância estomática apresentou valores crescentes quando a taxa de transpiração aumentou.

#### 1.8. Temperatura Foliar e Temperatura do Ar

Alterações horárias na temperatura foliar e temperatura do ar, medidas durante o período de estudo (30/11, 2/12, 5/12 e 6/12) em plantas de cana-de-açúcar, variedade NA-56-79, sob condições normais de irrigação e sob deficiência hídrica, são mostrados na Fig. 9. Observa-se que a temperatura do ar foi maior do que a temperatura foliar, tanto de plantas controle como nas estressadas, de 8:00 às 15:00 horas, nos dias 30/11 e 2/12/83. No dia 5/12/83, a temperatura do ar foi menor do que a temperatura foliar de plantas estressadas de 9:00 às 15:00 horas. Neste mesmo período as plantas irrigadas normalmente apresentaram temperatura foliar mais baixa do que a temperatura do ar. Em 6/12/83, logo nas primeiras horas do dia, a temperatura foliar das plantas sob deficiência hídrica foi menor do que a temperatura do ar. No período entre 9:00 e 11:00 horas, entretanto, a temperatura foliar de plantas estressadas foi maior do que a temperatura do ar e às 12:00 horas essas duas temperaturas foram iguais. A Fig. 9 mostra também que os maiores valores da temperatura foliar ocorreram às 13:00 horas nos dias 30/11, 2/12 e 5/12, e foram de 27, 24 e 28°C e 27, 25 e 34°C, respectivamente para plantas irrigadas normalmente e aquelas sob deficiência hídrica. Já no dia 6/12/83, o maior valor de temperatura foliar foi obtido às 11:00 horas sendo de 26°C para as plantas irrigadas normalmente e 28°C para plantas submetidas à falta d'água.

FIGURA 9 - Alterações horárias na temperatura do ar (.----.) e na temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar irrigadas normalmente (.\_\_\_\_.) e estressadas (-.-.-), medidas durante o período de estudo. Cada ponto representa a média de 5 leituras.



### 1.9. Diferença entre a Temperatura Foliar e a Temperatura do Ar

A Fig. 10 mostra as diferenças entre a temperatura foliar e temperatura do ar ( $\Delta T$ ), medidas em plantas de cana-de-açúcar, var- NA-56-79, quando sob condições de irrigação e deficiência hídrica. Os valores obtidos mostram que no dia 30/11 a temperatura foliar permaneceu mais baixa do que a temperatura do ar. No dia 2/12, a temperatura foliar das plantas irrigadas normalmente foi menor do que daquelas sob deficiência hídrica, sendo que em ambas as condições a temperatura do ar foi sempre mais alta. No dia 5/12, foi observado que a temperatura da folhagem das plantas irrigadas manteve-se mais baixa do que a temperatura do ar, porém, nas plantas sob deficiência hídrica a temperatura da folhagem atingiu valores mais altos do que a temperatura do ar. Finalmente no dia 6/12, até às 8:30 horas, a temperatura da folhagem das plantas irrigadas normalmente, e daquelas estressadas estavam mais baixa do que a temperatura do ar, sendo que, a partir daí, a temperatura da folhagem das plantas estressadas elevou-se acima da temperatura do ar. A figura mostra, também, que as menores diferenças encontradas para as plantas irrigadas normalmente (controle) ocorreram nas primeiras horas da manhã (8:00 horas), durante quase todo o período de estudo, exceto no dia 6/12/83, sendo que essas diferenças foram de 0, -0.4 e 0-.2<sup>0</sup>C, nos dias 30/11, 2/12 e 5/12/83, respectivamente. As maiores diferenças entre a temperatura foliar e temperatura do ar para as plantas estressadas ocorreu no dia 5 de dezembro, e os valores variaram de 1.8 à 4.0<sup>0</sup>C no período de 9:00 às 13:00 horas.

A Fig. 11 mostra a temperatura foliar e temperatura

FIGURA 10 - Diferenças horárias entre a temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar quando sob condições de irrigação (.\_\_\_\_.) e deficiência hídrica (\_\_\_\_\_.) e temperatura do ar (-----), medidas durante o período de estudo. Cada ponto representa a média de 5 leituras.

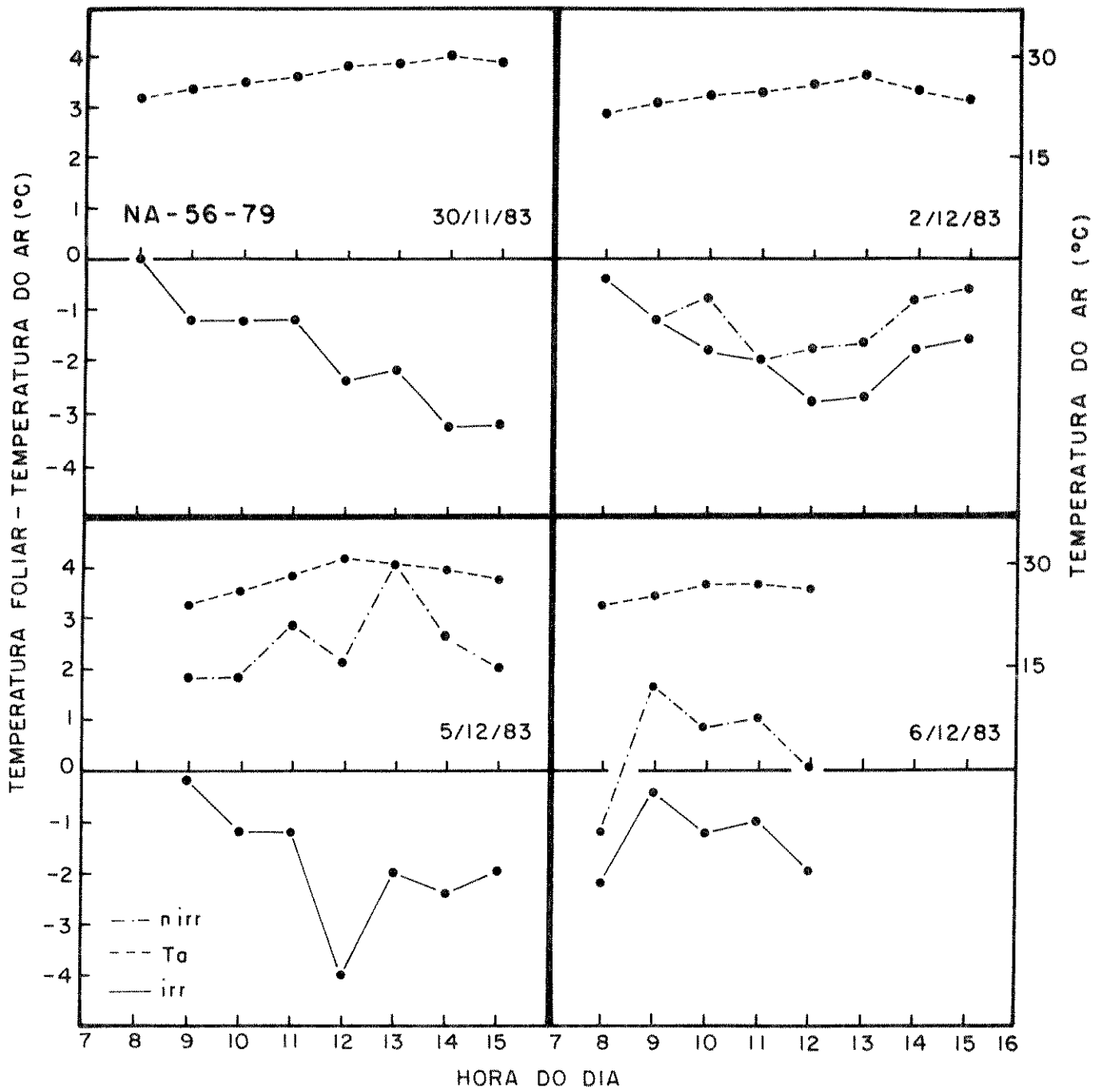
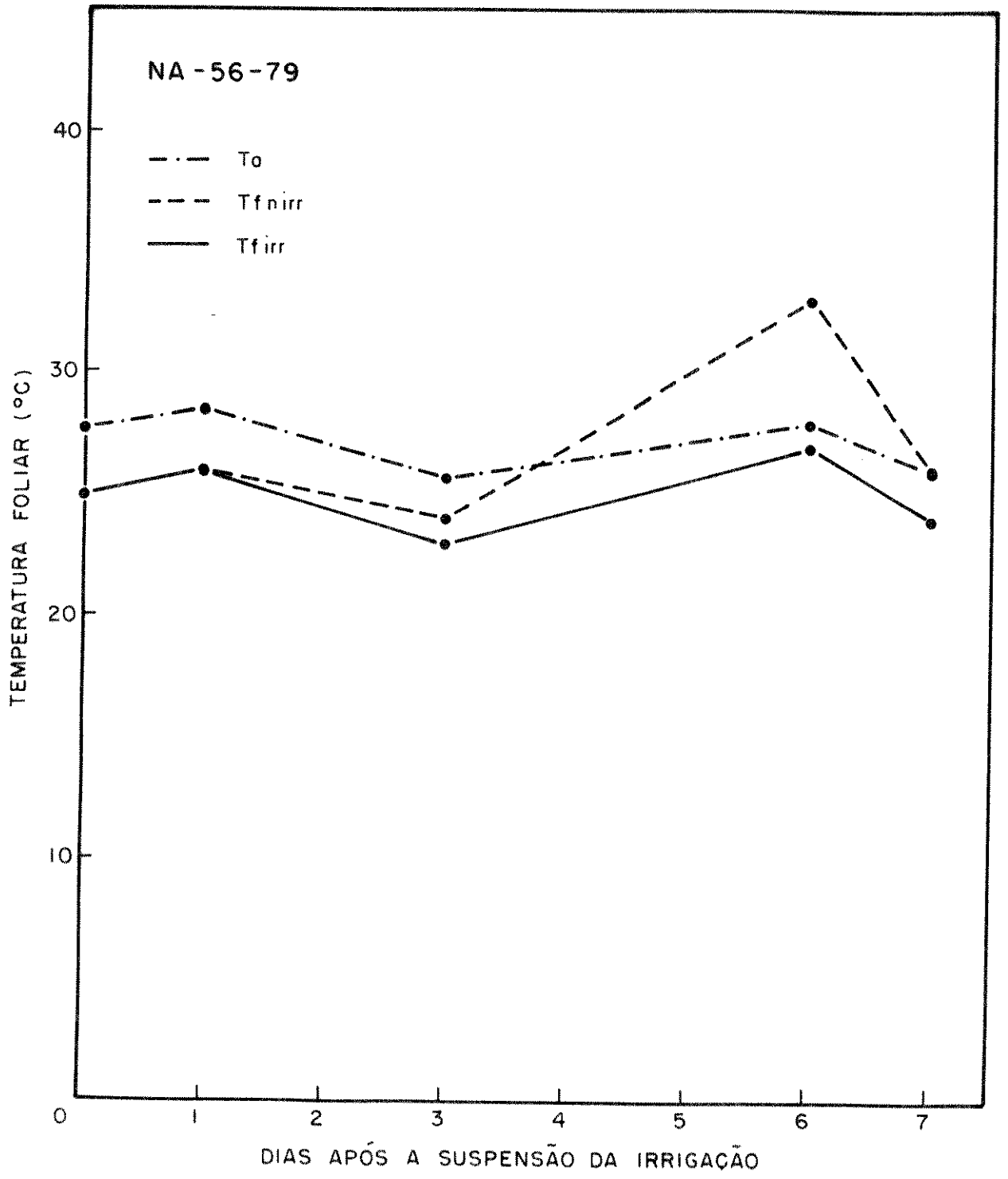


FIGURA 11 - Temperatura do ar (----) e temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (.\_\_\_\_.) e submetidas ao estresse hídrico (\_.\_.\_.\_) em relação ao tempo (em dias), após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 5 leituras.





do ar de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-59-76, quando irrigadas normalmente (controle) e sob déficit hídrico (estressadas). Observa-se que, até o 1º dia após a suspensão do fornecimento de água, a temperatura da folhagem das plantas irrigadas e estressadas permaneceram iguais. Entre o 1º e 3º dia, a temperatura foliar das plantas estressadas foi 1°C superior às daquelas de plantas irrigadas; no período entre o 3º e 6º dias, a temperatura foliar das plantas com deficiência de água aumentou abruptamente, quando comparada com plantas irrigadas normalmente. Nota-se, também, que somente a partir do 4º dia de suspensão da irrigação, e até o 6º dia, a temperatura da folhagem das plantas estressadas foi superior à temperatura do ar; no 7º dia, as temperaturas da folha e do ar se igualaram.

A Tab. 1 apresenta um resumo das medidas de temperatura foliar máxima, temperatura do ar máxima e radiação fotossinteticamente ativa, obtidas 1 m acima da folhagem. Observa-se que no 1º dia de medição (30/11) a temperatura do ar foi de 30.2°C e a radiação fotossinteticamente ativa estimada em  $1603 \mu\text{E} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  ( $\approx 348 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ ), caracterizando um dia claro. Em 2/12, a temperatura do ar foi de 26.7°C e a radiação fotossinteticamente ativa  $573 \mu\text{E} \cdot \text{s}^{-2} \cdot \text{m}^{-2}$  ( $\approx 125 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ ), caracterizando um dia parcialmente nublado. O dia 5/12 apresentou uma temperatura do ar igual a 31°C e uma radiação fotossinteticamente ativa de  $1565 \mu\text{E} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  ( $\approx 340 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ ), indicando um dia de céu claro, e o dia 6/12 com uma temperatura do ar igual a 27°C e uma radiação fotossinteticamente ativa de  $167 \mu\text{E} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  ( $\approx 36 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ ) foi característico de um dia bastante nublado, com chuva a partir das 12:30 horas. A tabela mostra, também, que, quando a temperatura do ar foi maior de 30°C, em 5/12/83, uma diferença máxima de 6°C foi observada entre a temperatura foliar de plantas irrigadas e não irrigadas.

TABELA 1 - Temperatura foliar máxima ( $T_F^{\circ}C$ ) medida com um termômetro de infravermelho BARNES INSTATHERM, Temperatura do ar máxima ( $T_A^{\circ}C$ ) medida com um psicrômetro tipo ASSMAN e Radiação Fotossinteticamente Ativa (RFA,  $\mu E \cdot s^{-1} \cdot m^{-2}$ ) medida com um sensor quântico acoplado a um porômetro de equilíbrio dinâmico LI-COR, modelo 1600, no período de 11:00 às 13:00 hs.

DATA	$T_{A\text{máx.}}$	$T_{F\text{máx.}}$		RFA
		IRR	NIRR	
30/11/83	30.2	27	27	1603
02/12/83	26.7	24	25	573
05/12/83	31.0	28	34	1565
06/12/83	27.0	26	28	167

CANA-DE-AÇÚCAR (NA-56-79)

#### 1.10. Determinações da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água e Taxa de Transpiração Associadas à Variação da Temperatura Foliar

A correlação entre a resistência estomática à difusão de vapor e taxa de transpiração com a variação da temperatura foliar, é mostrada na Fig. 12. Observa-se que, quando a temperatura foliar se elevou de 23 para 24°C, tanto a resistência estomática quanto a taxa de transpiração aumentaram muito pouco; entre 24 e 27°C a resistência estomática total da folha praticamente triplicou, passando de 0.90 s.cm<sup>-1</sup> para 2.18 s.cm<sup>-1</sup>, enquanto que a taxa de transpiração aumentou de 1.86 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para 1.96 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>. Quando a temperatura foliar aumentou de 27°C para 32°C a resistência estomática total da folha continuou aumentando, enquanto que a taxa de transpiração diminuiu até atingir seu valor mínimo de 1.34 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>.

#### 1.11. Alterações do Potencial da Água da Folha e Condutância Estomática com a Variação da Temperatura Foliar

A Fig. 13 mostra o padrão de variação do potencial da água da folha e condutância estomática associados à variação da temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-56-79, quando submetidas à deficiência hídrica. Nota-se que a elevação da temperatura foliar até 27°C causou uma rápida diminuição do potencial da água da folha, o qual variou de -0.68 MPa (23°C) para -1.41 MPa (27°C), e também na condutância estomática, que decresceu de 1.20 cm.s<sup>-1</sup> (23°C) para 0.70 cm.s<sup>-1</sup> (27°C). Quando a temperatura foliar aumentou de 27 para 32°C, o potencial da água da folha diminuiu de -1.41 MPa para -1.59 MPa e a condutância

FIGURA 12 - Interrelações entre a resistência difusiva estomática e taxa de transpiração com a variação de temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar, quando submetidas à deficiência hídrica com 10 meses de idade. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

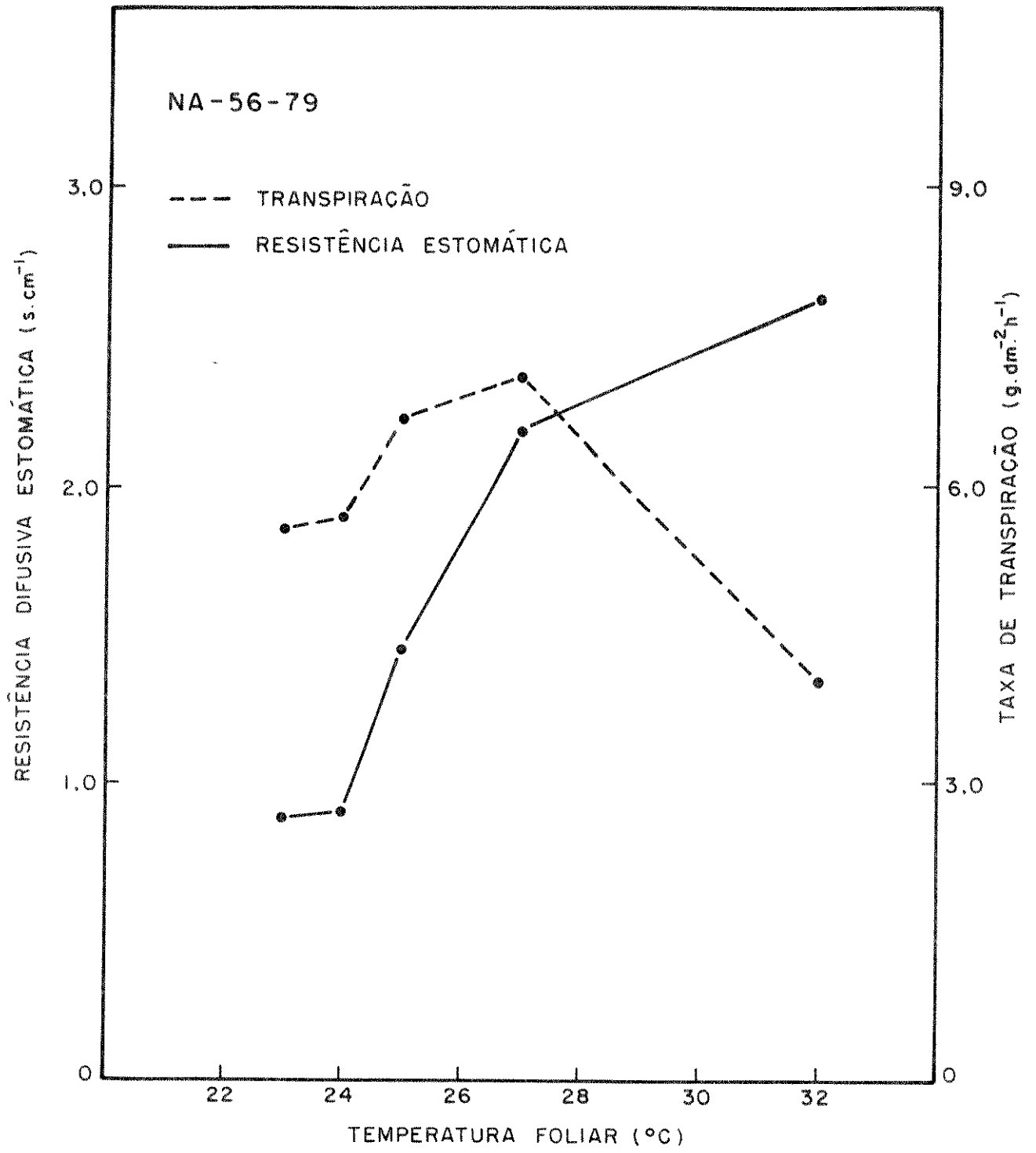
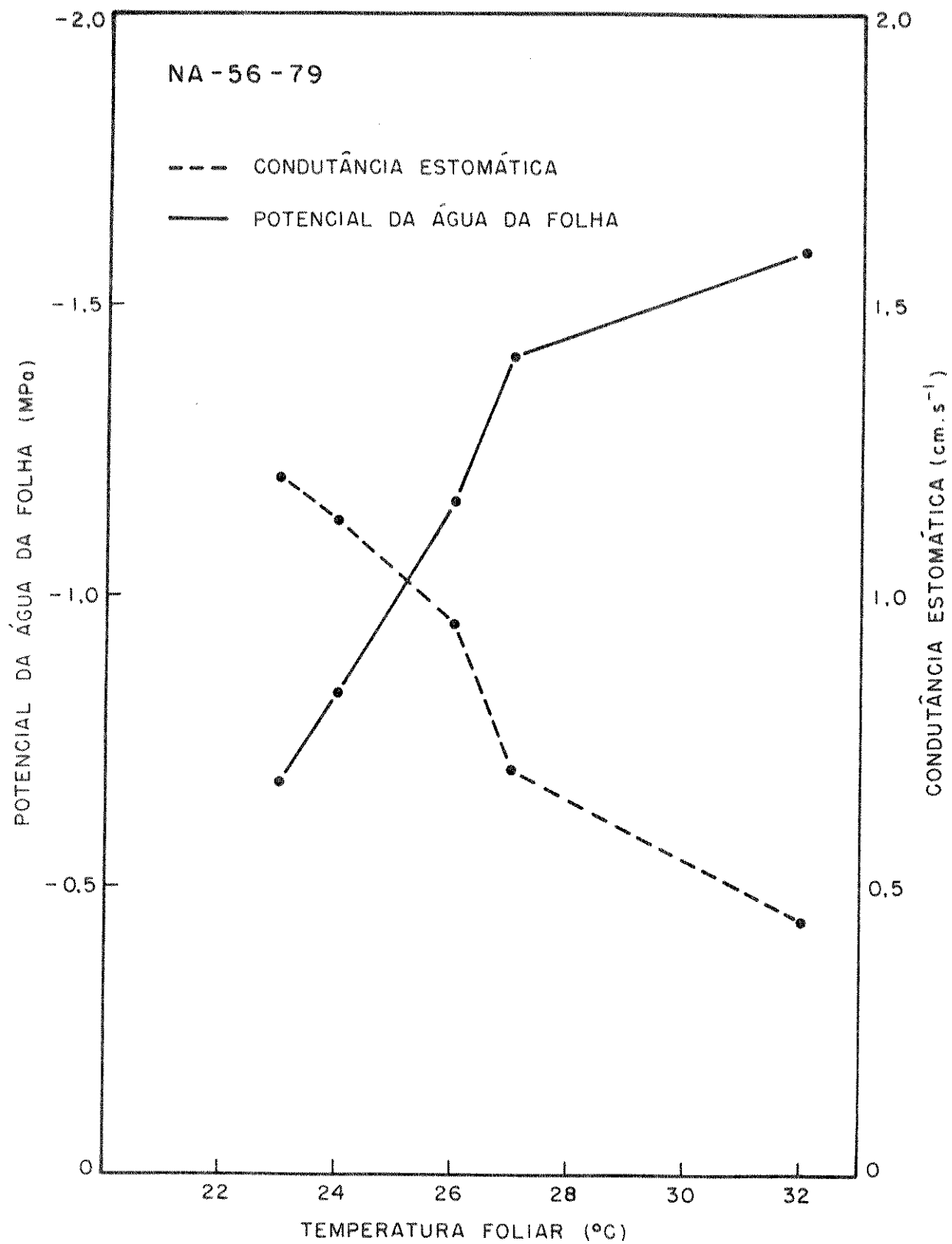


FIGURA 13 - Interrações entre o potencial da água da folha e condutância estomática com a variação da temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica com 10 meses de idade. Cada ponto representa a média de 6 repetições.



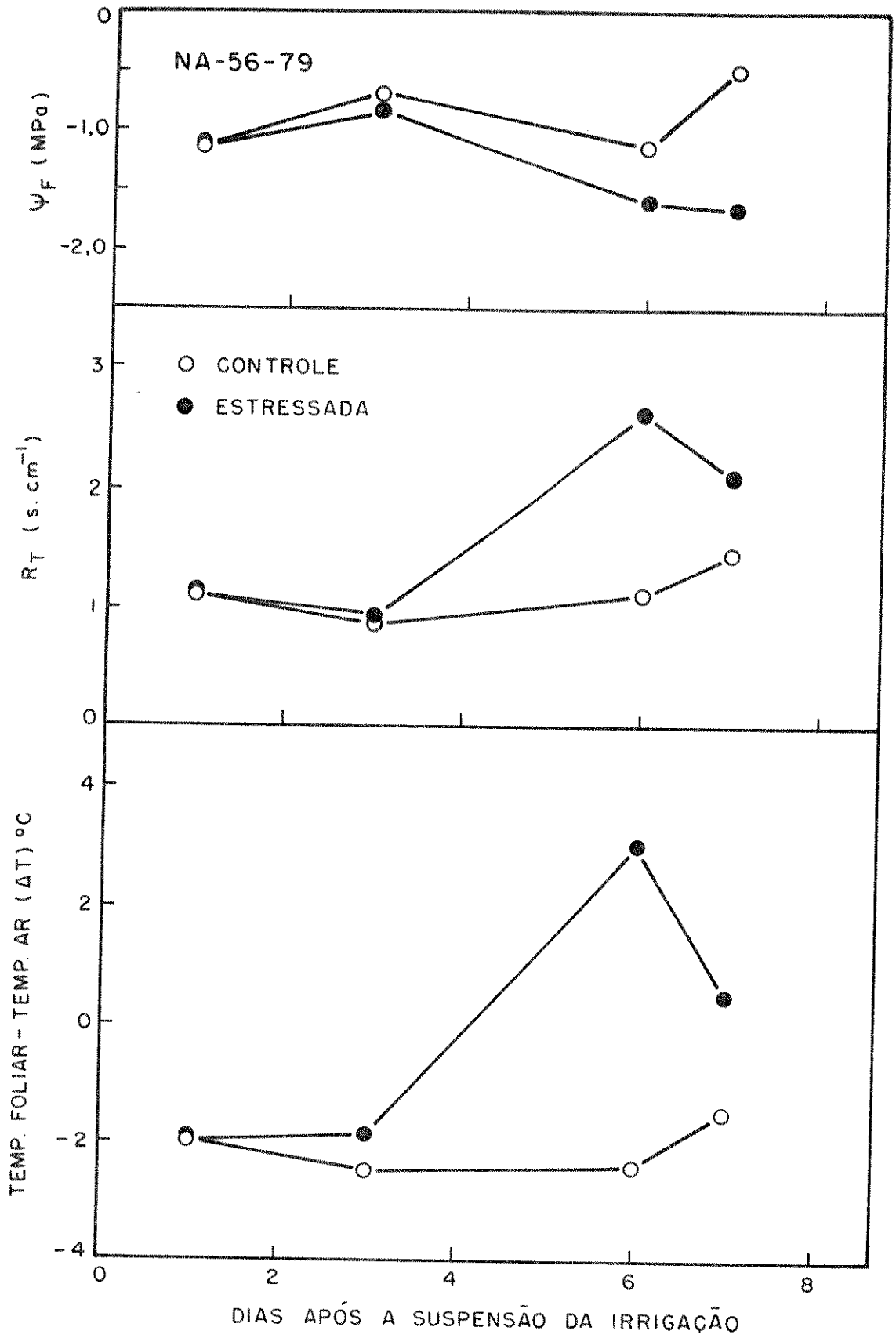
estomática caiu em praticamente o dobro, passando de  $0.70 \text{ cm.s}^{-1}$  para  $0.44 \text{ cm.s}^{-1}$ .

#### 1.12. Relações entre Potencial da Água da Folha, Resistência Difusiva Total da Folha e Diferença entre Temperatura Foliar e do Ar

A tendência sazonal nos valores do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), resistência difusiva total da folha ( $R_T$ ) e diferença entre temperatura foliar e do ar ( $\Delta T$ ), de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-56-79, quando irrigadas normalmente e submetidas à deficiência hídrica, é mostrada na Fig. 14. Nota-se que, até o 3º dia de suspensão da irrigação, nenhuma diferença significativa foi observada nos valores de  $\psi_f$  e  $R_T$  entre plantas irrigadas (controle) e não irrigadas (estressadas). Durante este período valores do  $\Delta T$  foram negativos. Entre o 3º e 6º dias, os valores de  $R_T$  e  $\Delta T$  para as plantas stressadas foram bem superiores àqueles das plantas controle, e a expressão de  $\Delta T$  passou de valores negativos para positivos. No mesmo período o  $\psi_f$  diminuiu sendo que para as plantas stressadas a diminuição foi maior do que as plantas controle. No 7º dia de tratamento sem irrigação, o  $\psi_f$ ,  $R_T$  e  $\Delta T$  das plantas controle aumentou, enquanto que nas plantas stressadas os valores diminuíram. Verifica-se ainda, pela análise dos gráficos da Fig. 14 que, no 7º dia de suspensão da irrigação, a diminuição da  $R_T$  e o pequeno decréscimo do  $\psi_f$  nas plantas stressadas causou diminuição dos valores de  $\Delta T$ , sem contudo torná-lo negativo.



FIGURA 14 - Potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), resistência difusiva total da folha ( $R_T$ ) e diferença entre temperatura foliar e temperatura do ar ( $\Delta T$ ) de plantas de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico, em função do tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto é a média de 5 a 6 medições.



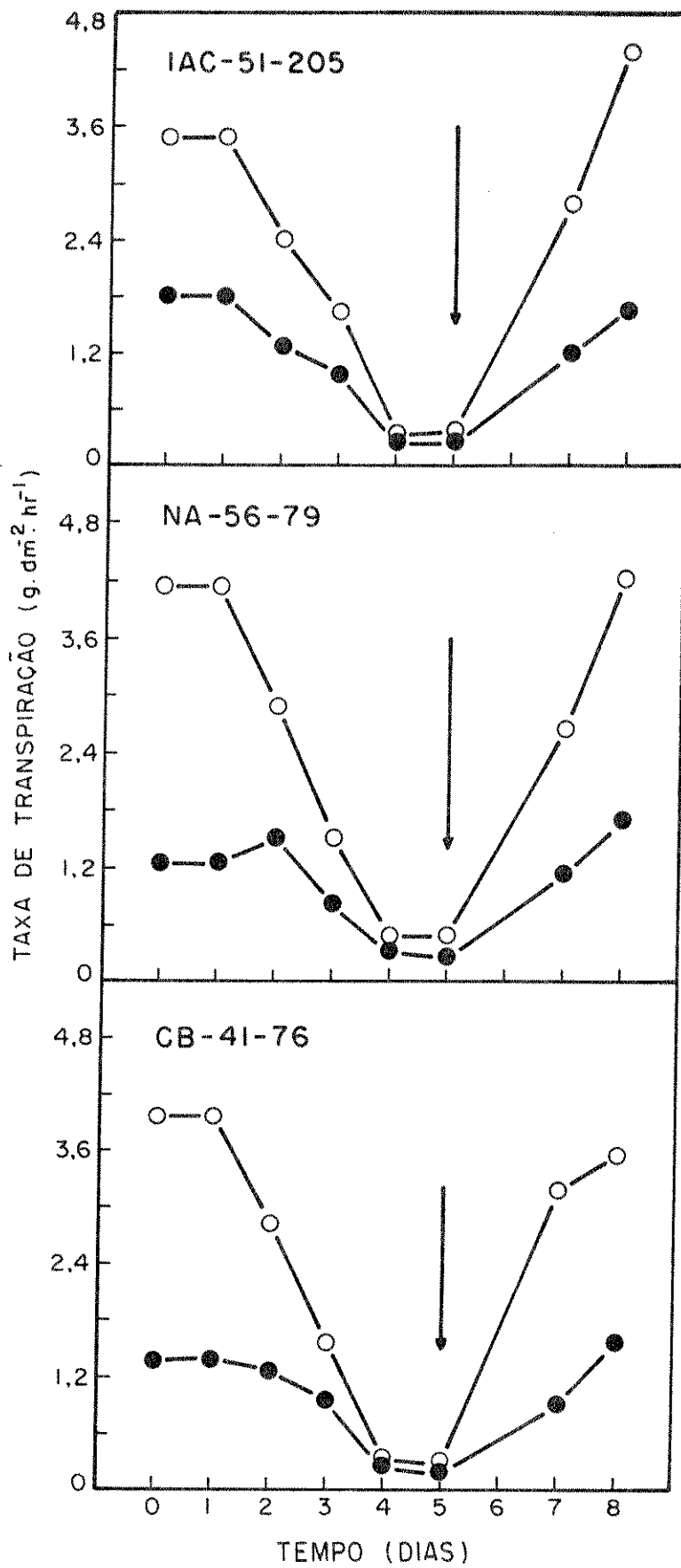
## 2. Experimento 2

O objetivo deste experimento foi examinar o efeito do estresse hídrico, aplicado durante a fase de intenso crescimento vegetativo (plantas com aproximadamente dois meses de idade), sobre o comportamento estomático e alterações no potencial da água da folha e crescimento, em três variedades de cana-de-açúcar (NA-59-76, CB-41-76 e IAC-51-205) com diferentes graus de tolerância à seca. A apresentação dos resultados deste experimento seguirá no formato semelhante àquele utilizado no experimento 1.

### 2.1. Taxa de Transpiração

Na Fig. 15 são mostrados os valores da taxa de transpiração para a superfície inferior (abaxial) e superior (adaxial) da folha das variedades estudadas, durante o desenvolvimento e recuperação de um estresse hídrico imposto pela suspensão da irrigação. Nesta condição, os materiais se comportaram de maneira semelhante no que diz respeito ao padrão de comportamento durante o desenvolvimento do estresse e posterior recuperação. Observa-se que, até o 3º dia após a suspensão da irrigação, a taxa de transpiração da superfície abaxial da folha das três variedades estudadas, foi bem maior quando comparada com a superfície adaxial. Entre o 4º e 5º dias de estresse hídrico as taxas de transpiração das duas superfícies da folha não diferiram significativamente. A Fig. 15 mostra, também, que a taxa de transpiração na superfície abaxial alcançou valores máximos de 3.93, 4.11 e 3.45  $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , respectivamente, para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, no 1º dia após a suspensão

FIGURA 15 - Alterações na taxa de transpiração da superfície superior (●—●) e inferior (○—○) da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar, quando submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação. As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.

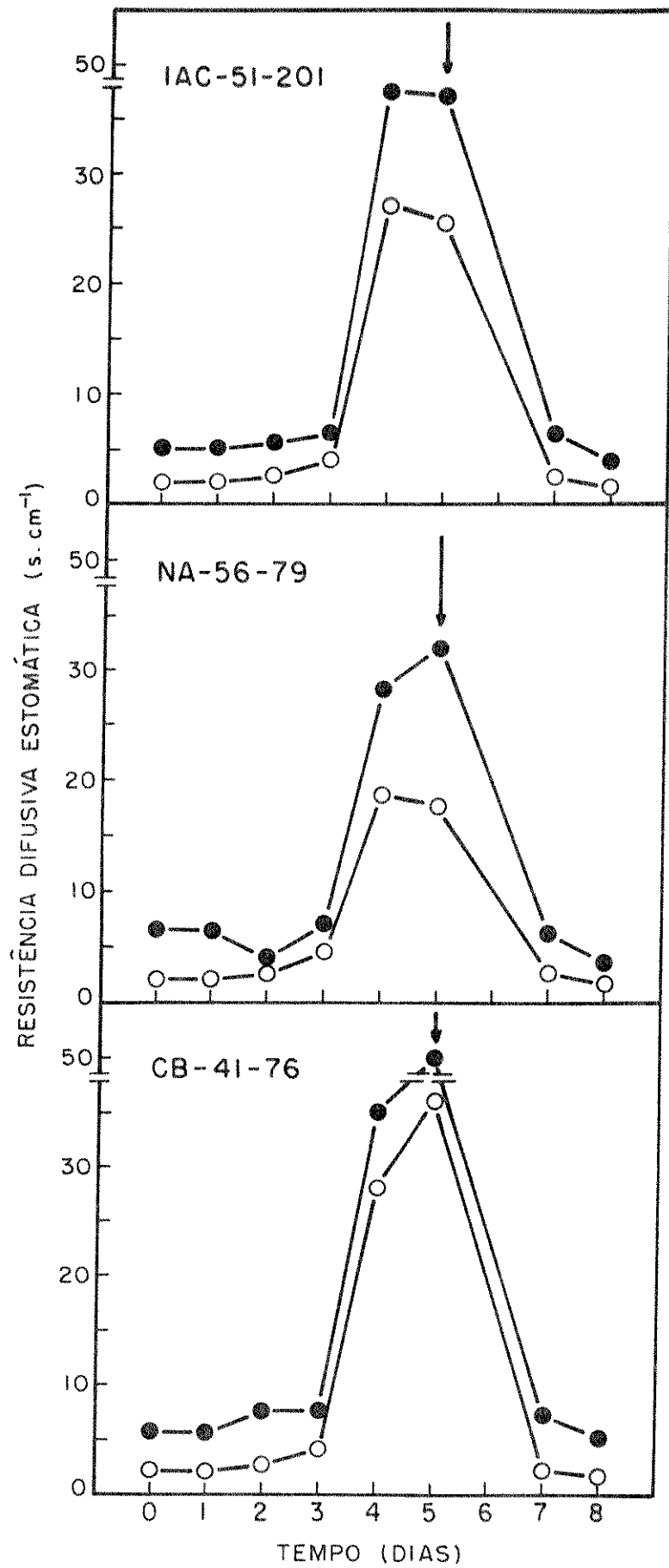


do fornecimento de água. Com o desenvolvimento do estresse, a taxa de transpiração diminuiu gradualmente entre o 1º e 4º dia, até alcançar um valor mínimo entre o 4º e 5º dia. Após a ré-irrigação, as variedades estudadas mostraram rápida recuperação da taxa de transpiração, sendo que 72 horas após as plantas alcançaram seus valores iniciais.

## 2.2. Resistência Estomática à Difusão de Vapor d'Água

A variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água para as superfícies abaxial e adaxial da folha de plantas de cana-de-açúcar, quando sob estresse hídrico e ré-irrigação, é mostrada na Fig. 16. Os resultados indicam um padrão definido de variação da resistência difusiva estomática nas três variedades, no período compreendido entre 1 e 3 dias após a suspensão da irrigação. Nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, os valores da resistência difusiva estomática medidos na superfície abaxial da folha variaram de 2.0 à 36.0  $s.cm^{-1}$ , enquanto que para a superfície adaxial esses valores foram de 5.0 à 48.8  $s.cm^{-1}$ . Todas as variedades apresentaram um brusco aumento de  $R_T$  entre o 3º e 4º dias de estresse. A Fig. 16 mostra, também, que a resistência estomática à difusão de vapor d'água na variedade CB-41-76 alcançou valores máximos no 5º dia após a suspensão da irrigação (36.0  $s.cm^{-1}$  para a superfície abaxial e 48.8  $s.cm^{-1}$  para a superfície adaxial). No caso das variedades NA-56-79 e IAC-51-205, os valores máximos para a superfície adaxial foram menores do que 40.0  $s.cm^{-1}$  (32.0  $s.cm^{-1}$  para a NA-56-79, no 5º dia e 37.5  $s.cm^{-1}$ , no 4º dia para IAC-51-205). Todas as variedades estudadas mostraram rápida recuperação após a ré-irrigação, sendo que apenas a variedade NA-56-79 não atingiu os níveis iniciais de  $R_T$

FIGURA 16 - Alterações na resistência difusiva estomática da superfície superior (●—●) e inferior (○—○) da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar, quando submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação. As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.





após 48 horas de ré-irrigação.

O curso diário da transpiração de plantas crescendo em casa-de-vegetação, durante diferentes regimes de irrigação, é a apresentado na Fig. 17. Os resultados mostram que a taxa de transpiração de plantas no tratamento irrigado (controle) variou de 4.46 a 7.80  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  (CB-41-76); 4.19 a 9.76  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  (NA-56-79) e 5.41 a 6.97  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  (IAC-51-205). A taxa de transpiração inicial no tratamento seco (plantas estressadas) foi de 5.29, 5.36 e 5.25  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, respectivamente, e decresceu rapidamente até atingir valores de 0.37  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  na variedade CB-41-76, no 5º dia de estresse hídrico, 0.71  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  na variedade NA-56-79, no 4º dia, e 0.59  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  na variedade IAC-51-205, também no 4º dia. Após a ré-irrigação, todas as plantas do tratamento seco recuperaram suas taxas de transpiração dentro de 24 horas, sendo que 72 horas após a ré-irrigação, a taxa de transpiração alcançou valores de 5.11, 5.82 e 5.97  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ , respectivamente, para as variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, os quais correspondem a 100% da taxa de transpiração média das plantas do tratamento irrigado (controle).

A Fig. 18 mostra a variação da resistência difusiva estomática total da folha ( $R_T$ ) de plantas irrigadas normalmente e daquelas submetidas ao estresse hídrico pela suspensão da irrigação e posterior recuperação. Nota-se que, nas três variedades, os valores de  $R_T$ , no tratamento irrigado, variou muito pouco durante todo o período experimental, atingindo valores que oscilaram entre 0.72 e 1.59  $\text{s.cm}^{-1}$ . No tratamento sem irrigação (plantas estressadas), a  $R_T$  aumentou com o desenvolvimento da tensão hídrica, atingindo um máximo entre o 4º e o 5º dias. O valor máximo de  $R_T$  foi encontrado para a variedade CB-41-76

FIGURA 17 - Alterações na taxa de transpiração da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (○ — ○) e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação (● — ●). As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.

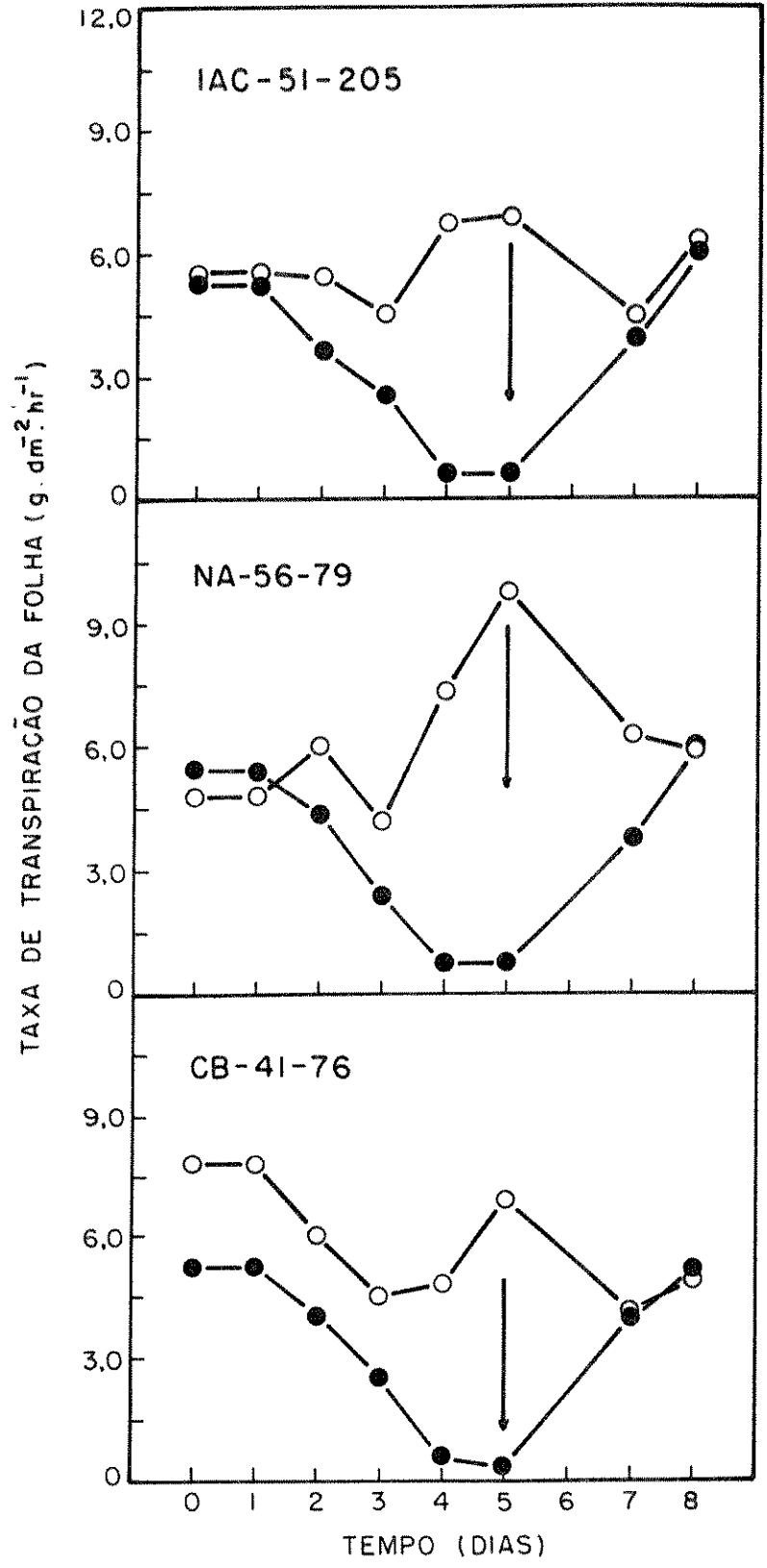
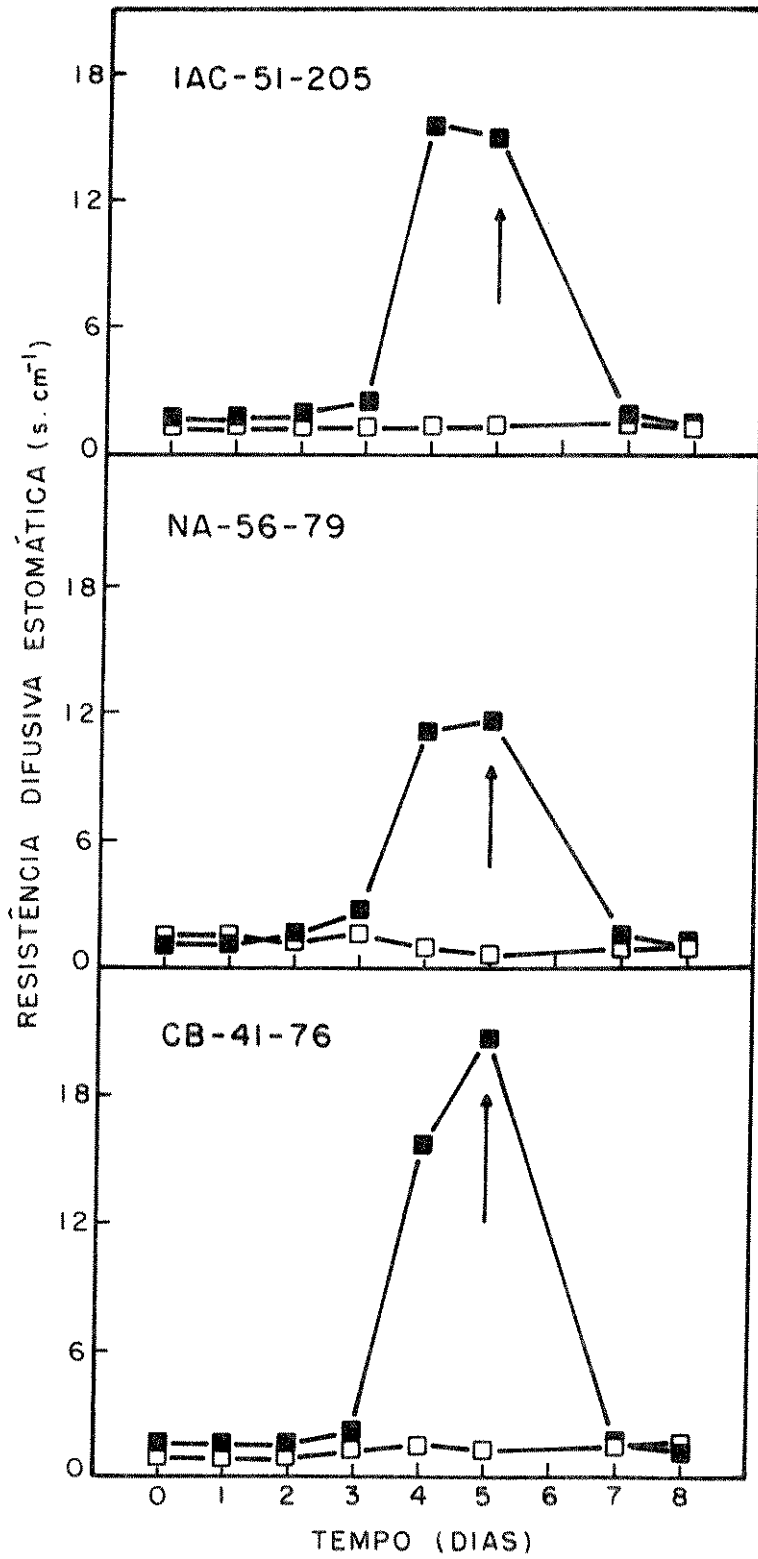


FIGURA 18 - Alterações na resistência difusiva estomática total da folha de plantas das três variedades de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (□—□) e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação (■—■). As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.



( $20.78 \text{ s.cm}^{-1}$ ) enquanto que o valor mínimo foi observado na variedade NA-56-79 ( $11.4 \text{ s.cm}^{-1}$ ). A  $R_T$ , 48 horas após a ré-irrigação, alcançou valores de 1.47, 1.76 e  $1.77 \text{ s.cm}^{-1}$ , para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, respectivamente, sendo que os menores valores de  $R_T$ , após a ré-irrigação, só foram alcançados 72 horas após, e corresponderam a 100% do tratamento irrigado (controle). A Fig. 18 mostra, também, que até o 3º dia de suspensão do fornecimento de água para as plantas, os valores de  $R_T$  são praticamente iguais, tanto para as plantas irrigadas normalmente como para aquelas estressadas (sem irrigação).

A Tab. 2 mostra a condutância estomática ( $C_S$ ), resistência difusiva estomática da superfície inferior ( $R_{fi}$ ) e superior ( $R_{fs}$ ) da folha e resistência total da folha ( $R_T$ ) de plantas de 3 variedades de cana-de-açúcar durante o estresse hídrico e posterior recuperação. Observa-se que em CB-41-76, os níveis de resistência difusiva nas superfícies inferior e superior da folha aumentaram de 1.85 para  $36.2 \text{ s.cm}^{-1}$  e 5.54 para  $48.8 \text{ s.cm}^{-1}$ , respectivamente, durante o estabelecimento da deficiência hídrica (5 dias após a suspensão da irrigação), estágio no qual o fechamento estomático foi observado. Quando as plantas foram ré-irrigadas, ocorreu uma rápida recuperação, sendo que os valores iniciais foram atingidos 48 horas após a irrigação. Comportamento semelhante foi observado também para NA-56-79 e IAC-51-205 no que diz respeito à rápida recuperação durante o estágio de pós-estresse. Nota-se, ainda, que os valores da resistência difusiva estomática na superfície inferior e superior das folhas, das variedades NA-56-79 e IAC-51-205, alcançaram seus valores máximos nas folhas com sinais de murchamento, porém, bem inferiores àqueles obtidos na CB-41-76. A  $R_T$  foi alta durante a perda de turgescência, sendo que seus valores, em ordem

TABELA 2 - Condutância Estomática ( $C_s = \text{cm.s}^{-1}$ ), Resistência Difusiva Estomática ( $R = \text{s.cm}^{-1}$ ) da superfície superior e inferior da folha e Resistência Total da Folha ( $R_T$ ) de plantas de cana-de-açúcar durante o estresse de umidade e recuperação. Os valores representam a média de 4 repetições.

VARIEDADE	INICIAL			MURCHAMENTO			RECUPERAÇÃO					
							48 hs			72 hs		
	$C_s$	R		$C_s$	R		$C_s$	R		$C_s$	R	
CB-41-76	Inf.	0.54	1.85	Inf.	0.03	36.2	0.54	1.85	0.67	1.49		
	Sup.	0.18	5.54	Sup.	0.02	48.8	0.14	7.19	0.21	4.82		
	$R_T$	1.39		$R_T$	20.78			1.47		1.14		
NA-56-79	Inf.	0.57	1.75	Inf.	0.06	17.7	0.40	2.48	0.74	1.35		
	Sup.	0.15	6.49	Inf.	0.03	31.8	0.16	6.10	0.28	3.63		
	$R_T$	1.38		$R_T$	11.37			1.76		0.98		
IAC-51-205	Inf.	0.51	1.97	Inf.	0.04	25.4	0.41	2.41	0.67	1.50		
	Sup.	0.20	5.06	Sup.	0.03	37.2	0.15	6.63	0.26	3.88		
	$R_T$	1.42		$R_T$	15.09			1.77		1.08		

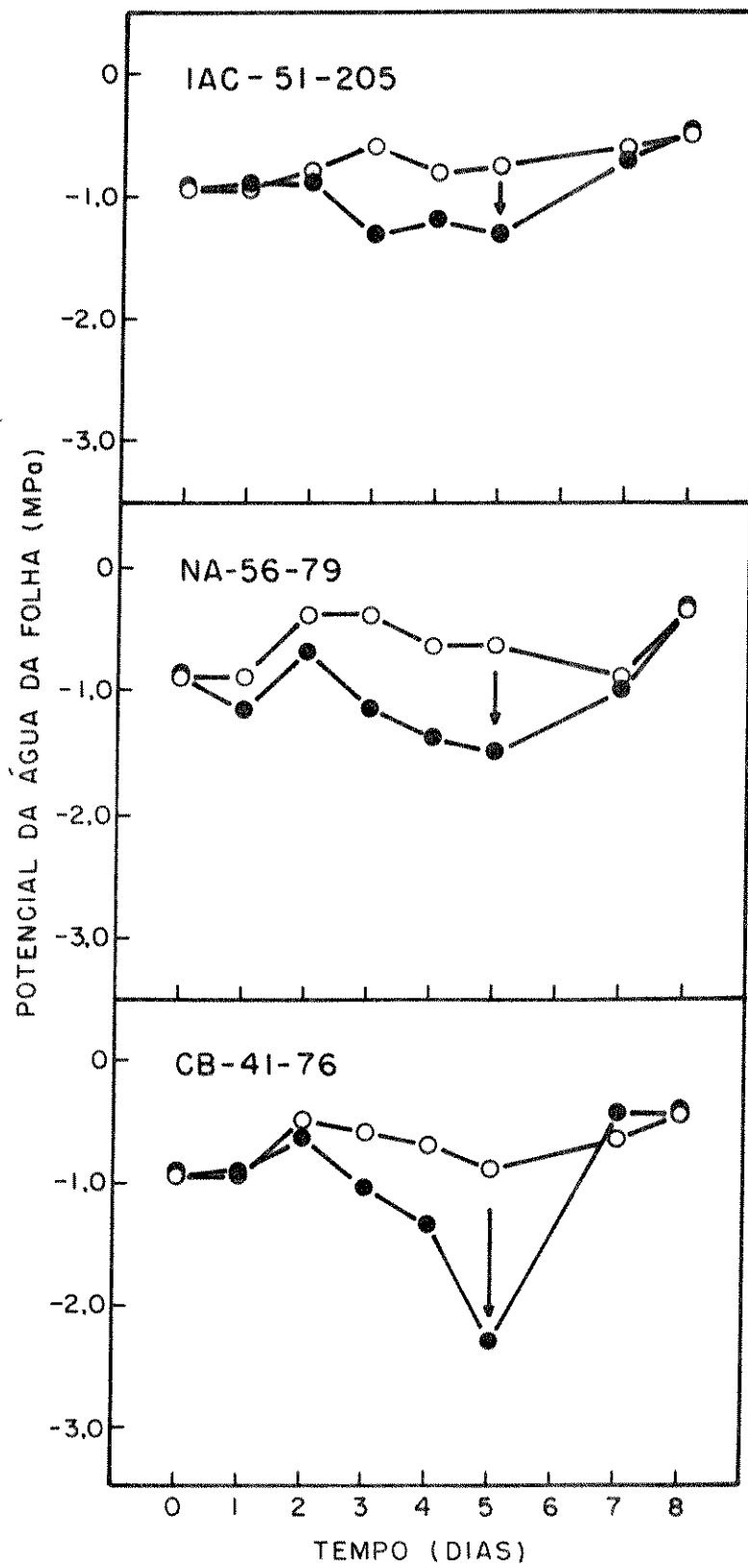
crescente, foram: "CB-41-76" : 1.39 e 20.78 s.cm<sup>-1</sup>; "NA-56-79": 1.38 e 11.37 s.cm<sup>-1</sup>; e "IAC-51-205" : 1.42 e 15.09 s.cm<sup>-1</sup>, no início e quando do murchamento, respectivamente. Quando as plantas foram ré-irrigadas ocorreu uma rápida recuperação da  $R_T$ , sendo que 48 horas após a recuperação foi praticamente total nas três variedades estudadas.

### 2.3. Potencial da Água da Folha

As alterações do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ) de plantas continuamente irrigadas (controle) e submetidas à deficiência hídrica (estressadas), são mostradas na Fig. 19. Os resultados indicam que este parâmetro apresentou um padrão típico de variação durante o período experimental, que se caracterizou por uma diminuição do potencial da água da folha entre o 2º e 5º dias após o início da desidratação. Após 5 dias sem irrigação o  $\psi_f$  diminuiu para -2.28, -1.5 e -1.29 MPa, respectivamente para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205. Após a ré-irrigação, os valores alteraram-se rapidamente, e 48 horas depois, as plantas de todas as variedades estudadas, recuperaram seus valores iniciais. Para as plantas controle o  $\psi_f$  mínimo foi: -0.93, -0.89 e -0.95 MPa, para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, respectivamente. Na variedade CB-41-76, quando o  $\psi_f$  diminuiu para -2.28 MPa, no 5º dia sem irrigação, as folhas mostraram-se bastante enroladas e apresentavam coloração esbranquiçada, a qual é característica de gramíneas sob deficiência hídrica. A Fig. 19 mostra, também, que a variedade IAC-51-205 foi aquela que apresentou menor diminuição do  $\psi_f$ , 5 dias após a suspensão de fornecimento de água (-1.29 MPa), seguido da variedade NA-56-79 (-1.5 MPa).



FIGURA 19 - Alterações no potencial da água da folha de plantas das três variedades de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente (○—○) e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação (●—●). As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.



#### 2.4. Variação da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água com a Variação do Potencial da Água da Folha

A Fig. 20 mostra a variação da resistência difusiva estomática com a variação do potencial da água da folha das três variedades estudadas. Verifica-se que, em todas as variedades, a resistência difusiva estomática permaneceu praticamente inalterada quando o potencial da água da folha diminuiu dentro de uma faixa de valores entre -0.3 e -1.3 MPa. Abaixo destes potenciais a resistência difusiva estomática aumentou significativamente, caracterizando um potencial crítico ou limiar para o início do fechamento estomático. Este potencial crítico foi diferente nas três variedades, sendo de -1.3 MPa para CB-41-76, -1.2 MPa para NA-56-79 e -1.05 MPa para IAC-51-205. A figura mostra, também, que as variedades NA-56-79 e IAC-51-205 foram as mais sensíveis à deficiência hídrica, pois, para um potencial da água da folha de -1.35 MPa, a resistência difusiva estomática atingiu um valor de  $13.0 \text{ s.cm}^{-1}$ , na NA-56-79, e  $15.0 \text{ s.cm}^{-1}$  na IAC-51-205, enquanto que, na variedade CB-41-76,  $R_T$  chegou a  $3.6 \text{ s.cm}^{-1}$  com potencial da água da folha de -1.35 MPa, mostrando que esta variedade foi provavelmente menos sensível ao déficit hídrico, com relação ao fechamento dos estômatos.

#### 2.5. Alteração da Taxa de Transpiração com a Variação da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água

Os resultados da variação da taxa de transpiração com a modificação da resistência difusiva estomática, são mostrados na Fig. 21. Observa-se que as variedades apresentam um certo padrão de variação, e dentro da sensibilidade e precisão

FIGURA 20 - Variação da resistência difusiva estomática em função da variação do potencial da água da folha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.

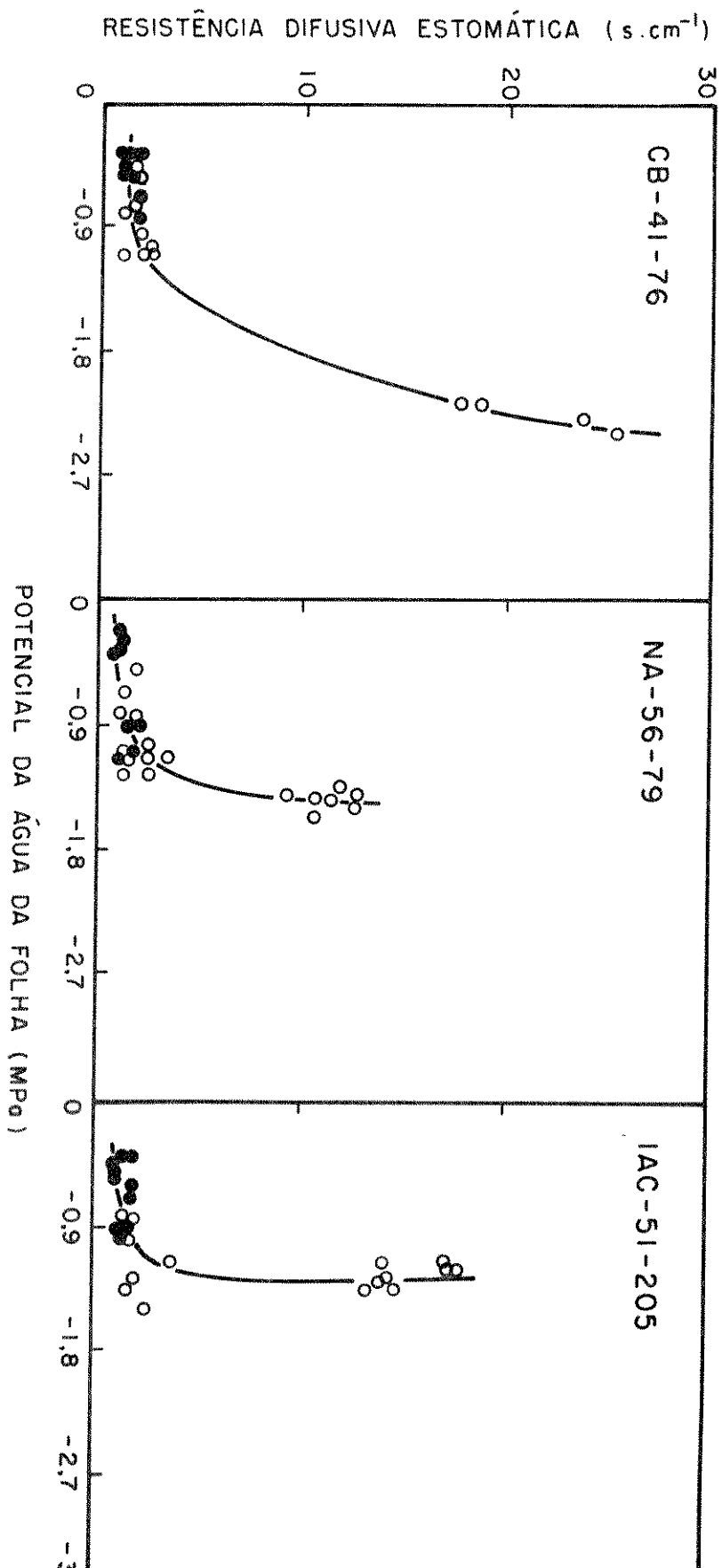
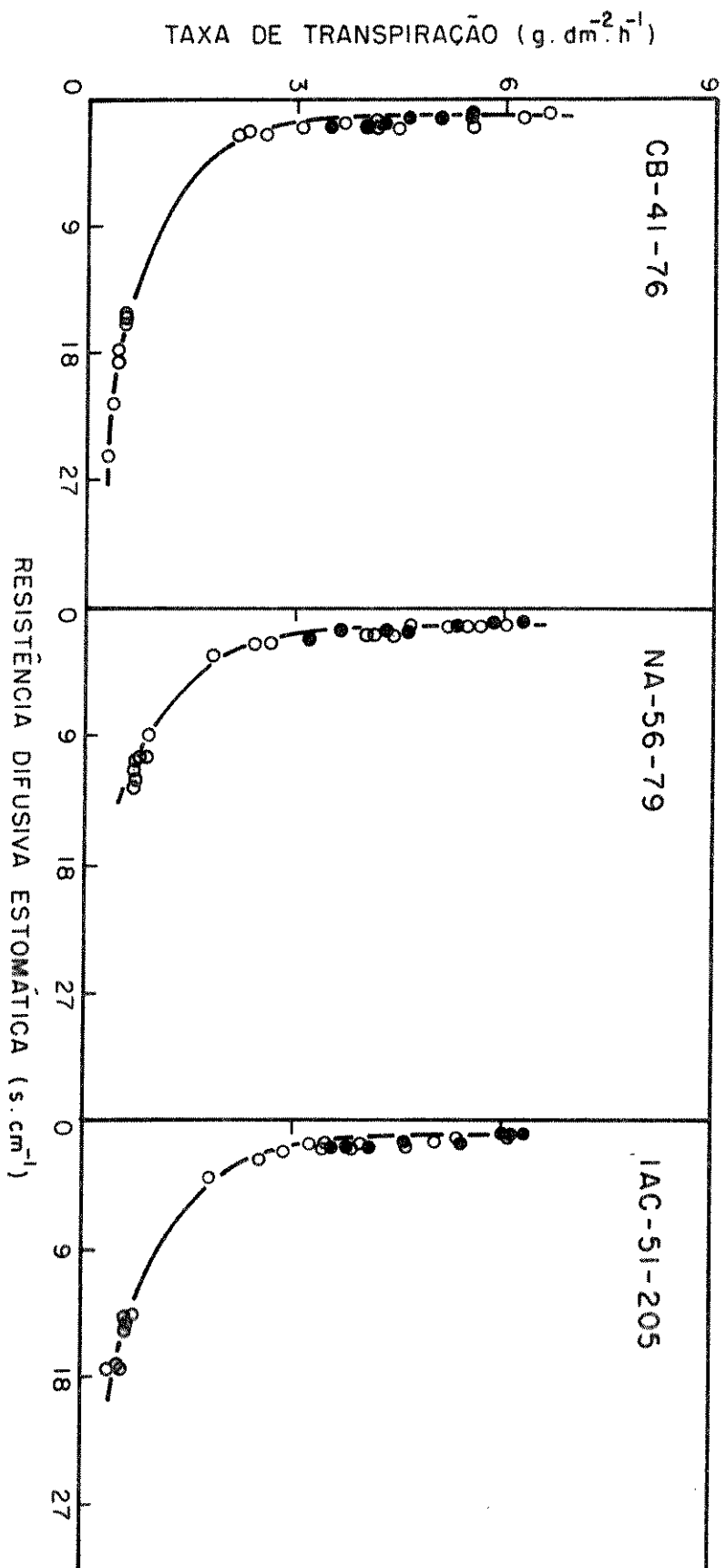


FIGURA 21 - Variação da taxa de transpiração em função da resis  
tência difusiva estomática, nas variedades CB-41-76,  
NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.



da metodologia empregada, não foram detectadas diferenças marcantes entre a taxa de transpiração das três variedades quando a resistência estomática aumentou, embora a variedade CB-41-76 tenha apresentado, aparentemente, um valor mais baixo e relativamente constante de taxa de transpiração em valores inferiores de resistência difusiva estomática. Nota-se que, entre 1.5 e 3.0 s.cm<sup>-1</sup> de resistência estomática, a taxa de transpiração variou de 6.60 a 2.20 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para CB-41-76, 6.30 a 2.70 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para NA-56-79, e 6.30 a 2.50 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para IAC-51-205. No decurso do desenvolvimento do estresse foi observada uma taxa de transpiração de 0.3 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> na variedade CB-41-76, quando a resistência difusiva estomática alcançou valores de 20.78 s.cm<sup>-1</sup>. Para a variedade NA-56-79, o menor valor da taxa de transpiração (0.71 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>) foi atingido quando a resistência estomática à difusão de vapor d'água chegou a 11.4 s.cm<sup>-1</sup>, enquanto que, na IAC-51-205, os valores mais baixos da taxa de transpiração (0.54 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>) foram alcançados quando a resistência estomática atingiu valores médios de 15.0 s.cm<sup>-1</sup>.

## 2.6. Correlação da Taxa de Transpiração com o Potencial da Água da Folha

A Fig. 22 mostra a variação da transpiração com a alteração do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ) nas três variedades estudadas. Nota-se que as variedades se apresentaram ligeiramente diferentes, em que a taxa de transpiração diminuiu exponencialmente com a diminuição do  $\psi_f$ . Verifica-se, ainda que, para valores de  $\psi_f$  entre -0.3 e -0.9 MPa, a taxa de transpiração variou de 6.30 a 4.30 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>, nas três variedades

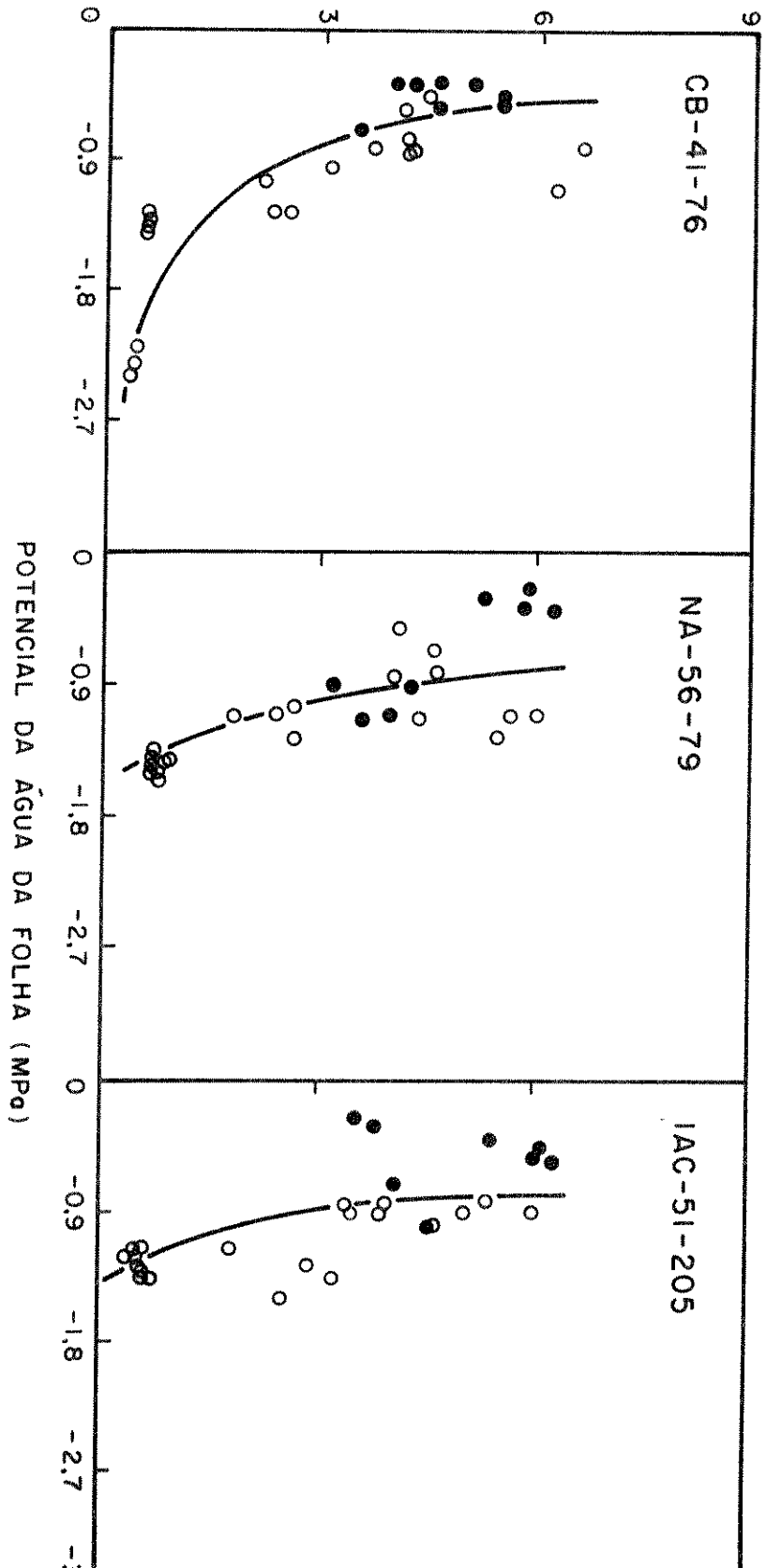


FIGURA 22 - Variação da taxa de transpiração em função da variação do potencial da água da folha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.

TAXA DE TRANSPIRAÇÃO ( $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )



estudadas enquanto que, em potenciais das águas das folhas menores do que  $-0.9$  MPa, a diminuição da taxa de transpiração foi mais acentuada nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205, pois, em  $\psi_f$  entre  $-0.9$  e  $-1.5$  MPa a taxa de transpiração alcançou seus menores valores. A variedade CB-41-76 manteve a transpiração mesmo com  $\psi_f$  entre  $-1.8$  e  $-2.4$  MPa.

### 2.7. Variação da Condutância Estomática com a Alteração da Taxa de Transpiração

As determinações da condutância estomática com a alteração da taxa de transpiração, para as três variedades, são mostrados na Fig. 23, onde as curvas foram estatisticamente ajustadas para uma equação linear. Desta maneira, observa-se que, dentro da dispersão dos pontos, a condutância estomática aumentou linearmente com aumento da transpiração, nas três variedades estudadas.

### 2.8. Relação entre Crescimento da Planta e o Potencial da Água da Folha

As relações entre o crescimento e o potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar, variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, quando irrigadas continuamente (controle) e submetidas à deficiência hídrica (estressadas) e posteriormente ré-irrigadas, são mostradas na Fig. 24. Observa-se que as três variedades se comportaram semelhantemente no que diz respeito aos padrões de  $\psi_f$  e crescimento obedecidos durante o período experimental. Até o 39 dia após a suspensão da

FIGURA 23 - Variação da condutância estomática em função da va  
riação da taxa de transpiração, nas variedades CB-  
41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.

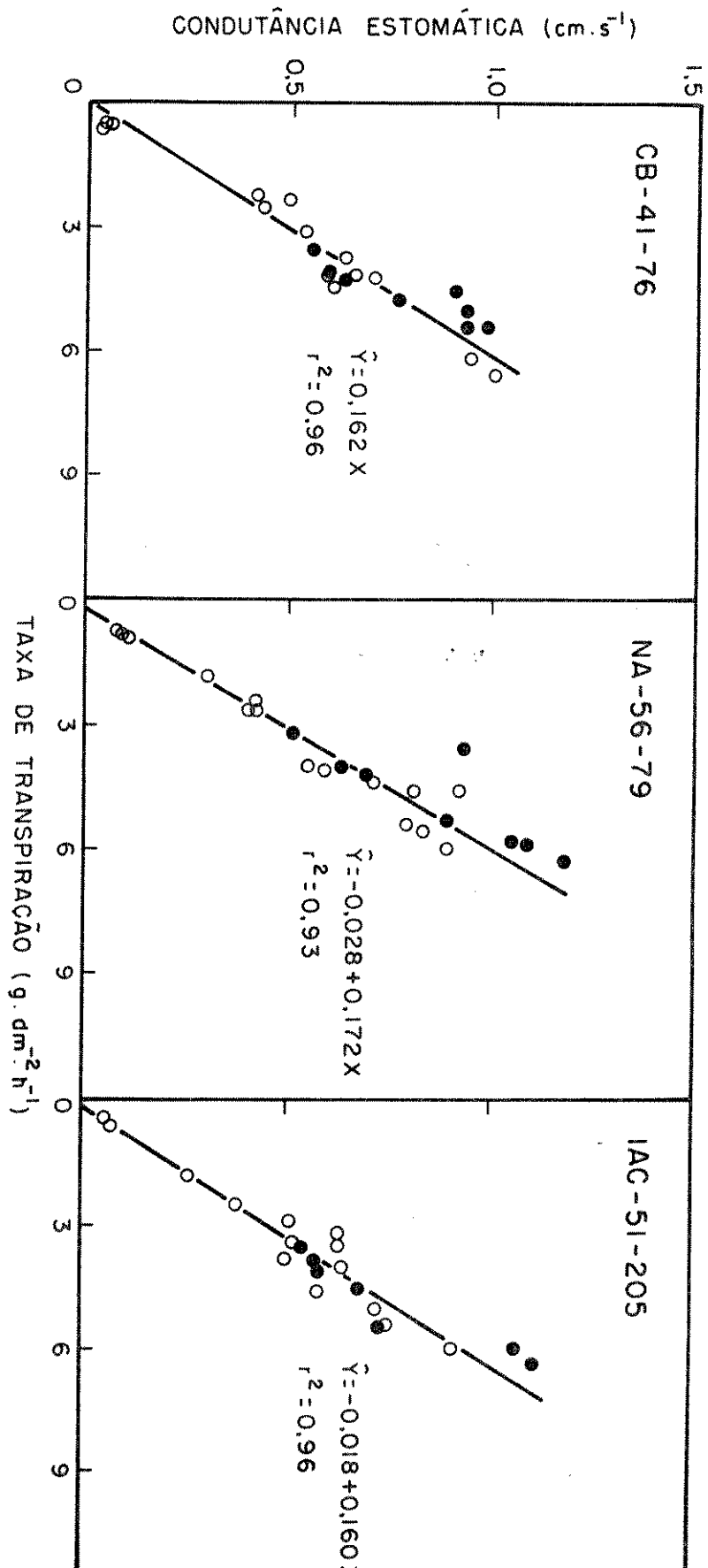


FIGURA 24 - Variação do crescimento da planta (----) e potencial da água da folha (●—●), nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, durante o período de secamento e posterior recuperação. As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto é média de 4 a 6 medições.

potencial da água da folha caísse abaixo de -20 bars, a recuperação tornava-se muito lenta ou incompleta. A menor recuperação de  $\psi_f$ , no caso de folhas de girassol, foi atribuída ao aumento da resistência ao transporte de água nas raízes e caule. Por outro lado, SANCHEZ-DIAZ & KRAMER (1973) apresentaram evidências de que, imediatamente após a ré-irrigação, o potencial de turgescência de folhas de milho e sorgo aumentaram para valores acima daqueles obtidos antes da aplicação do estresse.

BOYER (1971b). trabalhando com plantas de milho, soja, feijão e girassol, e BRUNINI (1980) e ANGELOCCI (1983) com cafeeiros jovens, observaram que a recuperação do potencial da água da folha após as plantas terem sido submetidas a um estresse severo, seguiu um padrão bifásico ou multifásico, com um aumento rápido no início seguido por uma estabilização por algum tempo e, finalmente, outras elevações até a completa recuperação. Este padrão de recuperação também foi observado por NULSEN & THURTELL (1978), que concluíram que a resistência da raiz era responsável por esse comportamento do balanço hídrico.

A abertura estomática também parece responder muito rapidamente à eliminação do estresse hídrico (GLOVER, 1959 ; FISCHER et al., 1970; FRANK et al., 1973). GLOVER (1959) reportou que 14 dias de estresse severo causou uma redução permanente na abertura estomática em milho, enquanto que em sorgo, a abertura dos estômatos ocorreu quase completamente dentro de 5 dias após a ré-irrigação. No mesmo estudo foi observado que 3 a 4 dias de falta d'água, quando se configurou um severo murchamento, causou somente um efeito temporário na

abertura estomática, tanto em milho como em sorgo. Em plantas de tabaco o murchamento por 2 a 4 dias, produzindo uma queda no conteúdo de água da folha de 30 a 40%, causou uma diminuição da habilidade dos estômatos para abrirem na luz (FISCHER et al., 1970), sendo que a recuperação completa requereu de 2 a 5 dias após a ré-irrigação.

A magnitude do efeito subsequente (pós-efeito), tanto em tabaco como em feijão, foi relacionado ao potencial da água da folha atingido imediatamente antes da ré-irrigação.

A recuperação da fotossíntese após a ré - irrigação frequentemente ocorre paralelamente a da condutância estomática (THROUGHTON, 1969; FRANK et al., 1973). KRIEG (1977) reportou que a recuperação da atividade fotossintética de plantas de sorgo após a ré-irrigação foi dependente tanto do genótipo quanto do estágio de desenvolvimento. BIELORAI & HOPMANS (1975), estudando a recuperação do potencial da água da folha, transpiração e fotossíntese, em plantas de algodão durante vários ciclos de irrigação, concluíram que parte da redução da matéria seca em plantas de algodão estressadas foi devido à recuperação incompleta da taxa fotossintética após a ré-irrigação.

BOYER (1970b) reportou que a expansão foliar de milho, soja e girassol foi inibida quando o potencial da água da folha caiu abaixo de -4 bars. Após as plantas serem ré-irrigadas a taxa de expansão das folhas não foi igual àquela das plantas controle. ACEVEDO et al. (1971) notaram que o alongamento das folhas de milho diminuiu gradualmente até zero quando o potencial da água da folha variou de -2.8 à -7.0 bars. Porém, após a ré-irrigação, um rápido crescimento compensou a redução da expansão foliar causada pelo déficit hídrico. Os au



tores concluíram que um estresse severo bastante para reduzir o crescimento das plantas de milho, aparentemente não produziram efeitos adversos sobre os processos metabólicos subsequentes.

#### h) Temperatura Foliar

As plantas, através dos seus processos bioquímicos e biofísicos, tais como absorção e emissão da radiação, transpiração, condensação, fotossíntese, respiração, etc., podem alterar suas temperaturas. A água é absorvida pelo vegetal através de um gradiente de potencial d'água desencadeado pelo atraso entre absorção e transpiração. A este processo deve-se a dissipação parcial ou total da radiação absorvida pelo vegetal, porque a água possui propriedades especiais como alto calor de vaporização e alto calor específico. O conteúdo de água na planta considerado como um todo é regulado, principalmente, pela relação entre a transpiração e a absorção. Ocorrendo uma redução no conteúdo de água nas células das folhas os estômatos se fecham e a temperatura da parte aérea aumenta.

A temperatura pode, sem dúvida, ser considerada como um dos indicadores das diferenças existentes entre as plantas no que se refere ao balanço de energia. Este parâmetro, estando associado com os processos de transferência de calor com o ambiente, poderá ser útil na aquisição de dados quantitativos para caracterização de componentes de importância agrícola como produção, balanço hídrico da cultura, etc.

Os métodos comuns de medidas de temperatura foliar apresentam sérios problemas de amostragem, além do que induzem aumentos dos erros experimentais pela interferência dire

ta do aparelho medidor sobre a planta. Estas dificuldades podem ser superadas por sensoriamento remoto, pelo uso de medidas de radiação térmica feitas a distância, sem interação do instrumento com o vegetal.

Todos os objetos com temperaturas acima do zero absoluto emitem energia e, para os organismos biológicos, esta radiação está compreendida na região do infravermelho (GATES, 1968; EPIPHANIO, 1983). Assim, na faixa do infravermelho termal, a energia emitida pelo corpo é devido unicamente à temperatura, e quanto mais elevada for a temperatura maior será a quantidade de energia emitida (LILLESAND & KIEFFER, 1979). Os instrumentos de detecção da energia na faixa do infravermelho termal (8 - 14 $\mu$ ) são denominados radiômetros, os quais podem ser operados no campo, a bordo de aviões ou através de satélites (EPIPHANIO, 1983).

Desse modo, medidas de temperaturas foliares feitas com termômetro de radiação infravermelha podem ser consideradas mais apropriadas do que as medidas com sensores de contato, tais como termopares, porque não alteram a condição da folha (TANNER, 1963).

Para se medir corretamente a temperatura foliar com um termômetro de infravermelho, a emissividade da cultura deve ser conhecida. Porém, segundo JACKSON et al. (1977) e SUTHERLAND & BARTHOLIC (1977), a emissividade para qualquer vegetação é alta e, além disso, quando em comunidade, como é o caso de um campo de cultivo, a emissividade aproxima-se de 1,0, dispensando correções feitas com o uso do termômetro de radiação infravermelha.

SLATYER (1967) demonstrou que a planta é muito mais susceptível às alterações hídricas do que às alterações térmicas. Quando em presença de grande demanda hídrica, ou em baixa disponibilidade de água no solo, a planta aciona um dos seus principais mecanismos de controle de perda de água, que é o fechamento dos estômatos (REICHARDT & LIBARDI, 1976). O fechamento dos estômatos desencadeia uma série de processos potencialmente prejudiciais ao desenvolvimento fotossintético pelo impedimento de entrada de CO<sub>2</sub> e pelo aumento da temperatura foliar, e a diminuição da transpiração, principal mecanismo de dissipação de calor pelas plantas (GATES, 1980).

A temperatura foliar tem sido reconhecida como um indicador da disponibilidade de água para a planta (GATES, 1964b; WIEGAND & NAMKEN, 1966; JACKSON *et al.*, 1977; JACKSON *et al.*, 1981; CLAWSON & BLAD, 1982; IDSO *et al.*, 1982; O'TOOLE & TOMAR, 1982; KENNER & KIRCHER, 1983; SINGH E KANEMASU, 1983; WALKER & HATFIELD, 1983).

MONTEITH & CZEICZ (1962), citado por JACKSON *et al.*, (1981), e TANNER (1963), foram os primeiros pesquisadores a usarem a termometria no infravermelho para determinar temperaturas foliares. TANNER (1963) observou, em um cultivo de batata com deficiência hídrica, que a temperatura foliar aumentava significativamente com a limitação da disponibilidade de água no solo, e associou tal fato à redução da transpiração devido ao fechamento dos estômatos. Aquele autor concluiu que, com um melhor entendimento dos processos de transferência de calor e vapor da superfície da planta, as medidas da temperatura foliar produziriam dados quantitativos do estado hídrico da planta.

WIEGAND & NAMKEN (1966) mostraram que a temperatura foliar de plantas de algodão elevava-se acima da temperatura do ar quando a planta estava com deficiência hídrica. Observaram, ainda, que a diferença da temperatura entre plantas estressadas e não estressadas variava de 2,5 a 4,5°C, quando a densidade de fluxo de radiação solar era de 200 W.m<sup>-2</sup> e 1100 W.m<sup>-2</sup>, respectivamente.

A partir dessa época, inúmeros trabalhos têm sido realizados utilizando a diferença entre a temperatura foliar de plantas com deficiência hídrica e a temperatura do ar como indicadora do estado hídrico da cultura (IDSO et al., 1977; JACKSON et al., 1977; IDSO, 1982; SINGH & KANEMASU, 1983). CARLSON et al. (1972) mostraram que a diferença entre a temperatura da folha de plantas com déficit de água e a temperatura do ar aumentou quando o conteúdo relativo de água da folha diminuiu. Aumentos da temperatura tem sido correlacionadas com a diminuição da turgescência relativa da folha (WIEGAND & NAMKEN, 1966), conteúdo de água do solo (MILLAR et al., 1971; BARTHOLIC et al., 1972) e potencial da água da folha (EHRLER et al., 1978; SCOTT et al., 1981).

CLARK & HILER (1973) observaram que a resistência estomática em plantas de ervilha aumentava quando a deficiência hídrica se desenvolvia, resultando em aumento na temperatura foliar. Por outro lado, EHRLER et al. (1978) mostraram que a temperatura foliar de plantas de trigo aumentava quando o potencial da água da folha diminuía. Aqueles autores concluíram que as diferenças na temperatura foliar entre plantas de trigo estressadas e não estressadas mostraram ser um indicador confiável do estado de hidratação da planta. Observações semelhantes

foram feitas por SCOTT et al. (1981), quando trabalhando com soja. Os dados da literatura indicam que existe uma forte correlação entre a falta de água no solo e a temperatura foliar.

Estudos conduzidos por JACKSON et al. (1977) com trigo, REICOSKY et al. (1980) e SCOTT et al. (1981) com soja, e WIEGAND & NAMKEN (1966) com algodão, mostraram que, em plantas bem irrigadas, as temperaturas foliares determinadas ao meio dia permanecem 2 a 7°C abaixo da temperatura do ar. Quando o suprimento de água torna-se limitante, a temperatura foliar de plantas estressadas torna-se igual ou maior do que a temperatura do ar medida ao meio dia. Esta diferença de temperatura foi usada para detectar deficiência hídrica em plantas de trigo (IDSO et al., 1977). Mais recentemente, IDSO et al. (1981) e IDSO (1982) apresentaram dados da diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar e déficit de pressão do vapor para várias culturas, e mostraram que a relação entre temperatura foliar e temperatura do ar e déficit de pressão de vapor, para culturas supridas de água sob condições de dias claros era linear como sugerido por EHRLER (1973).

A programação da irrigação torna-se importante em esquemas de manejo de água para solos cultivados em regiões sub-úmidas, semi-áridas e áridas (CLAWSON & BLAD, 1982). Aqueles autores sugeriram que as medições da temperatura foliar podem ser usadas para programar o fornecimento de água para as culturas. Entretanto, EHRLER (1973) e EHRLER et al. (1978), ao utilizarem a diferença entre a temperatura foliar de plantas estressadas e a temperatura do ar objetivando programar a irrigação, chamam atenção para o fato de que a diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar somente se constituiria

em um indicador confiável em dias claros.

HEEMAN & DUKE (1978), citado por CLAWSON & BLAD (1982), reportaram uma relação linear entre a elevação da temperatura foliar e a produção de grãos de milho sob estresse hídrico. Aqueles pesquisadores observaram, ainda, que a produção de grãos não sofreriam decréscimo até que a temperatura foliar de plantas estressadas excedesse a temperatura foliar de plantas bem irrigadas em 1,5°C. Cada grau adicional ocasionaria reduções da produção em 15%.

GARDNER et al. (1981) correlacionaram a produção de grãos de milho com diferenças na temperatura foliar entre plantas estressadas e não estressadas crescendo sob vários regimes de irrigação. A soma destas diferenças na temperatura diária, determinada ao meio dia, durante os estágios de polinização e enchimento do grão, foi usada para estimar a produção de grãos com uma precisão de mais ou menos 10%. ASTON & VAN BAVEL (1972) sugeriram que o início do estresse hídrico da planta poderia ser detectado comparando-se o aumento da temperatura foliar de uma parcela estressada com uma parcela bem irrigada. Por outro lado, aqueles autores teorizaram que um campo deve servir como sua própria referência de temperatura interna. Variabilidades inerentes às propriedades do solo e distribuição de chuva ou irrigação, conduzem a variação no conteúdo de água no solo. Devido a tal heterogeneidade foi sugerido que a variabilidade na temperatura foliar, medida em vários locais dentro do mesmo campo, pode se constituir como um indicador do estabelecimento do estresse hídrico da cultura. MILLAR et al. (1978), usando um instrumento de varredura termal instalado a bordo de uma aeronave, encontraram resultados indicadores de que a temperatura

foliar de plantas de trigo, obtida às 13:30 hs, era bem correlacionada com o valor da tensão de umidade do solo, que é diretamente relacionado ao crescimento e desenvolvimento das plantas.

A temperatura foliar é dependente não somente do estresse hídrico da planta, mas também de vários fatores ambientais. Numerosos modelos tem sido desenvolvidos para explicar a dependência da temperatura foliar do balanço de energia (GATES, 1964a; EDLING et al., 1971). Esses modelos são baseados nas considerações do balanço de energia que envolve conservação de massa e energia. Esses processos dependem das funções físicas e fisiológicas, onde a planta ganha calor da radiação solar e perde energia térmica por convecção, radiação e evaporação. A teoria estima, também, a dependência da temperatura foliar da radiação, velocidade do vento e transpiração. Sob condições meteorológicas constantes o fechamento dos estômatos em resposta ao estresse hídrico causaria a elevação da temperatura foliar devido à redução da transpiração (HSIAO, 1973). Por outro lado, PALLAS et al. (1967) reportaram que a temperatura foliar foi positivamente correlacionada com a intensidade de luz, e negativamente correlacionada com a transpiração, déficit de pressão de vapor do ar e água do solo. Foi verificado, também, que a temperatura foliar decrescia abaixo da temperatura do ar, quando a intensidade de luz e umidade relativa eram baixas.

WAGGONER & SHAW (1952) observaram que, em dias claros, as folhas superiores mantinham-se mais quentes do que as inferiores. Entretanto, quando em dias nublados, as folhas localizadas em níveis diferentes no perfil da planta apresentaram temperaturas idênticas. STONE et al. (1975) estudaram o

efeito de nuvens sobre a temperatura foliar de plantas de sorgo e concluíram que a temperatura foliar é muito susceptível às variações da radiação de onda curta incidente. Aquelles autores concluíram, ainda, que cuidados devem ser tomados nas tentativas de se estimar a temperatura foliar, usando termômetro de infravermelho em dias de radiação variável. GARDNER (1980) mostrou que a passagem de nuvens sobre culturas de milho com déficit de água e bem irrigadas, causou uma diminuição da temperatura foliar de 5,2 e 3,6°C, respectivamente. Realmente, CLAWSON et al. (1980) verificaram que o decréscimo na radiação solar ao meio dia, devido a presença de nuvens, causou uma queda imediata na temperatura foliar de cerca de 2,5°C. Após o deslocamento das nuvens, a folha retornou à temperatura inicial em aproximadamente 1 minuto. Foi demonstrado que variações na velocidade do vento tem um efeito sobre as temperaturas foliares. CURTIS (1936), citado por CLAWSON et al. (1980), encontrou alterações de 5°C na temperatura foliar em resposta a variações da velocidade do vento. ANSARI & LOOMIS (1959), estudando o efeito de resfriamento causado pelo vento sobre folhas de pimenta (Piper nigrum) sombreadas e expostas completamente à luz solar, verificaram que, em velocidade do vento de 2.2 m.s<sup>-1</sup>, as folhas expostas à luz solar resfriaram em cerca da metade quando comparadas com folhas sombreadas.

Outros fatores como nível de nitrogênio no solo, posição do Sol no céu e a orientação do ângulo de visada, podem afetar as determinações da temperatura foliar com o termômetro de infravermelho. CLAWSON et al. (1980) verificaram que, quando o nível de nitrogênio no solo foi severamente limitante, a temperatura foliar foi cerca de 1°C maior do que aquela de plan



tas crescendo em solos com abundante suprimento de nitrogênio. Entretanto, quando as condições de limitação de nitrogênio eram apenas moderadas, nenhum aumento da temperatura foliar foi encontrada, sugerindo que a detecção de estresse hídrico com os dados de temperatura foliar não seriam mascarados em solos cuja concentração de nitrogênio fossem mantidos em níveis normais.

FUCHS et al. (1967) verificaram que temperaturas fo- liares de alfafa , medidas com o termômetro de infravermelho , não foram afetadas pela elevação solar. O ângulo de visada em pregado com o termômetro de infravermelho parece ter pouco efeito, exceto em ângulos muito pequenos ou muito grandes, pois, em ângulos de visada intermediários, as flutuações da temperatura foliar são de no máximo 0,3°C.

## 2. Efeito da Deficiência Hídrica em Cana-de-Açúcar

A cana-de-açúcar é uma planta tropical cujo crescimento e produção são sensíveis às condições ambientais, principalmente disponibilidade de água no solo e temperatura (SUBBARAMAYYA & RUPA KUMAR, 1980). Na literatura existem estudos dirigidos para avaliar os efeitos da deficiência hídrica sobre a cultura (EVANS, 1938; ASHTON, 1956; TANIMOTO & NICKELL, 1965; MONGELARD, 1968; NAIDU & BHAGYALAKSHMI, 1967; NAQVI & UL-QAYYUM, 1973; NAIDU & BHAGYALAKSHMI, 1973; BRINHOLI, 1975; BARBIERI, 1981; KOEHLER et al., 1982; VIQUEIRA et al., 1983 ; NAIDU et al., 1983).

A água é um fator importante para a cana-de-açúcar,

principalmente durante o período de crescimento vegetativo , que tem sido citado por vários pesquisadores como o mais crítico com relação à deficiência hídrica (DILLEWIJN, 1952; BRINHOLI, 1975; BARBIERI, 1981).

EVANS (1938), estudando alguns aspectos da resistência à seca em cana-de-açúcar, verificou não existir relação entre a taxa de transpiração e o número de estômatos por unidade de área, em diferentes variedades. DILLEWIJN (1952) reportou que a transpiração estomática na maioria das espécies vegetais é maior do que a transpiração cuticular, porém, existem evidências de que a cana-de-açúcar pode se comportar diferentemente nesse aspecto. O autor verificou, ainda, que a folha de cana-de-açúcar tem aproximadamente duas vezes mais estômatos na superfície inferior quando comparada com a superfície superior. Entretanto, a razão da transpiração em ambas as faces da folha era aproximadamente igual, indicando uma transpiração cuticular significativa da superfície superior em relação à transpiração estomática.

Os efeitos da deficiência hídrica na atividade fotossintética em cana-de-açúcar, foram estudados por ASHTON (1956). Aquele autor concluiu que não existe decréscimo na taxa de fotossíntese até que a disponibilidade de água no solo diminua abaixo da capacidade de campo e acima do ponto de murcha permanente.

MONGELARD (1968), verificando os efeitos do potencial da água do solo sobre o crescimento de duas variedades de cana-de-açúcar, uma sensível e outra tolerante à seca, observou que a variedade sensível foi mais afetada em alto po

tencial da água do solo do que a variedade tolerante e esse e feito diferencial foi atribuído a diferenças no crescimento do sistema radicular e adaptabilidade fisiológica das cultivares, Por outro lado, NAIDU & BHAGYALAKSHMI (1967), estudando o efeito do dêficit de umidade do solo sobre o movimento estomático , e sua possível relação com resistência à seca em duas variedades de cana-de-açúcar, uma susceptível e outra resistente, verificaram que a variedade susceptível apresentava 50% de seus estômatos completamente fechados no 9º dia após a suspensão da irrigação. Quando foram ré-irrigadas, nenhuma ré-abertura dos estômatos foi observado, mesmo após 20 horas. Por outro lado, na variedade resistente, todos os estômatos fecharam - se completamente dentro de 7 dias após a suspensão da irrigação e os mesmos tornaram a abrir dentro de 20 horas após a ré-irrigação. Aqueles autores concluíram que a variedade que fechava os estômatos mais cedo controlava mais efetivamente a perda de água pela transpiração, e era capaz de resistir ao estresse de umidade do solo mais eficientemente do que a outra. Posteriormente, após a ré-irrigação, a taxa fotossintética e a taxa de assimilação total da variedade resistente foram mais elevadas do que a variedade susceptível, pois seus estômatos ré-abriram mais cedo. Esses resultados foram novamente confirmados por NAIDU & BHAGYALAKSHMI (1973), quando realizaram estudos sobre a turgescência relativa e movimento estomático de variedades de cana-de-açúcar em relação à resistência à seca.

LOCSIN (1950) relatou que o crescimento dos internódios da base do colmo foi menos afetado pela seca do que os da parte superior. Isto parece ser devido, principalmente, à correlação existente entre a atividade da invertase ácida e a taxa

de alongamento dos internódios imaturos (HATCH & GLASZIOU, 1963), sugerindo que a baixa atividade dessa enzima pode ser um fator limitante do crescimento e conseqüentemente da produtividade da cana-de-açúcar.

Quanto aos efeitos da deficiência hídrica na produtividade e qualidade da cana-de-açúcar, inúmeros autores realizaram estudos sobre o fenômeno, sendo que BRINHOLI (1975), investigando a resistência à seca em variedades de cana-de-açúcar, concluiu que as variedades apresentaram comportamentos diferentes em relação à deficiência hídrica, quando imposta pela adição de NaCl no solo e interrupção da irrigação. Aquele pesquisador mostrou que as variedades NA-56-62 e IAC-52-179 foram as que apresentaram melhor comportamento em relação à seca, enquanto que a variedade CB-41-76 foi bastante afetada pela restrição da disponibilidade de água para as plantas. Esse mesmo autor verificou que a maior ou menor resistência das plantas à seca era afetada pela idade das mesmas, sendo considerada 136 dias após o plantio como a melhor idade, quando as plantas apresentaram maior resistência.

A umidade do solo como um fator climático, desempenha um papel dominante no crescimento da cana-de-açúcar. Alguns pesquisadores mostraram que existe uma estreita relação entre temperatura, consumo de água e crescimento (BURR, 1957). Os pesquisadores concluíram que uma quantidade definida de água é requerida para cada grama de tecido e açúcar produzido. Quando a taxa de transpiração excede a taxa de absorção as plantas de cana podem ser afetadas pela falta de água. Segundo DEERR (1921), citado por BRINHOLI (1975), uma redução na produção de açúcar pela cana pode ser resultado de elevada transpiração, que oca

siona a paralisação no crescimento, aumentando, assim, o teor de fibra. TABAYOYONG (1959), citado por NAQVI & QAYYUM (1973), relatou que o efeito da seca foi maior quando esta ocorreu alguns meses antes da colheita após adequada precipitação durante o período de crescimento. Aquele pesquisador explica tal comportamento da seguinte maneira: com suficiente umidade próximo à superfície do solo as raízes não se desenvolvem em profundidade, ficando as paredes celulares dos tecidos finas, elásticas e permeáveis, facilitando a desidratação.

NAQVI & QAYYUM (1973), fazendo uma revisão sobre os efeitos da deficiência hídrica em cana-de-açúcar, verificaram que a redução da produção de açúcar em decorrência da seca determinou um alto conteúdo de fibra devido à redução do comprimento dos internódios e maior transpiração.

KOEHLER et al. (1982) realizaram um estudo com o objetivo de monitorar a taxa de extração de água do solo, estado hídrico da planta (potencial da água da folha, potencial osmótico e de turgescência) e alongação do colmo durante um período de estresse hídrico imposto no estágio inicial de crescimento vegetativo de uma cultura de cana-de-açúcar irrigada por gotejamento. Tal trabalho mostrou que o alongamento foi fortemente correlacionado com o potencial da água da folha e com a taxa de absorção de água do solo. O alongamento do colmo de plantas estressadas foi 80% menor do que de plantas bem irrigadas. Durante a seca a concentração de potássio e açúcares redutores na lâmina foliar aumentou, porém, a concentração de sacarose e aminoácidos livres alteraram-se pouco. Aqueles mesmos autores verificaram que um substancial decréscimo da taxa de alongamento do colmo ocorreu antes do aparecimento de sintomas, como

enrolamento da folha, aumento da senescência das folhas inferiores, decréscimo no potencial da água da folha e potencial osmótico e alterações na concentração de açúcares redutores na lâmina foliar.

Estudando as diferenças varietais da condutância estomática e resistência difusiva, durante o estresse de umidade e recuperação em cana-de-açúcar, NAIDU et al. (1983), utilizando as variedades Co 419, Co 740 e Co 1148, verificaram que, nas 3 variedades, a resistência difusiva estomática aumentou com o gradual decréscimo do potencial da água da folha e do conteúdo relativo de água durante o estresse. Entretanto, após a re-irrigação, somente as variedades Co 740 e Co 1148 mostraram rápida recuperação, tanto do potencial da água da folha como da resistência difusiva estomática. A recuperação do conteúdo relativo de água foi menor em Co 419, enquanto que Co 740 e Co 1148 registraram uma recuperação maior durante a fase de normalização. Aqueles autores concluíram que as variedades Co 740 e Co 1148 possuem o mecanismo de regulação estomática do uso da água e sistema de transpiração, uma peculiaridade que pode ser usada em programas de melhoramento, isto é, a seleção de variedades com relativamente alta resistência à difusão de vapor d'água e, ao mesmo tempo, com um potencial da água levemente maior para manter as folhas parcialmente túrgidas, mantendo, portanto, um adequado balanço hídrico dos tecidos.

### III - MATERIAIS E MÉTODOS

#### 1. Material Vegetal Utilizado

Foram utilizadas plantas de cana-de-açúcar (Saccharum spp.), variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, procedentes do Instituto do Açúcar e do Alcool - PLANALSUCAR - COSUL - ARA RAS - SP. Resultados experimentais (BRINHOLI, 1975) indicaram variabilidade genética para a resistência à seca em condições normais de cultivo, caracterizando a cultivar CB-4176 como sus ceptível à falta de água disponível no solo, a cultivar NA-56 - 79 como resistente e a IAC-51-205 como moderadamente resistente.

#### 2. Ensaio em Casa-de-Vegetação

##### 2.1. Experimento 1

O estudo foi realizado no Departamento de Fisiologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP. Utilizaram-se plantas da variedade NA-56-79, as quais foram obtidas de toletes com uma gema, retirados de parte média dos colmos, li vres da broca (Diatrea saccharalis, Fabr. 1794) e colhidos de plantas-mãe com 12 meses de idade. Após o corte dos toletes, foram selecionados os mais uniformes quanto ao comprimento e diâmetro, os quais foram plantados, em número de cinco, em vasos contendo 120 kg de um substrato constituído de 75% de solo e 25% de areia, em casa-de-vegetação especialmente construída para comportar o crescimento em altura dessas plantas, com cober

tura de polietileno transparente tratado com ultra-violeta. Antes do plantio, foram adicionados ao substrato, 500 g de Salitre do Chile, 750 g de Superfosfato Simples e 300 g de Cloreto de Potássio.

Quando as plantas completaram um mês de idade foram e liminadas as menos vigorosas e desuniformes, deixando-se 3 plantas por vaso. Os vasos foram irrigados regularmente, pelo menos uma vez por dia, de modo a manter o substrato próximo à capacidade de campo.

Quando as plantas atingiram a fase de acumulação de sacarose (amadurecimento dos colmos) e com cerca de 10 meses de idade, foram separados dois grupos de vasos, um mantendo-se a irrigação normal (controle) e outro suprimindo-se a irrigação, correspondendo ao tratamento de deficiência hídrica.

Os parâmetros que determinaram os efeitos da restrição hídrica imposta foram avaliados durante todo o período de indução do déficit. Todas as medições dos parâmetros fisiológicos foram realizadas na folha +3 (terminologia descrita por DILLEWIJN, 1952) completamente expandida e sempre no mesmo período do dia, compreendido entre 11:00 e 13:00 horas.

Determinações do potencial da água da folha, resistência difusiva estomática, taxa de transpiração, temperatura da folha e do ar e radiação, fotossinteticamente ativa, foram feitas nos dias 30 de novembro, 2 de dezembro, 5 de dezembro e 6 de dezembro de 1983, ou seja, quando as plantas tinham 301, 303, 306 e 307 dias de idade, respectivamente.



#### A) Avaliação do Potencial da Água da Folha

O potencial de água na folha ( $\psi_f$ ) foi estimado através da medida do potencial de pressão do xilema, pelo método da Bomba de Pressão (SCHOLANDER et al., 1965), através de equipamento fabricado por Soil Moisture Equipment Corp. USA, modelo 3000 . A fim de prevenir a perda evaporativa da água da folha durante as determinações com a bomba de pressão, as folhas foram envoltas com papel alumínio antes de serem destacadas da planta, e imediatamente após o corte foram colocadas dentro de uma caixa de isopor contendo gelo e coberto com papel alumínio (HENSON et al. , 1982). O método de Bomba de Pressão produz uma indicação do potencial hidrostático da água e não inclui o potencial osmótico o qual é usualmente muito pequeno (BOYER, 1967).

#### B) Comportamento Estomático

A determinação do comportamento dos estômatos em resposta às condições experimentais associadas pelo manejo da irrigação foi efetuada através do uso de um porômetro de equilíbrio dinâmico, modelo LI-1600 fabricado pela Lambda Instruments Corp. USA . O equipamento permite a medida da taxa de transpiração, da resistência estomática à difusão de vapor d'água, das temperaturas da superfície foliar e do ar no interior da câmara em contato com a folha, da medida da umidade relativa da câmara e da radiação fotossinteticamente ativa (RFA).

A operação básica do equipamento envolve sensores que permitem a medida da taxa de transpiração e da resistência estomática à difusão de vapor d'água. Esses sensores estão instalados

dentro de uma câmara em contato com a superfície da folha, e con sistem de um medidor de umidade do ar, de um termistor linearizado para medida da temperatura do ar da câmara, e de um termopar para a medida da temperatura da folha (ANGELOCCI, 1983). Esse modelo de porômetro possui um sensor quântico com resposta espectral na faixa de 400 a 700 nm, permitindo medir a radiação fotosinteticamente ativa que atinge a folha.

Para as medidas efetuadas com o porômetro, dentro de cada tratamento, foram selecionadas as folhas +3 de 6 plantas . Determinou-se para cada planta, a resistência difusiva da superfície abaxial ( $R_{ab}$ ) e adaxial ( $R_{ad}$ ), sempre tomando a mesma região foliar, evitando-se o bordo da folha e a nervura central (JORDAN et al., 1975). Assumindo que as duas superfícies da folha atuam como resistores em paralelo (TURNER, 1974), a resistência difusiva total ( $R_T$ ) foi calculada pela seguinte equação:

$$R_T = \frac{R_{ab} \times R_{ad}}{R_{ab} + R_{ad}} = s.cm^{-1}$$

Imediatamente após a complementação das medições da resistência difusiva estomática ( $s.cm^{-1}$ ), a transpiração ( $\mu g.cm^{-2}.s^{-1}$ ) nas duas superfícies da folha e a radiação fotossinteticamente ativa ( $RFA = \mu E.s^{-1}.m^{-2}$ ) na superfície adaxial foram medidas concomitantemente com a resistência estomática à difusão de vapor d'água.

A condutância estomática ( $C_s$ ) foi calculada pela seguinte equação:

$$C_s = \frac{1}{R_T} \quad , \quad \text{onde}$$

$$C_s = \text{Condutância Estomática} = \text{cm.s}^{-1}$$

$$R_T = \text{Resistência Difusiva Total} = \text{s.cm}^{-1}$$

### C) Temperatura Foliar

As medidas de temperatura foliar foram realizadas nos dias 30/11, 2/12, 5/12 e 6/12, no período de 7:00 às 15:00 horas, utilizando-se um termômetro de radiação infravermelho marca Barns Instatherm, modelo 14-220-1. Este instrumento fornece leituras de temperatura radiante precisas e estáveis na faixa de  $-10$  a  $+60^{\circ}\text{C}$ . O aparelho tem precisão de  $0,5^{\circ}\text{C}$ , sensibilidade de  $0,1^{\circ}\text{C}$ , campo de visão de  $2,8^{\circ}$  e resposta espectral no infravermelho termal de  $6,5 - 20 \mu\text{m}$ . O termômetro de infravermelho foi calibrado antes de cada leitura. As medidas foram efetuadas apontando-se o instrumento para o topo da folhagem das plantas, a um ângulo de  $30^{\circ}$  em relação à horizontal (JACKSON et al., 1981), à uma altura de 1 m acima da folhagem.

Para evitar que diferentes ângulos de visada em relação ao sol pudessem interferir nas medidas, e prejudicar a comparação entre os tratamentos, as leituras foram efetuadas no mesmo ângulo e direção, minimizando o sensoriamento da radiação emitida pelo solo (HATFIELD, 1979). A temperatura foliar indicada pelo termômetro de infravermelho não é a temperatura real da planta, pois a mesma depende das características de emissividade da folhagem. Entretanto, a emissividade das folhas na faixa do infravermelho é alta (aproximadamente igual a 0.98) e, além disso, quando em comu

nidade, como é o caso de um campo cultivado, é difícil precisar qual é a emissividade da folhagem. Desta maneira, assumiu-se a emissividade como igual a 1 (JACKSON et al., 1977; SUTHERLAND & BARTHOLIC, 1977) o que dispensou correções das leituras feitas com o termômetro de infravermelho.

Em um ciclo completo de leituras foram tomadas a temperatura cinco vezes. No final de cada ciclo de leituras de temperatura foliar, as medições da temperatura de bulbo seco e úmido do ar foram feitas com um psicrômetro tipo Assman mantido numa altura de 2.5 m do solo.

## 2.2. Experimento 2

O experimento 2 foi realizado em casa-de-vegetação pertencente ao Departamento de Fisiologia Vegetal da UNICAMP, e foi uma extensão do experimento 1, com algumas modificações. O objetivo deste experimento foi examinar o comportamento estomático e alterações no crescimento e potencial da água da folha em três variedades de cana-de-açúcar (CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205), as quais diferem nas suas capacidades de resistir a falta de água no solo, como descrito anteriormente. O estresse hídrico foi aplicado durante a fase de intenso crescimento vegetativo (plantas com aproximadamente dois meses de idade).

Neste experimento, as plantas foram cultivadas em vasos contendo 10 kg do mesmo substrato usado no experimento anterior. O plantio dos toletes com uma gema (em número de 3 por vaso) foi realizado em 11 de janeiro de 1984. Quando as plantas completaram 1 mês de idade, foi eliminada a planta menos vigorosa e desuniformes, deixando-se 2 plantas por vaso.

As plantas foram irrigadas pelo menos uma vez por dia até que o solo atingisse teor de umidade próxima à capacidade de campo. Quando as plantas atingiram a idade fisiológica pretendida, separou-se dois grupos de vasos, um mantendo-se a irrigação normalmente e o outro suspendendo-se a irrigação, correspondendo ao tratamento de estresse hídrico.

#### A) Parâmetros Avaliados

As medidas do potencial da água da folha, resistência difusiva estomática, taxa de transpiração e radiação fotossinteticamente ativa foram feitas durante o estabelecimento da deficiência hídrica. Além desses parâmetros biofísicos, o crescimento foi também avaliado, medindo-se, diariamente, a altura entre um ponto de referência marcado na base do colmo e outro assinalado no limbo das folhas -1 ou -2, com o uso de uma caneta com tinta indelével.

A suspensão da irrigação nos tratamentos sob estresse hídrico persistiu até que uma apreciável alteração no potencial da água da folha, resistência estomática, taxa de transpiração e crescimento, fosse observada. Isto ocorreu frequentemente após 72 horas da suspensão da irrigação, quando o primeiro sinal de murchamento foi visível nas três variedades estudadas. O estresse continuou por mais 48 horas, quando sintomas como enrolamento das folhas, murchamento severo, baixo potencial da água da folha, alta resistência difusiva, baixa taxa de transpiração e paralisação do crescimento, permitiram separar as variedades estudadas. A partir desse momento o solo foi novamente irrigado até que a percolação da água no vaso ocorresse, e então os parâmetros acima descritos foram medidos para o acompanhamento da recuperação das plantas.

## B) Análise Estatística

Os resultados experimentais, sempre que necessário , foram analisados estatisticamente com a finalidade de se ajustarem curvas teóricas aos dados obtidos. Em todas as análises, adotou-se como erro  $\alpha$  o limite de 5% de probabilidade.

Nos dois experimentos foram ajustadas curvas teóricas para as seguintes relações: potencial da água da folha X resistência difusiva estomática, resistência difusiva estomática X taxa de transpiração, potencial da água da folha X taxa de transpiração, taxa de transpiração X condutância estomática, potencial da água da folha X crescimento da planta e condutância estomática X crescimento da planta. Dependendo da variação observada nos dados, foram ajustadas curvas através de regressão linear, polinomial ou exponencial, observando-se como medida de comparação os valores dos coeficientes de determinação.

Previamente aos cálculos numéricos, para fins de visualização dos resultados, foram elaborados gráficos com os dados originais, permitindo análises de regressão que pudessem ser relacionados, o mais próximo possível, com a atividade biológica da planta.

Os cálculos foram realizados através de um computador DEC-10 e de um microcomputador modelo APPLE II da DISMAC.

## IV - RESULTADOS

### 1. Experimento 1

Este experimento foi realizado para avaliar as respostas fisiológicas de plantas de cana-de-açúcar, variedade NA-56-79, quando afetadas pelo déficit hídrico, o qual foi imposto durante a fase de maturação dos colmos (10 meses de idade). A avaliação das respostas fisiológicas das plantas serão inicialmente apresentadas separadamente dentro do estágio no qual o estresse hídrico foi aplicado. Posteriormente várias relações fisiológicas serão analisadas e, em seguida apresentados os resultados das medidas de temperatura foliar, temperatura do ar e suas relações com as respostas fisiológicas das plantas.

#### 1.1. Resistência Difusiva Estomática e Taxa de Transpiração

As alterações na resistência estomática à difusão de vapor d'água na superfície inferior ( $R_{fi}$ ) e superior ( $R_{fs}$ ) das folhas de plantas de cana-de-açúcar, quando irrigadas diariamente (controle) e submetidas à deficiência hídrica (estressadas), são mostradas nos gráficos apresentados na Fig. 1A. A resistência difusiva estomática das folhas das plantas controle mantiveram-se entre valores de 1 - 3  $s.cm^{-1}$ , na superfície inferior, e 3 - 5  $s.cm^{-1}$  na superfície superior, enquanto as folhas das plantas estressadas exibiram valores que variaram entre 1 - 5  $s.cm^{-1}$ , para a superfície inferior, e 2 - 6.5  $s.cm^{-1}$  para a superfície superior. Isto mostra que a resistência à difusão

FIGURA 1.A - Resistência difusiva estomática de folhas de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas (controle) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

□----□ - controle                      □——□ - estressadas

símbolos claros - superfície inferior

símbolos cheios - superfície superior

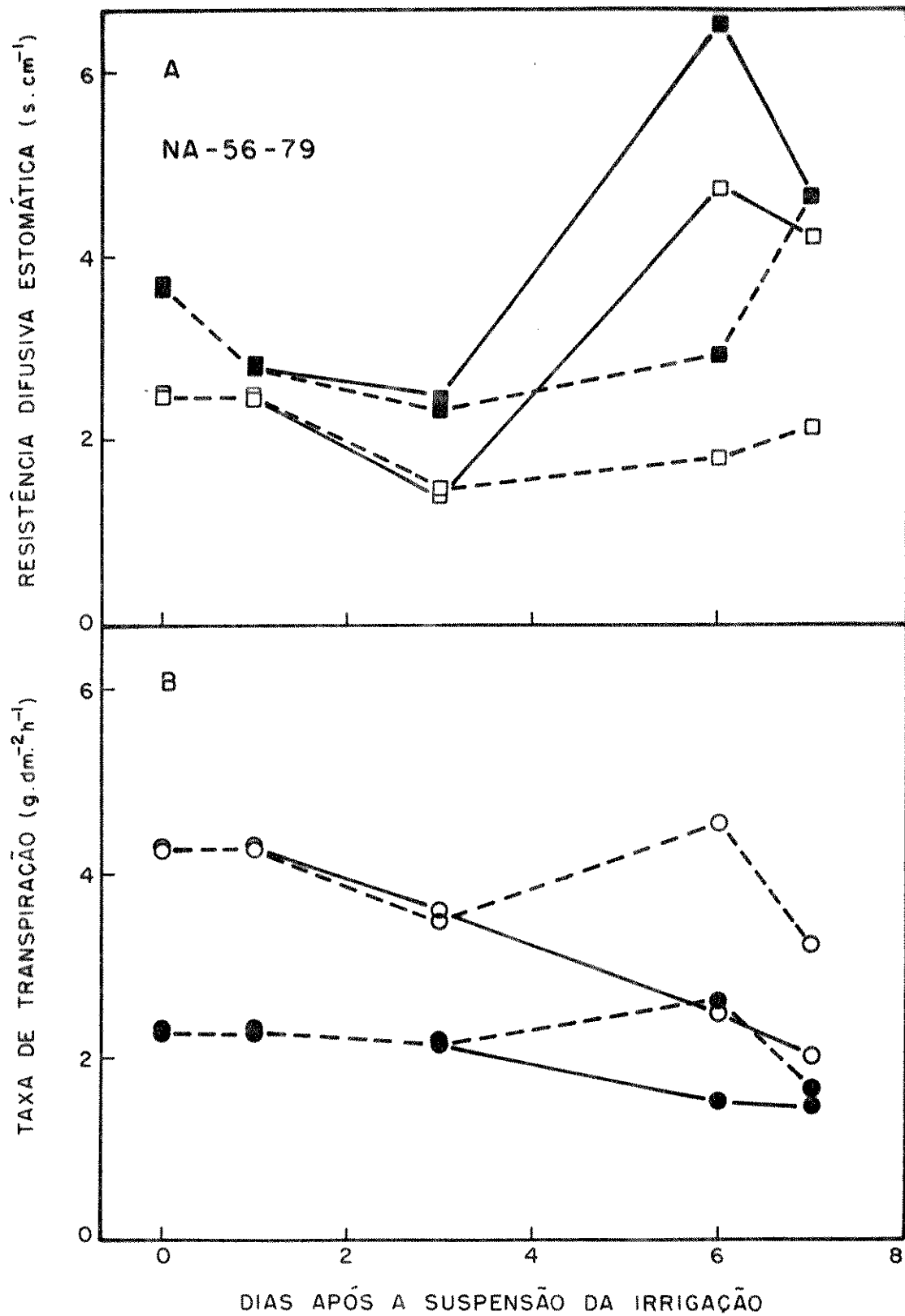
B - Taxa de transpiração de folhas de plantas de cana-de-açúcar estressadas e não estressadas (controle) por unidade de área foliar e na unidade de tempo em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

○----○ - controle                      ○——○ - estressadas

símbolos claros - superfície inferior

símbolos cheios - superfície superior





de vapor d'água da superfície inferior da folha tanto das plantas controle como das plantas estressadas, é muito menor quando comparado com os valores determinados na superfície superior. A Fig. 1A mostra, também, que o valor de  $R_f$  nas plantas estressadas aumentou bruscamente entre o 3º e 6º dia com uma queda no 7º dia. As resistências estomáticas da superfície inferior e superior da folha das plantas estressadas alcançaram valores máximos de  $4.66 \text{ s.cm}^{-1}$  e  $6.46 \text{ s.cm}^{-1}$ , respectivamente, no 6º dia de suspensão da irrigação, enquanto que nas plantas controle os valores máximos de  $2.13 \text{ s.cm}^{-1}$ , para a superfície inferior, e  $4.60 \text{ s.cm}^{-1}$  para a superfície superior da folha, só foram atingidos no 7º dia após a interrupção de água para as plantas.

Os gráficos incluídos na Fig. 1B mostram as alterações na taxa de transpiração inferior e superior das folhas de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (controle) e submetidas ao estresse hídrico. Observa-se que a transpiração da superfície superior da folha foi menor do que da superfície inferior, sendo que tanto nas plantas controle como naquelas estressadas, até o 3º dia, a taxa de transpiração variou muito pouco nas duas superfícies da folha. No período compreendido entre o 3º e 6º dia do experimento, a taxa de transpiração das folhas das plantas controle foi máxima, sendo de  $4.49 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$  para a superfície inferior e  $2.58 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$  para a superfície superior, diminuindo, no 7º dia, para  $3.14 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  e  $1.63 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  na superfície inferior e superior da folha, respectivamente. Nas plantas estressadas, os valores máximos foram alcançados no período entre o dia de início do experimento (dia zero) e o 1º dia de estresse, sendo de  $4.20 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  para a superfície inferior, e  $2.22 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  para

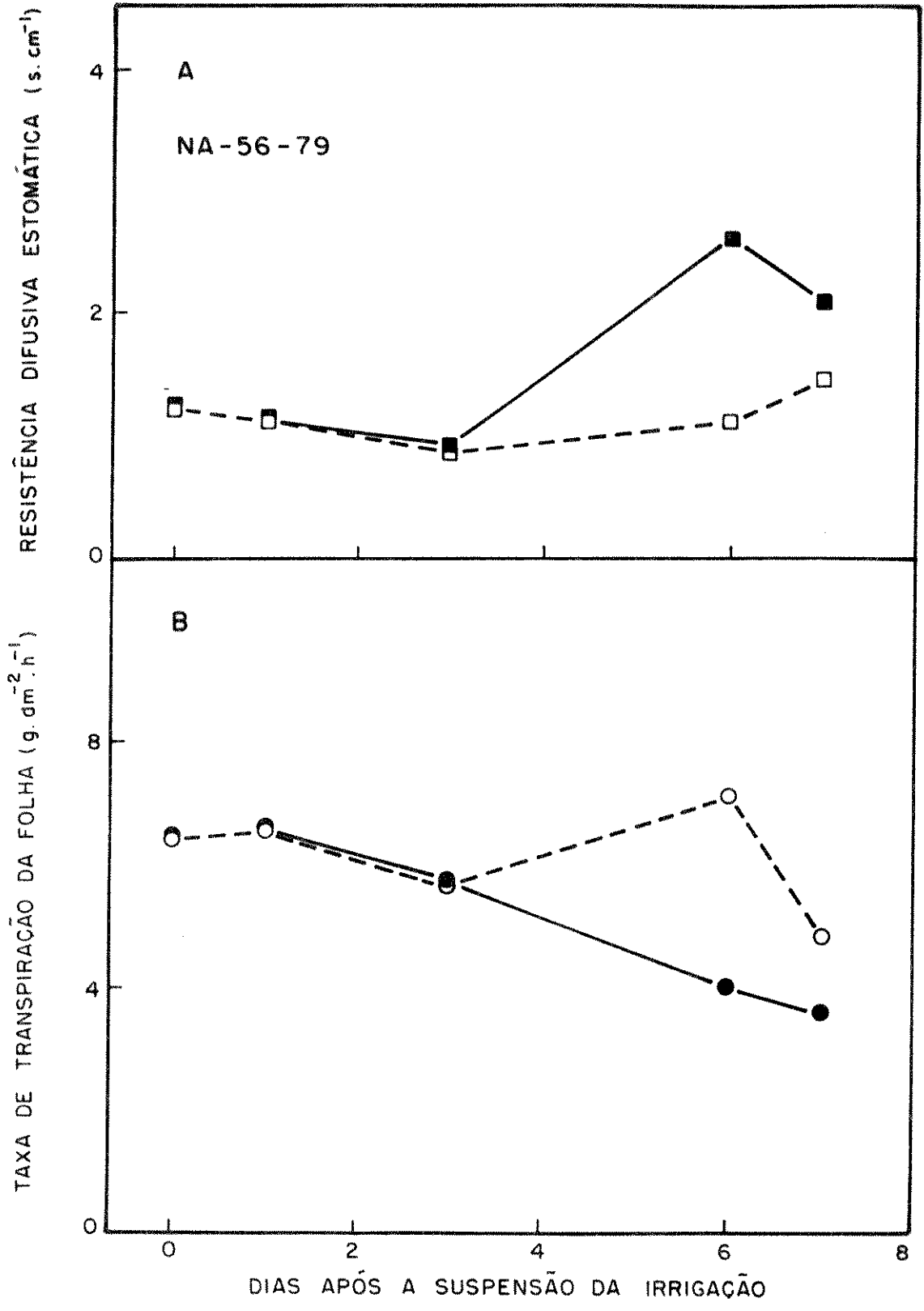
a superfície superior da folha. No intervalo entre o 1º e 7º dias após a suspensão da irrigação, a diminuição da taxa de transpiração foi gradual, sendo que na superfície superior da folha essa diminuição foi mais lenta do que na superfície inferior. Assim, a diminuição da taxa de transpiração ocorrida entre o 3º e 6º dias de interrupção do fornecimento de água, tanto na superfície inferior quanto na superfície superior da folha, coincidiu com o brusco aumento da resistência estomática à difusão de vapor d'água (Fig. 1A ).

Os gráficos representados na Fig. 2A mostram os valores da resistência total da folha de plantas irrigadas normalmente e daquelas submetidas à deficiência hídrica. Observa-se que , até o 3º dia, os valores da resistência foram praticamente iguais em ambos os tratamentos. A partir do 3º dia os valores da resistência total nas folhas das plantas estressadas foram maiores do que aqueles observados nas plantas irrigadas normalmente. O valor máximo de resistência da folha das plantas estressadas foi de  $2.62 \text{ s.cm}^{-1}$  atingido no 6º dia de suspensão da irrigação, enquanto que para as plantas irrigadas normalmente o valor máximo de  $1.43 \text{ s.cm}^{-1}$  foi alcançado no 7º dia do período experimental.

A Fig. 2B mostra a variação da transpiração da folha de plantas irrigadas normalmente e submetidas ao estresse . Como verificado para a resistência total da folha (Fig. 2A ), a taxa de transpiração até o 3º dia do período experimental, comporto-se de maneira semelhante independente do tratamento. A partir do 3º dia a taxa de transpiração diminuiu gradativamente nas plantas estressadas, até atingir um mínimo de  $3.63 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  no 7º dia de suspensão da irrigação. Para as plantas irrigadas normalmente, entre o 3º e 6º dia de experimentação, a taxa de trans

FIGURA 2 A - Resistência difusiva total de folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas ( ■ —■ ) e não estressadas ( □ ----□ ) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

B - Taxa de transpiração da folha de plantas de cana-de-açúcar estressadas ( ● —● ) e não estressadas ( ○ ----○ ), por unidade de área foliar e na unidade de tempo, em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.



piração aumentou bruscamente, atingindo um máximo de  $7.07 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  no 6º dia, diminuindo em seguida até atingir seu valor mínimo no 7º dia ( $4.77 \text{ g.dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ).

### 1.2. Potencial da Água da Folha

A evolução do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), de plantas de cana-de-açúcar irrigadas normalmente (controle) e submetidas ao déficit hídrico (estressadas), é mostrado na Fig. 3. Os resultados mostram que, nas condições do experimento e dentro da sensibilidade e precisão da metodologia utilizada, não foram detectadas diferenças no  $\psi_f$  de plantas irrigadas normalmente e daquelas stressadas até o 3º dia de avaliação. Entretanto, o valor de  $\psi_f$  de plantas stressadas mostraram valores relativamente menores no 3º dia, quando comparados com as determinações de  $\psi_f$  de plantas sob condições normais de irrigação (controle). Em plantas submetidas à desidratação o  $\psi_f$  variou de  $-0.83 \text{ MPa}$  a  $-1.67 \text{ MPa}$ , sendo que o maior valor foi alcançado no 3º dia sem irrigação ( $-0.83 \text{ MPa}$ ), enquanto que nas plantas controle o  $\psi_f$  variou de  $-0.48 \text{ MPa}$  até  $-1.14 \text{ MPa}$ . Nestas plantas o maior valor de  $\psi_f$  ( $-0.48 \text{ MPa}$ ) foi atingido no 7º dia. A Fig. 3 mostra também que, entre o 3º e 6º dia sem irrigação, o valor de  $\psi_f$  diminuiu abruptamente de  $-0.83 \text{ MPa}$  para  $-1.59 \text{ MPa}$ , e o valor mínimo foi atingido no 7º dia de estresse ( $-1.67 \text{ MPa}$ ).

### 1.3. Radiação Fotossinteticamente Ativa

Na Fig. 4 são mostrados os valores médios da radiação

FIGURA 3 - Potencial da água da folha de plantas em cana-de-açúcar estressadas ( ■ —■ ) e não estressadas ( □ —□ ) em relação ao tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

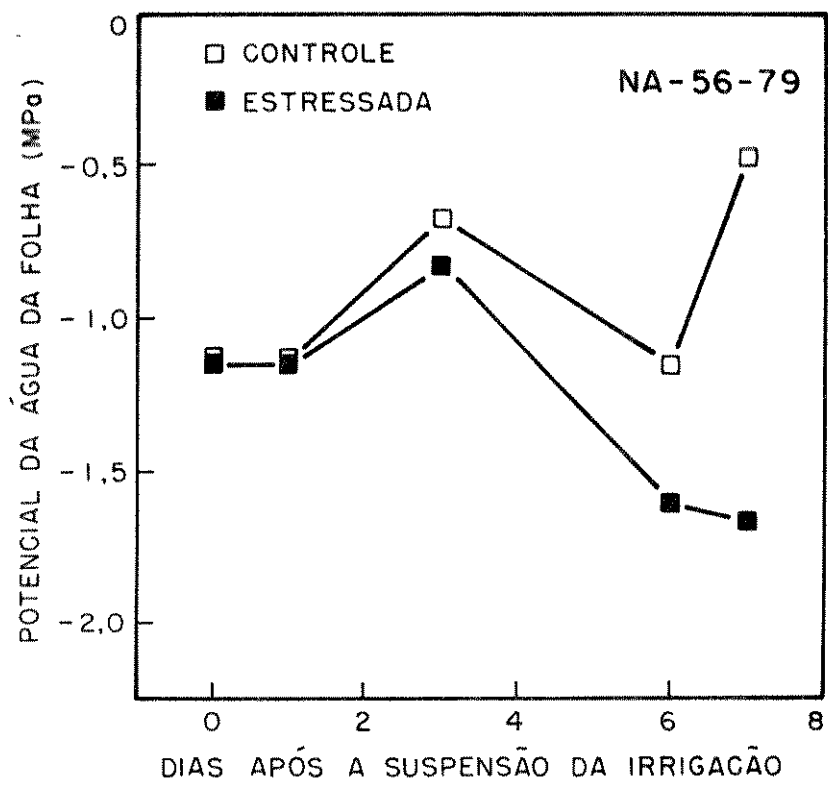
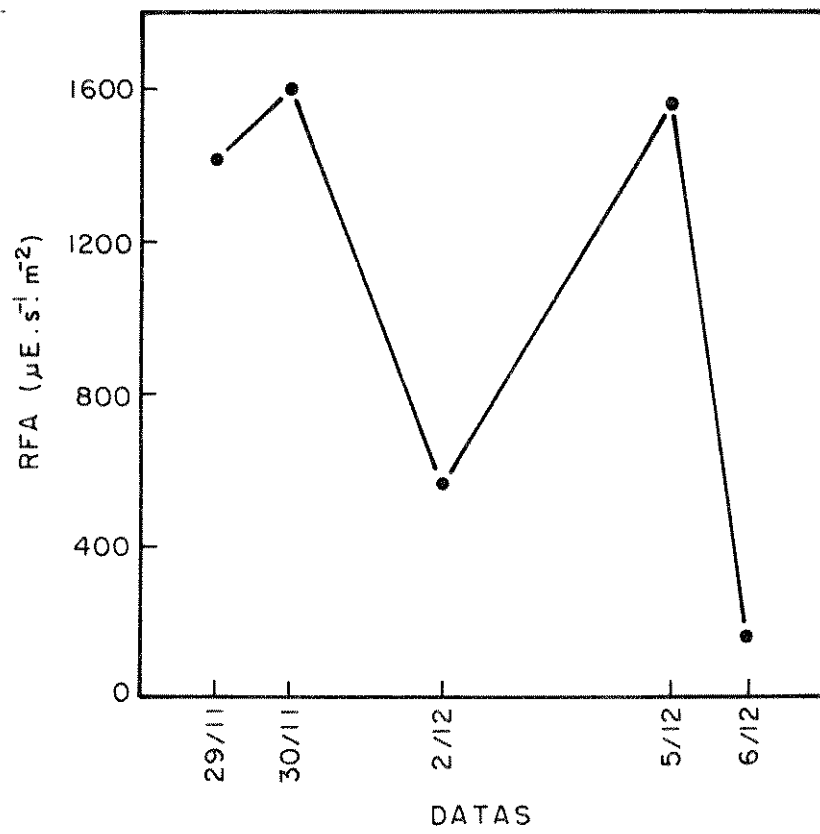




FIGURA 4 - Radiação fotossinteticamente ativa medida na superfície superior da folha de plantas de cana-de-açúcar durante o período de estudo. Cada ponto representa a média de 6 medições.



00

fotossinteticamente ativa (RFA), determinados nos dias 29 de novembro, 30 de novembro, 2 de dezembro, 5 de dezembro e 6 de dezembro de 1983, no período entre 11:00 e 13:00 horas. Observa-se que nos dias 29/11 e RFA foi de 1408 e 1603  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ , respectivamente; entre os dias 30/11 e 2/12, a RFA diminuiu de 1603  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  para 573  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ ; entre os dias 2/12 e 5/12 a RFA aumentou de 573  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  para 1565  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  e, finalmente, entre os dias 5/12 e 6/12 a RFA diminuiu de 1565  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$  para 167  $\mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ .

#### 1.4. Variação da Taxa de Transpiração com a Variação do Potencial da Água da Folha

A Fig. 5 mostra a variação da taxa de transpiração associada às alterações do potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar (var. NA-56-79) quando estressadas. Observa-se que a taxa de transpiração diminuiu linearmente com a diminuição do potencial da água da folha. Nota-se ainda que, para potencial da água da folha entre -0.6 e -1.2 MPa, o decréscimo da taxa de transpiração foi muito pequena, enquanto que em potenciais das águas das folhas mais baixos, entre -1.5 e -1.8 MPa, a taxa de transpiração atingiu seu menor valor.

#### 1.5. Alterações da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'Água com a Variação do Potencial da Água da Folha

A Fig. 6 mostra a variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água em função da variação do po

FIGURA 5 - Relação entre taxa de transpiração e potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar quando submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.

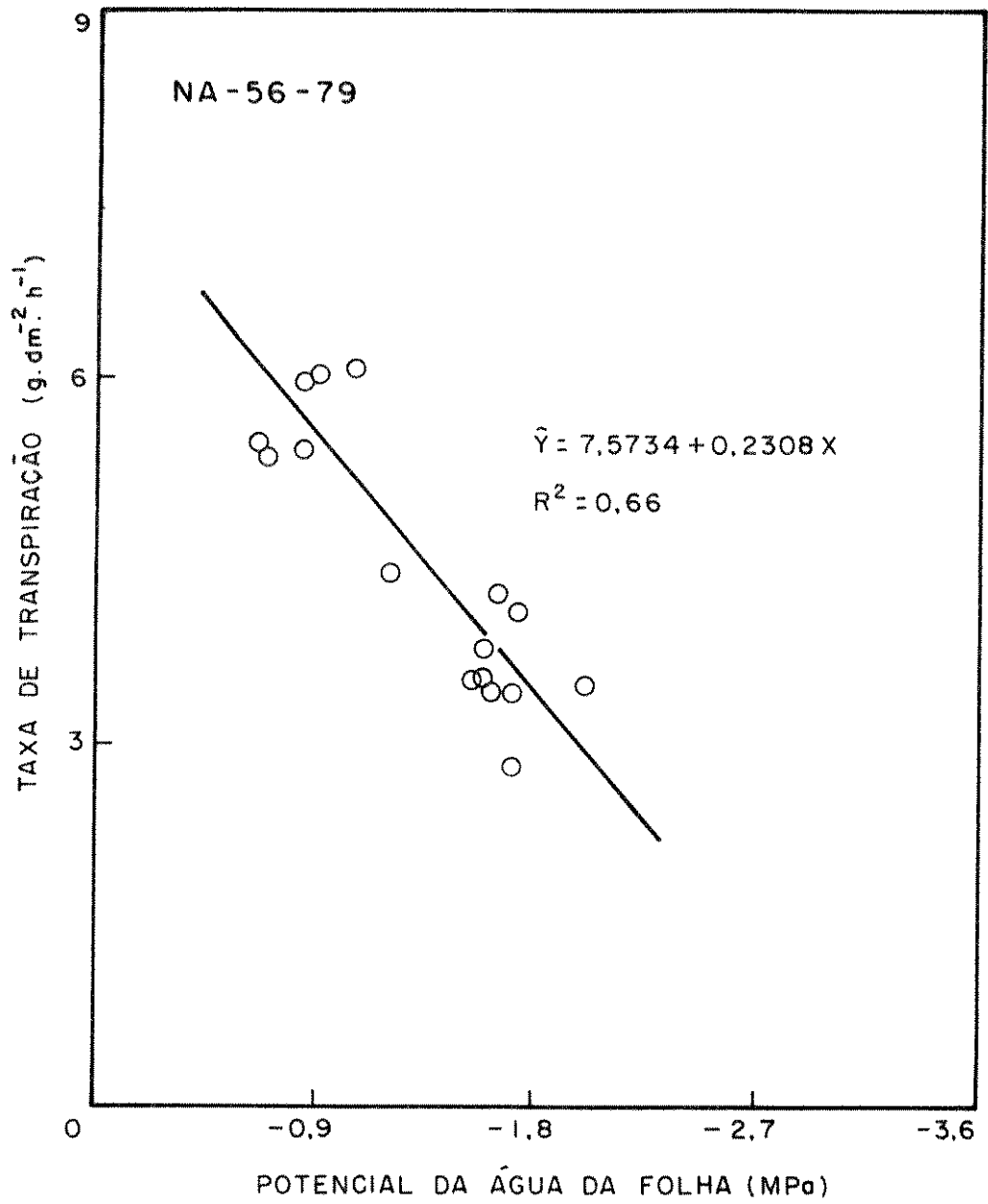
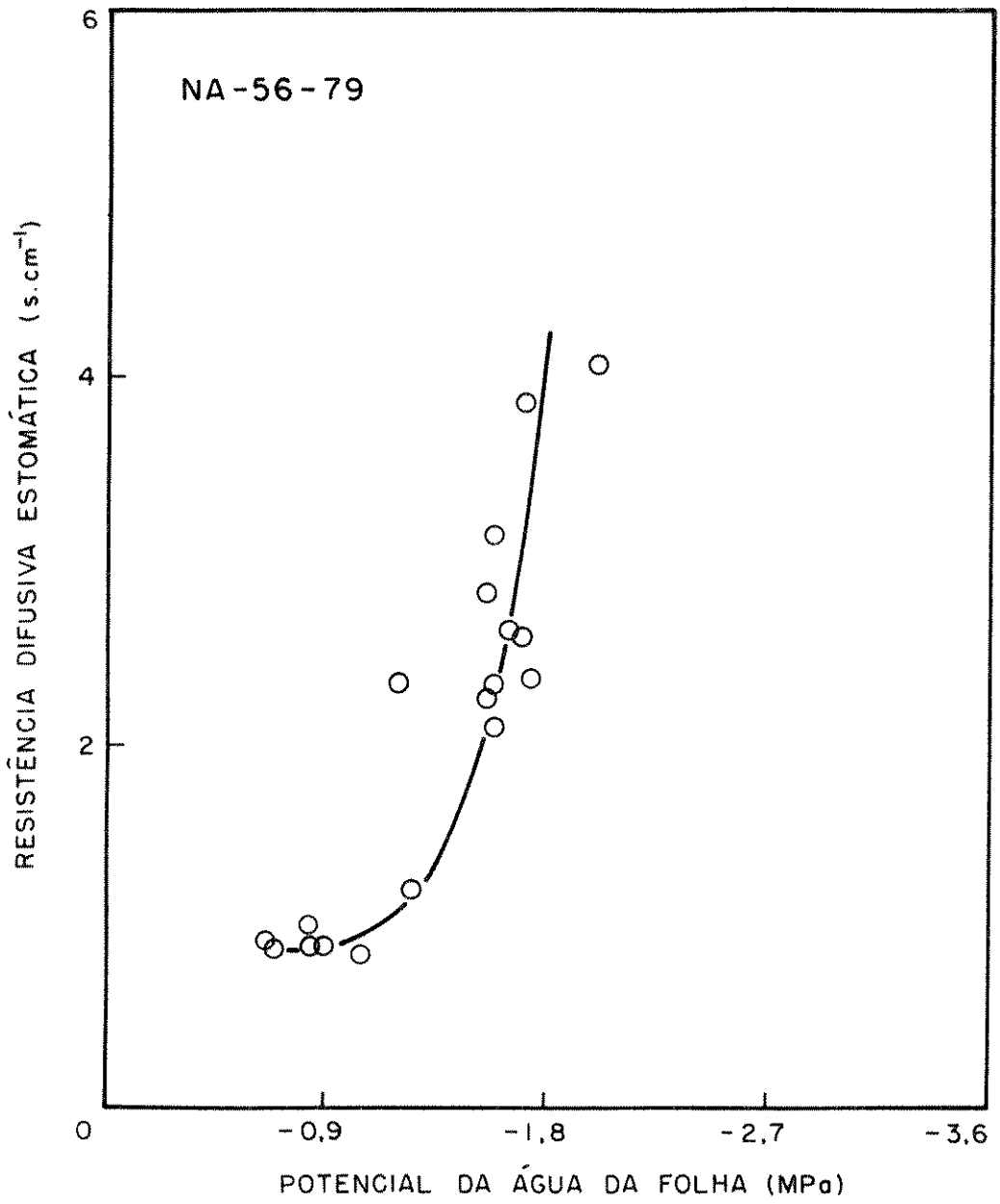


FIGURA 6 - Resistência difusiva estomática como uma função do potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar quando submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.



tencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-56-79, quando submetidas à deficiência hídrica. Os resultados mostram que a resistência estomática à difusão de vapor d'água manteve-se praticamente constante entre -0.6 e -1.2 MPa de potencial da água da folha. Quando o potencial da água da folha foi menor do que -1.2 MPa ocorreu um rápido aumento da resistência estomática à difusão de vapor d'água.

#### 1.6. Variação da Taxa de Transpiração com a Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água

A variação nos valores da taxa de transpiração com a variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água de folhas de plantas de cana-de-açúcar, quando submetidas à falta de água no solo, são representados na Fig. 7. Observa-se que, em valores de resistência difusiva estomática de até  $1.5 \text{ s.cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração quase não alterou seus valores. Quando a resistência difusiva estomática aumentou de  $1.5 \text{ s.cm}^{-1}$  para  $3.0 \text{ s.cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração diminuiu praticamente à metade. Nota-se, ainda, na Fig. 7 que, quando a resistência difusiva estomática variou de  $3.0$  à  $4.0 \text{ s.cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração diminuiu muito pouco.

#### 1.7. Variações da Condutância Estomática com a Taxa de Transpiração

Na Fig. 8 podem-se verificar os resultados que expressam a variação da condutância estomática com a alteração da taxa de transpiração. Observa-se que a condutância estomática



FIGURA 7 - Relação entre taxa de transpiração e resistência difusiva estomática de plantas de cana-de-açúcar submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.

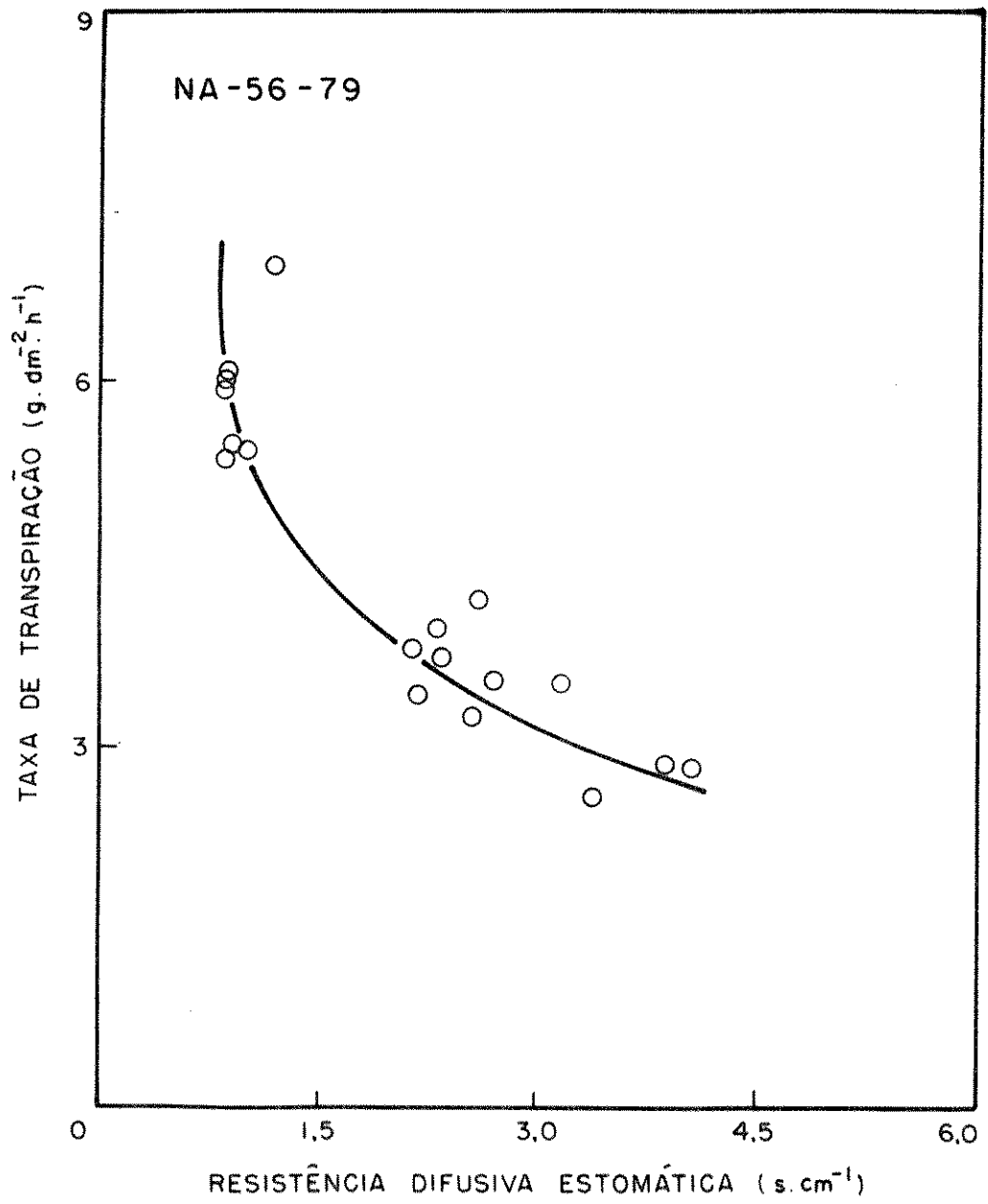
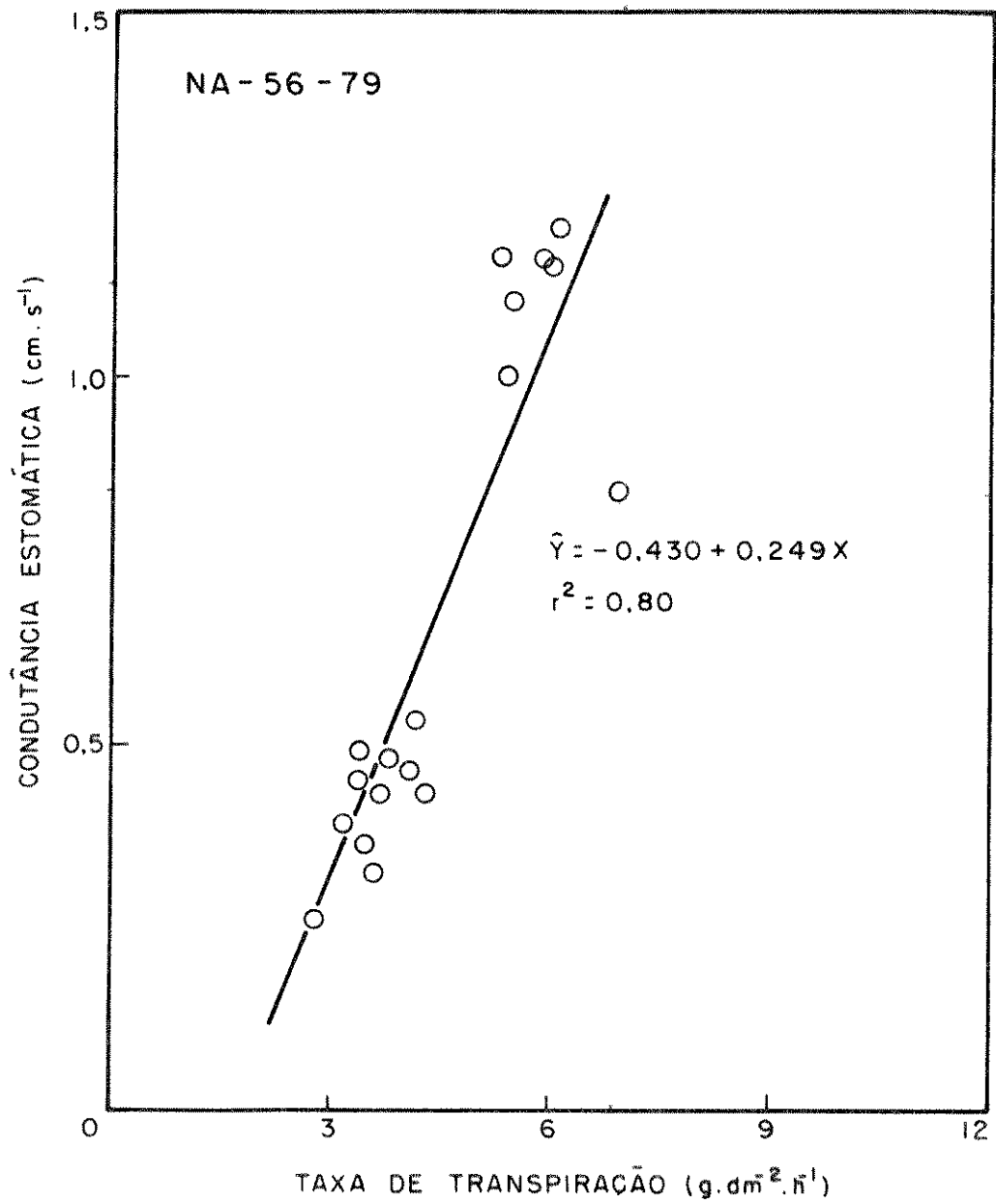


FIGURA 8 - Variações da condutância estomática em função da taxa de transpiração de plantas de cana-de-açúcar submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade.

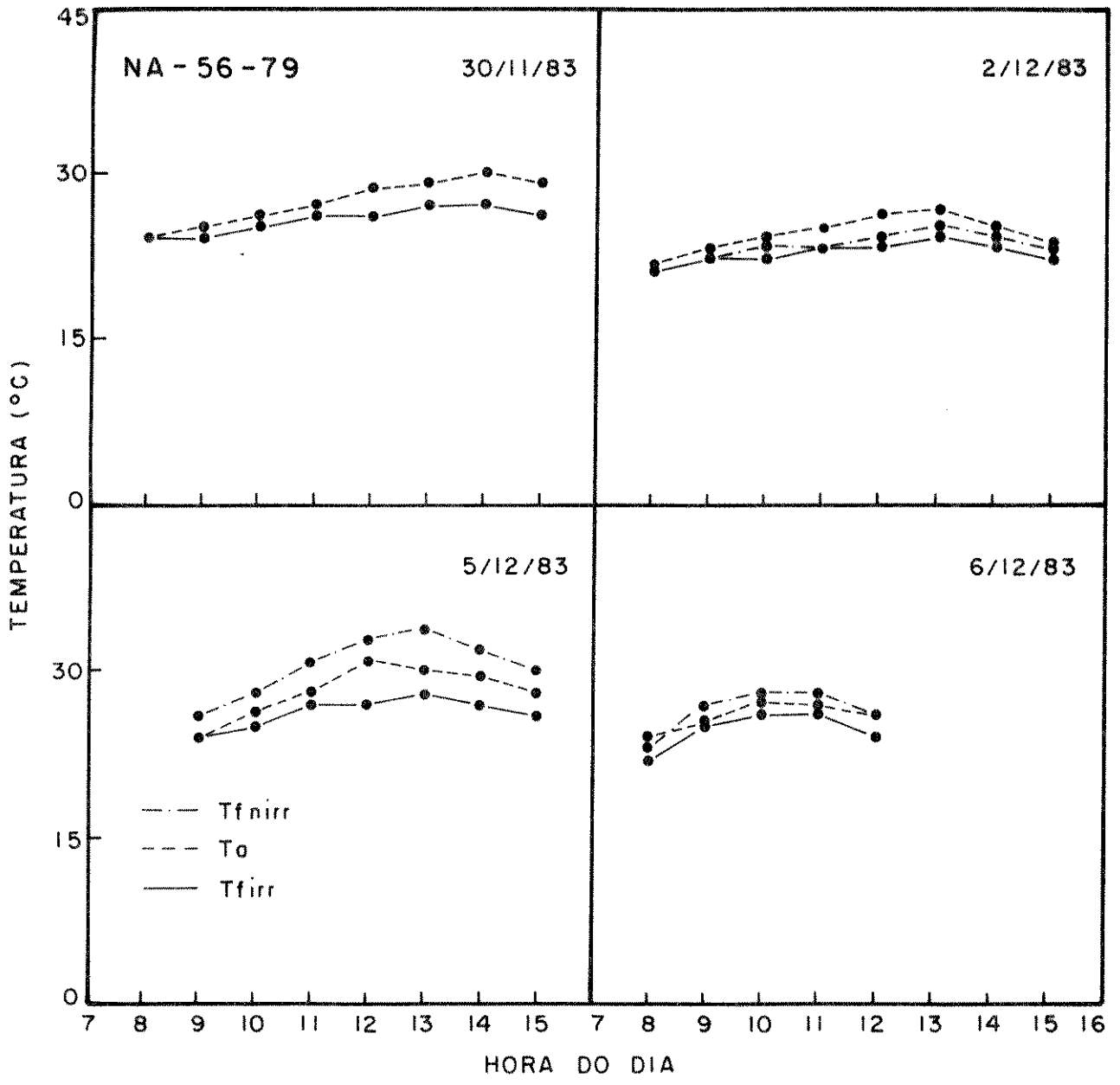


apresentou uma correlação linear com a taxa de transpiração , indicando que a condutância estomática apresentou valores crescentes quando a taxa de transpiração aumentou.

#### 1.8. Temperatura Foliar e Temperatura do Ar

Alterações horárias na temperatura foliar e temperatura do ar, medidas durante o período de estudo (30/11, 2/12, 5/12 e 6/12) em plantas de cana-de-açúcar, variedade NA-56-79, sob condições normais de irrigação e sob deficiência hídrica, são mostrados na Fig. 9. Observa-se que a temperatura do ar foi maior do que a temperatura foliar, tanto de plantas controle como nas estressadas, de 8:00 às 15:00 horas, nos dias 30/11 e 2/12/83. No dia 5/12/83, a temperatura do ar foi menor do que a temperatura foliar de plantas estressadas de 9:00 às 15:00 horas. Neste mesmo período as plantas irrigadas normalmente apresentaram temperatura foliar mais baixa do que a temperatura do ar. Em 6/12/83, logo nas primeiras horas do dia, a temperatura foliar das plantas sob deficiência hídrica foi menor do que a temperatura do ar. No período entre 9:00 e 11:00 horas, entretanto, a temperatura foliar de plantas estressadas foi maior do que a temperatura do ar e às 12:00 horas essas duas temperaturas foram iguais. A Fig. 9 mostra também que os maiores valores da temperatura foliar ocorreram às 13:00 horas nos dias 30/11, 2/12 e 5/12, e foram de 27, 24 e 28°C e 27, 25 e 34°C, respectivamente para plantas irrigadas normalmente e aquelas sob deficiência hídrica. Já no dia 6/12/83, o maior valor de temperatura foliar foi obtido às 11:00 horas sendo de 26°C para as plantas irrigadas normalmente e 28°C para plantas submetidas à falta d'água.

FIGURA 9 - Alterações horárias na temperatura do ar (.----.) e na temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar irrigadas normalmente (.\_\_\_\_.) e estressadas (-.-.-), medidas durante o período de estudo. Cada ponto representa a média de 5 leituras.



### 1.9. Diferença entre a Temperatura Foliar e a Temperatura do Ar

A Fig. 10 mostra as diferenças entre a temperatura foliar e temperatura do ar ( $\Delta T$ ), medidas em plantas de cana-de-açúcar, var- NA-56-79, quando sob condições de irrigação e deficiência hídrica. Os valores obtidos mostram que no dia 30/11 a temperatura foliar permaneceu mais baixa do que a temperatura do ar. No dia 2/12, a temperatura foliar das plantas irrigadas normalmente foi menor do que daquelas sob deficiência hídrica, sendo que em ambas as condições a temperatura do ar foi sempre mais alta. No dia 5/12, foi observado que a temperatura da folhagem das plantas irrigadas manteve-se mais baixa do que a temperatura do ar, porém, nas plantas sob deficiência hídrica a temperatura da folhagem atingiu valores mais altos do que a temperatura do ar. Finalmente no dia 6/12, até às 8:30 horas, a temperatura da folhagem das plantas irrigadas normalmente, e daquelas estressadas estavam mais baixa do que a temperatura do ar, sendo que, a partir daí, a temperatura da folhagem das plantas estressadas elevou-se acima da temperatura do ar. A figura mostra, também, que as menores diferenças encontradas para as plantas irrigadas normalmente (controle) ocorreram nas primeiras horas da manhã (8:00 horas), durante quase todo o período de estudo, exceto no dia 6/12/83, sendo que essas diferenças foram de 0, -0.4 e 0-.2<sup>0</sup>C, nos dias 30/11, 2/12 e 5/12/83, respectivamente. As maiores diferenças entre a temperatura foliar e temperatura do ar para as plantas estressadas ocorreu no dia 5 de dezembro, e os valores variaram de 1.8 à 4.0<sup>0</sup>C no período de 9:00 às 13:00 horas.

A Fig. 11 mostra a temperatura foliar e temperatura



FIGURA 10 - Diferenças horárias entre a temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar quando sob condições de irrigação (.\_\_\_\_.) e deficiência hídrica (\_\_\_\_\_.) e temperatura do ar (-----), medidas durante o período de estudo. Cada ponto representa a média de 5 leituras.

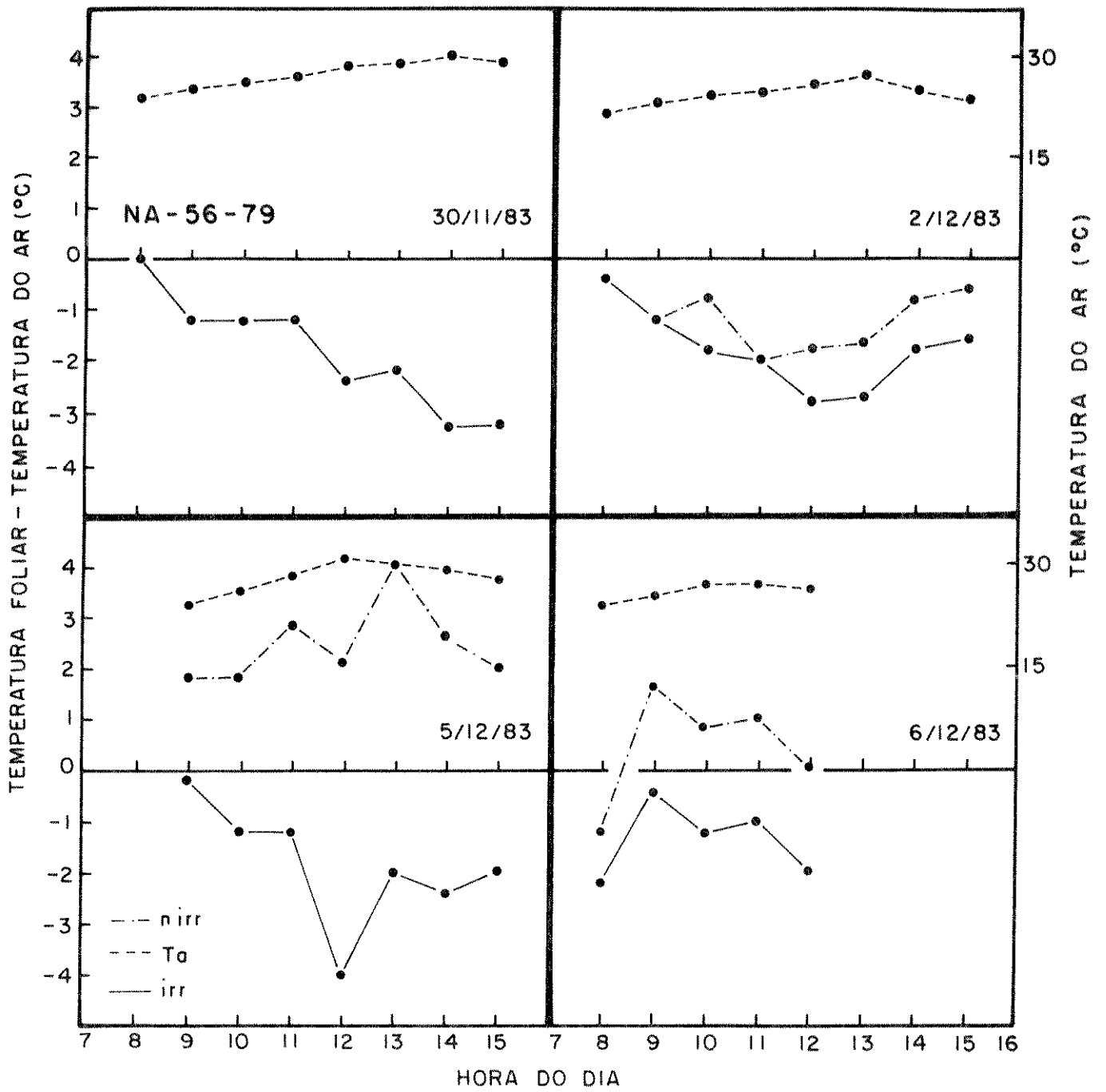
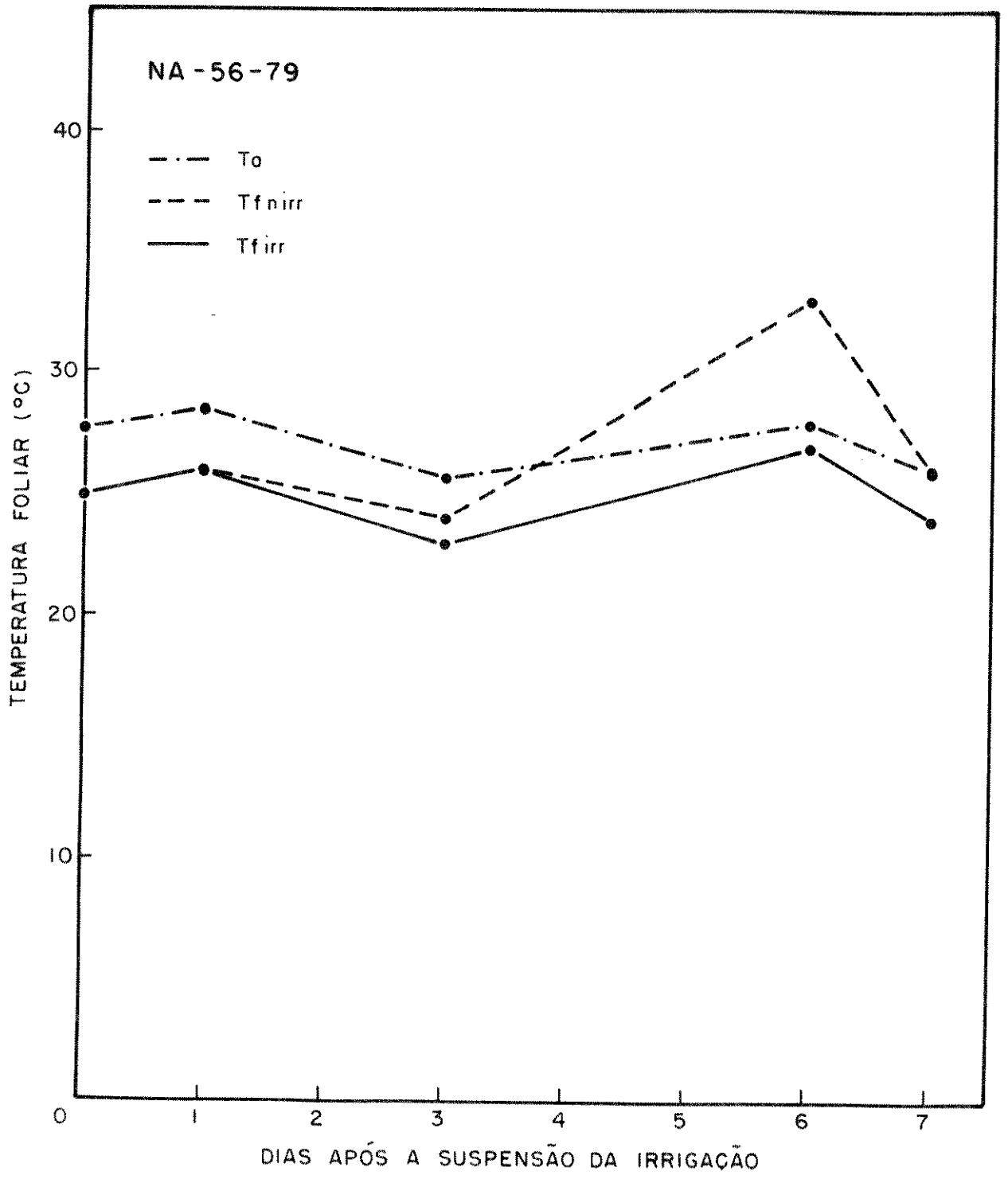


FIGURA 11 - Temperatura do ar (----) e temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (.\_\_\_\_.) e submetidas ao estresse hídrico (\_.\_.\_.\_) em relação ao tempo (em dias), após a suspensão da irrigação. Cada ponto representa a média de 5 leituras.



do ar de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-59-76, quando irrigadas normalmente (controle) e sob déficit hídrico (estressadas). Observa-se que, até o 1º dia após a suspensão do fornecimento de água, a temperatura da folhagem das plantas irrigadas e estressadas permaneceram iguais. Entre o 1º e 3º dia, a temperatura foliar das plantas estressadas foi 1°C superior às daquelas de plantas irrigadas; no período entre o 3º e 6º dias, a temperatura foliar das plantas com deficiência de água aumentou abruptamente, quando comparada com plantas irrigadas normalmente. Nota-se, também, que somente a partir do 4º dia de suspensão da irrigação, e até o 6º dia, a temperatura da folhagem das plantas estressadas foi superior à temperatura do ar; no 7º dia, as temperaturas da folha e do ar se igualaram.

A Tab. 1 apresenta um resumo das medidas de temperatura foliar máxima, temperatura do ar máxima e radiação fotossinteticamente ativa, obtidas 1 m acima da folhagem. Observa-se que no 1º dia de medição (30/11) a temperatura do ar foi de 30.2°C e a radiação fotossinteticamente ativa estimada em  $1603 \mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  ( $\approx 348 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ), caracterizando um dia claro. Em 2/12, a temperatura do ar foi de 26.7°C e a radiação fotossinteticamente ativa  $573 \mu\text{E}\cdot\text{s}^{-2}\cdot\text{m}^{-2}$  ( $\approx 125 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ), caracterizando um dia parcialmente nublado. O dia 5/12 apresentou uma temperatura do ar igual a 31°C e uma radiação fotossinteticamente ativa de  $1565 \mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  ( $\approx 340 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ), indicando um dia de céu claro, e o dia 6/12 com uma temperatura do ar igual a 27°C e uma radiação fotossinteticamente ativa de  $167 \mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  ( $\approx 36 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ) foi característico de um dia bastante nublado, com chuva a partir das 12:30 horas. A tabela mostra, também, que, quando a temperatura do ar foi maior de 30°C, em 5/12/83, uma diferença máxima de 6°C foi observada entre a temperatura foliar de plantas irrigadas e não irrigadas.

TABELA 1 - Temperatura foliar máxima ( $T_F^{\circ}C$ ) medida com um termômetro de infravermelho BARNES INSTATHERM, Temperatura do ar máxima ( $T_A^{\circ}C$ ) medida com um psicrômetro tipo ASSMAN e Radiação Fotosinteticamente Ativa (RFA,  $\mu E \cdot s^{-1} \cdot m^{-2}$ ) medida com um sensor quântico acoplado a um porômetro de equilíbrio dinâmico LI-COR, modelo 1600, no período de 11:00 às 13:00 hs.

DATA	$T_{A\text{máx.}}$	$T_{F\text{máx.}}$		RFA
		IRR	NIRR	
30/11/83	30.2	27	27	1603
02/12/83	26.7	24	25	573
05/12/83	31.0	28	34	1565
06/12/83	27.0	26	28	167

CANA-DE-AÇÚCAR (NA-56-79)

#### 1.10. Determinações da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água e Taxa de Transpiração Associadas à Variação da Temperatura Foliar

A correlação entre a resistência estomática à difusão de vapor e taxa de transpiração com a variação da temperatura foliar, é mostrada na Fig. 12. Observa-se que, quando a temperatura foliar se elevou de 23 para 24°C, tanto a resistência estomática quanto a taxa de transpiração aumentaram muito pouco; entre 24 e 27°C a resistência estomática total da folha praticamente triplicou, passando de 0.90 s.cm<sup>-1</sup> para 2.18 s.cm<sup>-1</sup>, enquanto que a taxa de transpiração aumentou de 1.86 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para 1.96 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>. Quando a temperatura foliar aumentou de 27°C para 32°C a resistência estomática total da folha continuou aumentando, enquanto que a taxa de transpiração diminuiu até atingir seu valor mínimo de 1.34 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>.

#### 1.11. Alterações do Potencial da Água da Folha e Condutância Estomática com a Variação da Temperatura Foliar

A Fig. 13 mostra o padrão de variação do potencial da água da folha e condutância estomática associados à variação da temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-56-79, quando submetidas à deficiência hídrica. Nota-se que a elevação da temperatura foliar até 27°C causou uma rápida diminuição do potencial da água da folha, o qual variou de -0.68 MPa (23°C) para -1.41 MPa (27°C), e também na condutância estomática, que decresceu de 1.20 cm.s<sup>-1</sup> (23°C) para 0.70 cm.s<sup>-1</sup> (27°C). Quando a temperatura foliar aumentou de 27 para 32°C, o potencial da água da folha diminuiu de -1.41 MPa para -1.59 MPa e a condutância

FIGURA 12 - Interrelações entre a resistência difusiva estomática e taxa de transpiração com a variação de temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar, quando submetidas à deficiência hídrica com 10 meses de idade. Cada ponto representa a média de 6 repetições.



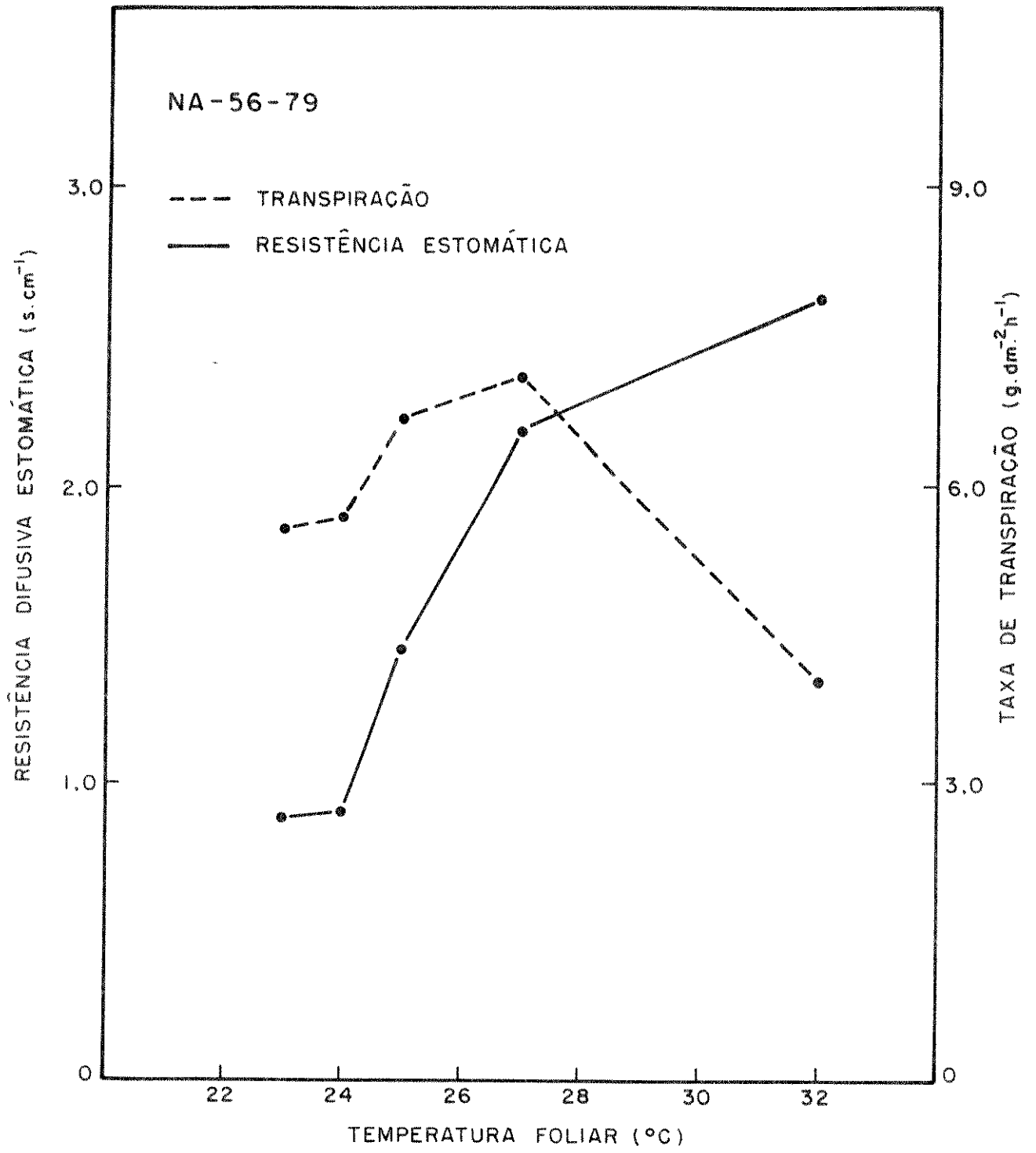
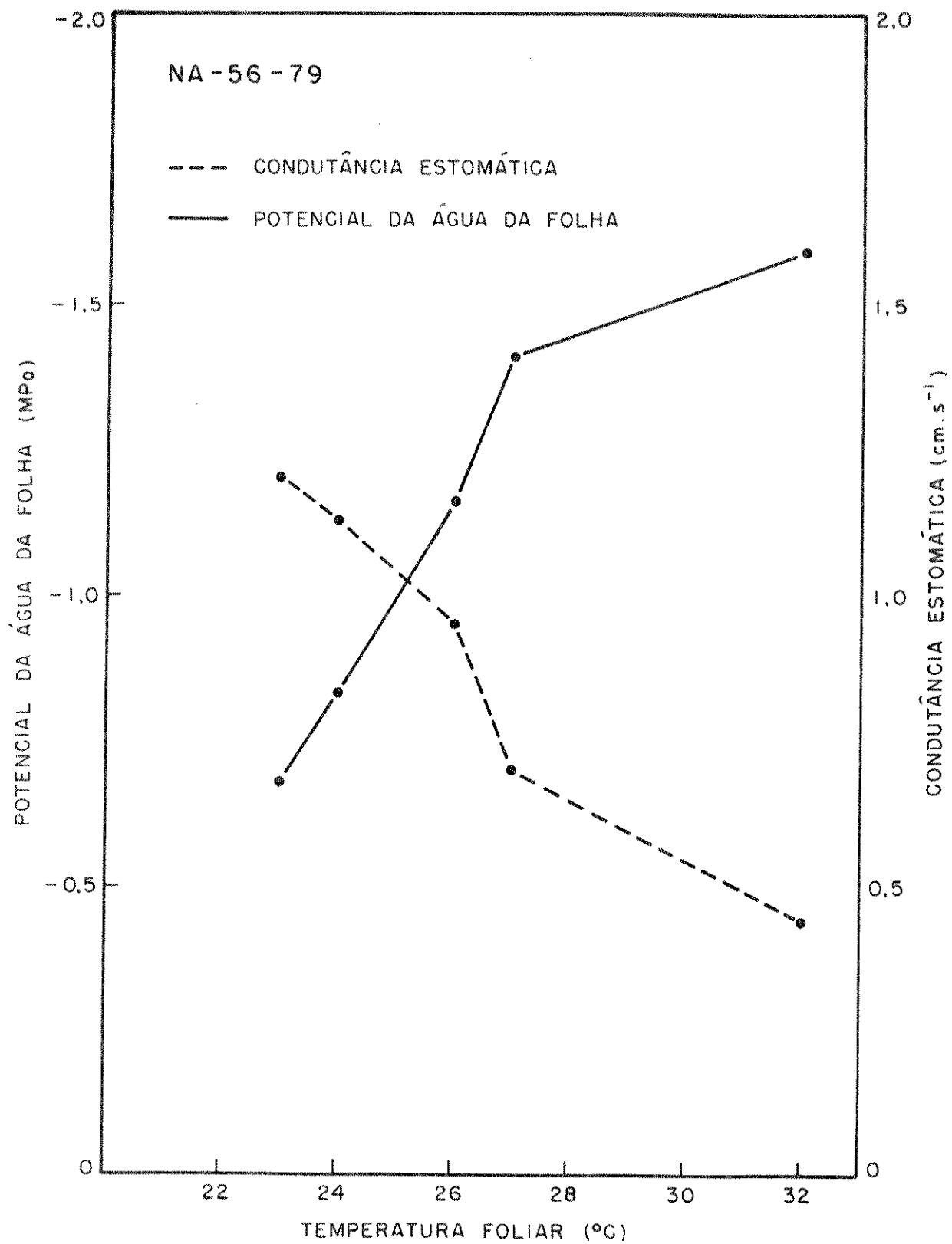


FIGURA 13 - Interrações entre o potencial da água da folha e condutância estomática com a variação da temperatura foliar de plantas de cana-de-açúcar submetidas à deficiência hídrica com 10 meses de idade. Cada ponto representa a média de 6 repetições.

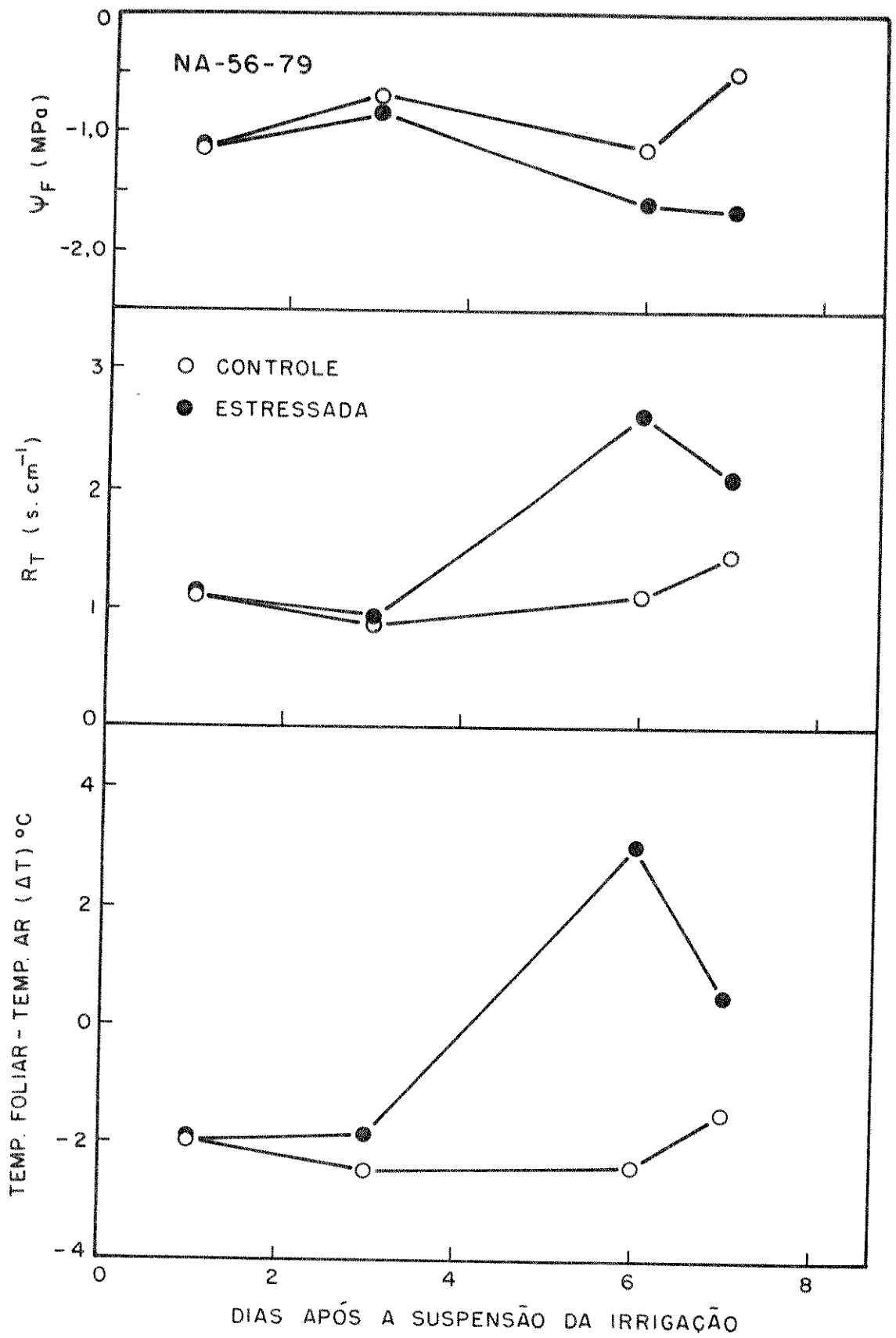


estomática caiu em praticamente o dobro, passando de  $0.70 \text{ cm.s}^{-1}$  para  $0.44 \text{ cm.s}^{-1}$ .

#### 1.12. Relações entre Potencial da Água da Folha, Resistência Difusiva Total da Folha e Diferença entre Temperatura Foliar e do Ar

A tendência sazonal nos valores do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), resistência difusiva total da folha ( $R_T$ ) e diferença entre temperatura foliar e do ar ( $\Delta T$ ), de plantas de cana-de-açúcar, var. NA-56-79, quando irrigadas normalmente e submetidas à deficiência hídrica, é mostrada na Fig. 14. Nota-se que, até o 3º dia de suspensão da irrigação, nenhuma diferença significativa foi observada nos valores de  $\psi_f$  e  $R_T$  entre plantas irrigadas (controle) e não irrigadas (estressadas). Durante este período valores do  $\Delta T$  foram negativos. Entre o 3º e 6º dias, os valores de  $R_T$  e  $\Delta T$  para as plantas stressadas foram bem superiores àqueles das plantas controle, e a expressão de  $\Delta T$  passou de valores negativos para positivos. No mesmo período o  $\psi_f$  diminuiu sendo que para as plantas stressadas a diminuição foi maior do que as plantas controle. No 7º dia de tratamento sem irrigação, o  $\psi_f$ ,  $R_T$  e  $\Delta T$  das plantas controle aumentou, enquanto que nas plantas stressadas os valores diminuíram. Verifica-se ainda, pela análise dos gráficos da Fig. 14 que, no 7º dia de suspensão da irrigação, a diminuição da  $R_T$  e o pequeno decréscimo do  $\psi_f$  nas plantas stressadas causou diminuição dos valores de  $\Delta T$ , sem contudo torná-lo negativo.

FIGURA 14 - Potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), resistência difusiva total da folha ( $R_T$ ) e diferença entre temperatura foliar e temperatura do ar ( $\Delta T$ ) de plantas de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse hídrico, em função do tempo (em dias) após a suspensão da irrigação. Cada ponto é a média de 5 a 6 medições.



## 2. Experimento 2

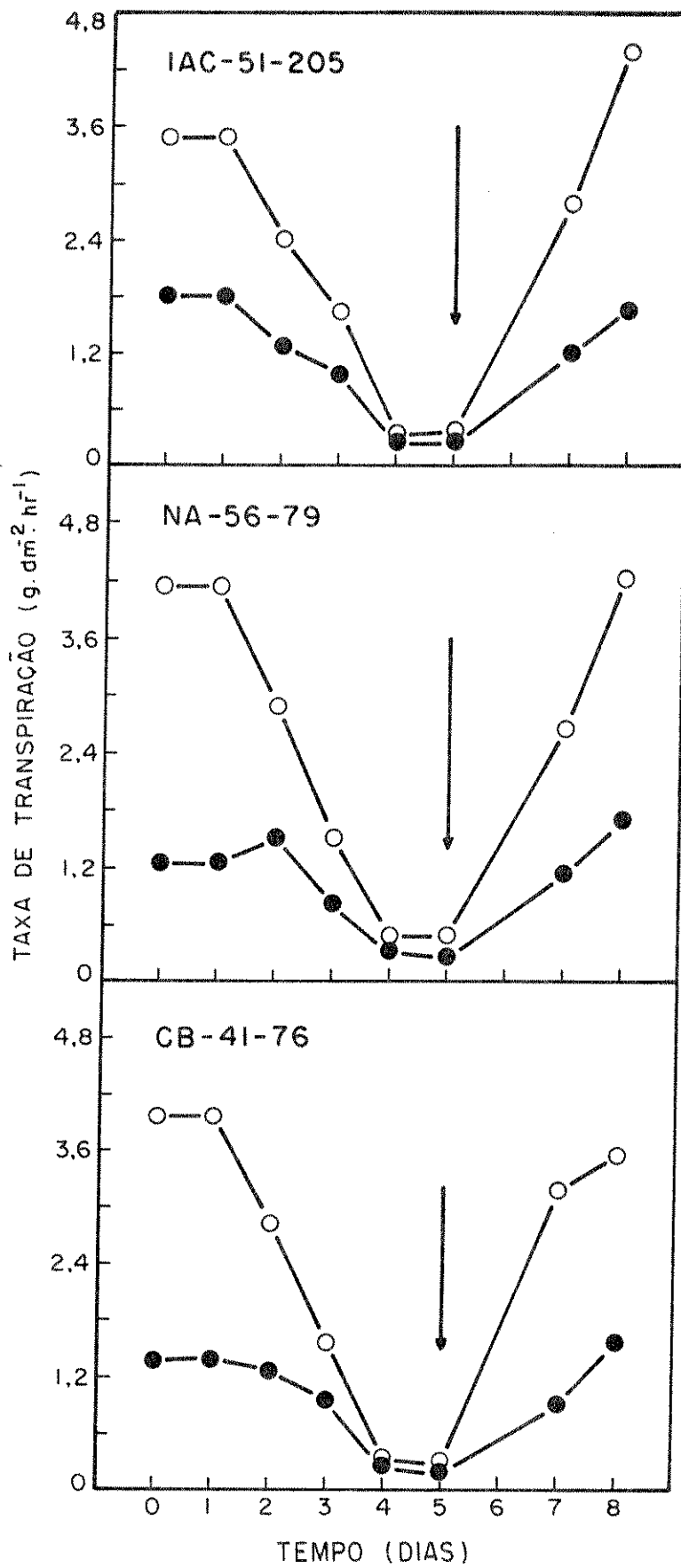
O objetivo deste experimento foi examinar o efeito do estresse hídrico, aplicado durante a fase de intenso crescimento vegetativo (plantas com aproximadamente dois meses de idade), sobre o comportamento estomático e alterações no potencial da água da folha e crescimento, em três variedades de cana-de-açúcar (NA-59-76, CB-41-76 e IAC-51-205) com diferentes graus de tolerância à seca. A apresentação dos resultados deste experimento seguirá no formato semelhante àquele utilizado no experimento 1.

### 2.1. Taxa de Transpiração

Na Fig. 15 são mostrados os valores da taxa de transpiração para a superfície inferior (abaxial) e superior (adaxial) da folha das variedades estudadas, durante o desenvolvimento e recuperação de um estresse hídrico imposto pela suspensão da irrigação. Nesta condição, os materiais se comportaram de maneira semelhante no que diz respeito ao padrão de comportamento durante o desenvolvimento do estresse e posterior recuperação. Observa-se que, até o 3º dia após a suspensão da irrigação, a taxa de transpiração da superfície abaxial da folha das três variedades estudadas, foi bem maior quando comparada com a superfície adaxial. Entre o 4º e 5º dias de estresse hídrico as taxas de transpiração das duas superfícies da folha não diferiram significativamente. A Fig. 15 mostra, também, que a taxa de transpiração na superfície abaxial alcançou valores máximos de 3.93, 4.11 e 3.45  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ , respectivamente, para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, no 1º dia após a suspensão

FIGURA 15 - Alterações na taxa de transpiração da superfície superior (●—●) e inferior (○—○) da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar, quando submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação. As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.



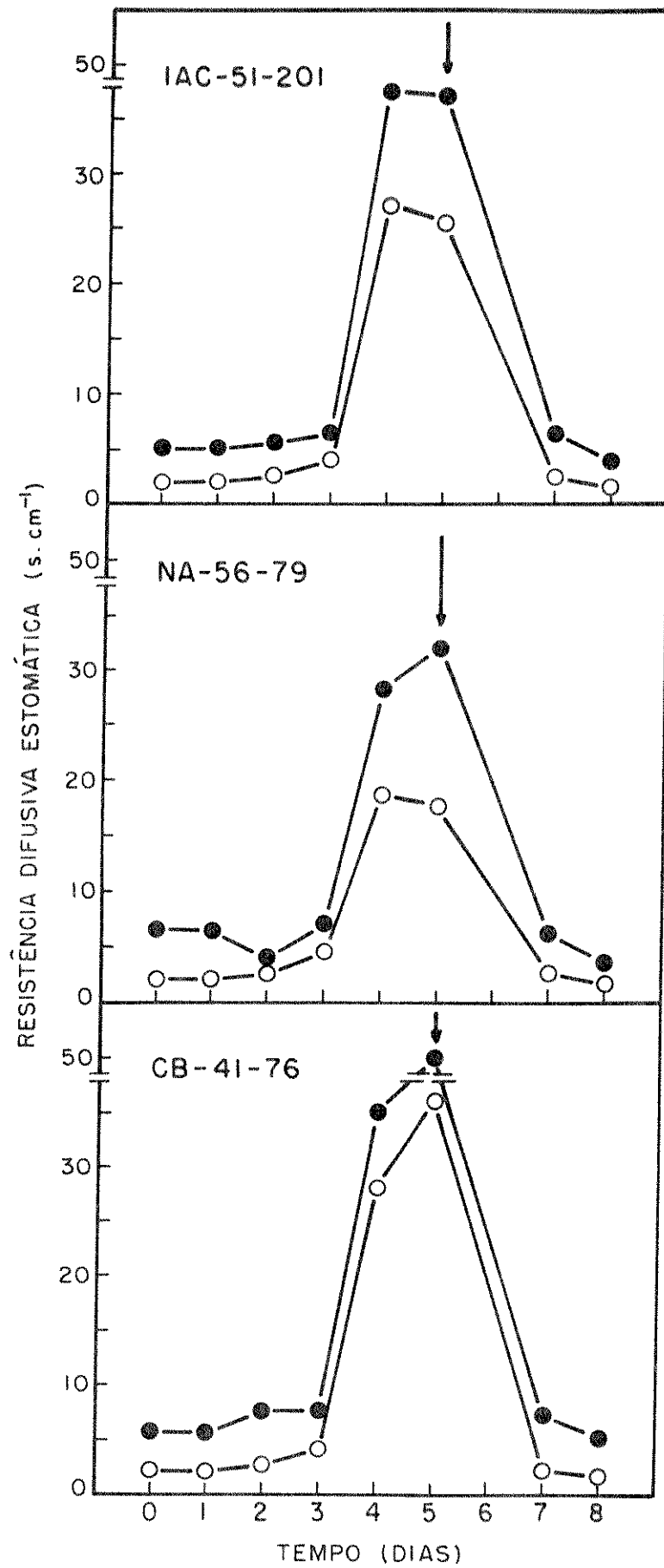


do fornecimento de água. Com o desenvolvimento do estresse, a taxa de transpiração diminuiu gradualmente entre o 1º e 4º dia, até alcançar um valor mínimo entre o 4º e 5º dia. Após a ré-irrigação, as variedades estudadas mostraram rápida recuperação da taxa de transpiração, sendo que 72 horas após as plantas alcançaram seus valores iniciais.

## 2.2. Resistência Estomática à Difusão de Vapor d'Água

A variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água para as superfícies abaxial e adaxial da folha de plantas de cana-de-açúcar, quando sob estresse hídrico e ré-irrigação, é mostrada na Fig. 16. Os resultados indicam um padrão definido de variação da resistência difusiva estomática nas três variedades, no período compreendido entre 1 e 3 dias após a suspensão da irrigação. Nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, os valores da resistência difusiva estomática medidos na superfície abaxial da folha variaram de 2.0 à 36.0  $s.cm^{-1}$ , enquanto que para a superfície adaxial esses valores foram de 5.0 à 48.8  $s.cm^{-1}$ . Todas as variedades apresentaram um brusco aumento de  $R_T$  entre o 3º e 4º dias de estresse. A Fig. 16 mostra, também, que a resistência estomática à difusão de vapor d'água na variedade CB-41-76 alcançou valores máximos no 5º dia após a suspensão da irrigação (36.0  $s.cm^{-1}$  para a superfície abaxial e 48.8  $s.cm^{-1}$  para a superfície adaxial). No caso das variedades NA-56-79 e IAC-51-205, os valores máximos para a superfície adaxial foram menores do que 40.0  $s.cm^{-1}$  (32.0  $s.cm^{-1}$  para a NA-56-79, no 5º dia e 37.5  $s.cm^{-1}$ , no 4º dia para IAC-51-205). Todas as variedades estudadas mostraram rápida recuperação após a ré-irrigação, sendo que apenas a variedade NA-56-79 não atingiu os níveis iniciais de  $R_T$

FIGURA 16 - Alterações na resistência difusiva estomática da superfície superior (●—●) e inferior (○—○) da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar, quando submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação. As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.



após 48 horas de ré-irrigação.

O curso diário da transpiração de plantas crescendo em casa-de-vegetação, durante diferentes regimes de irrigação, é a apresentado na Fig. 17. Os resultados mostram que a taxa de transpiração de plantas no tratamento irrigado (controle) variou de 4.46 a 7.80  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  (CB-41-76); 4.19 a 9.76  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  (NA-56-79) e 5.41 a 6.97  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  (IAC-51-205). A taxa de transpiração inicial no tratamento seco (plantas estressadas) foi de 5.29, 5.36 e 5.25  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, respectivamente, e decresceu rapidamente até atingir valores de 0.37  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  na variedade CB-41-76, no 5º dia de estresse hídrico, 0.71  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  na variedade NA-56-79, no 4º dia, e 0.59  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$  na variedade IAC-51-205, também no 4º dia. Após a ré-irrigação, todas as plantas do tratamento seco recuperaram suas taxas de transpiração dentro de 24 horas, sendo que 72 horas após a ré-irrigação, a taxa de transpiração alcançou valores de 5.11, 5.82 e 5.97  $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ , respectivamente, para as variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, os quais correspondem a 100% da taxa de transpiração média das plantas do tratamento irrigado (controle).

A Fig. 18 mostra a variação da resistência difusiva estomática total da folha ( $R_T$ ) de plantas irrigadas normalmente e daquelas submetidas ao estresse hídrico pela suspensão da irrigação e posterior recuperação. Nota-se que, nas três variedades, os valores de  $R_T$ , no tratamento irrigado, variou muito pouco durante todo o período experimental, atingindo valores que oscilaram entre 0.72 e 1.59  $\text{s.cm}^{-1}$ . No tratamento sem irrigação (plantas estressadas), a  $R_T$  aumentou com o desenvolvimento da tensão hídrica, atingindo um máximo entre o 4º e o 5º dias. O valor máximo de  $R_T$  foi encontrado para a variedade CB-41-76

FIGURA 17 - Alterações na taxa de transpiração da folha de plantas de três variedades de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (○ — ○) e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação (● — ●). As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.

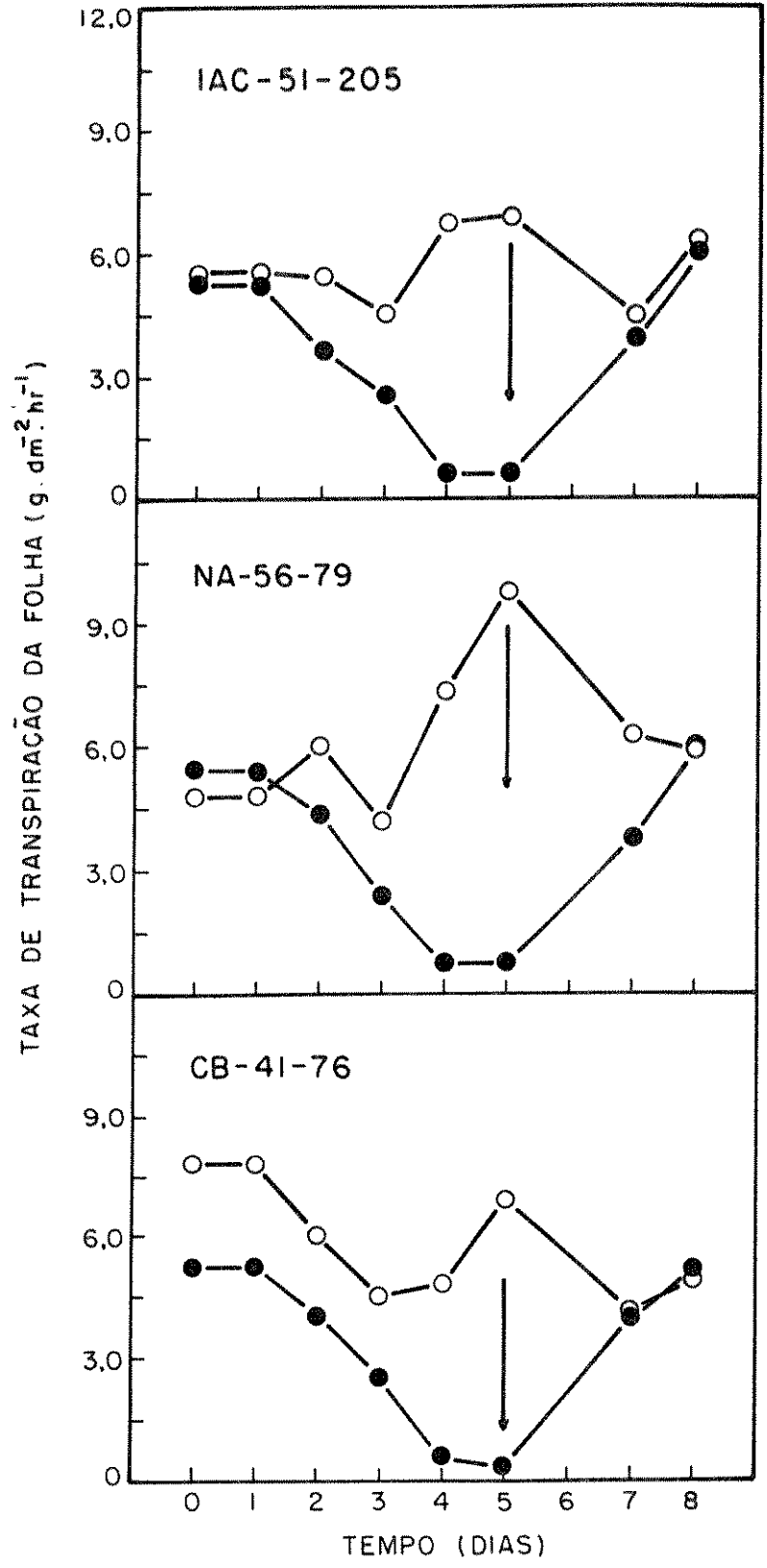
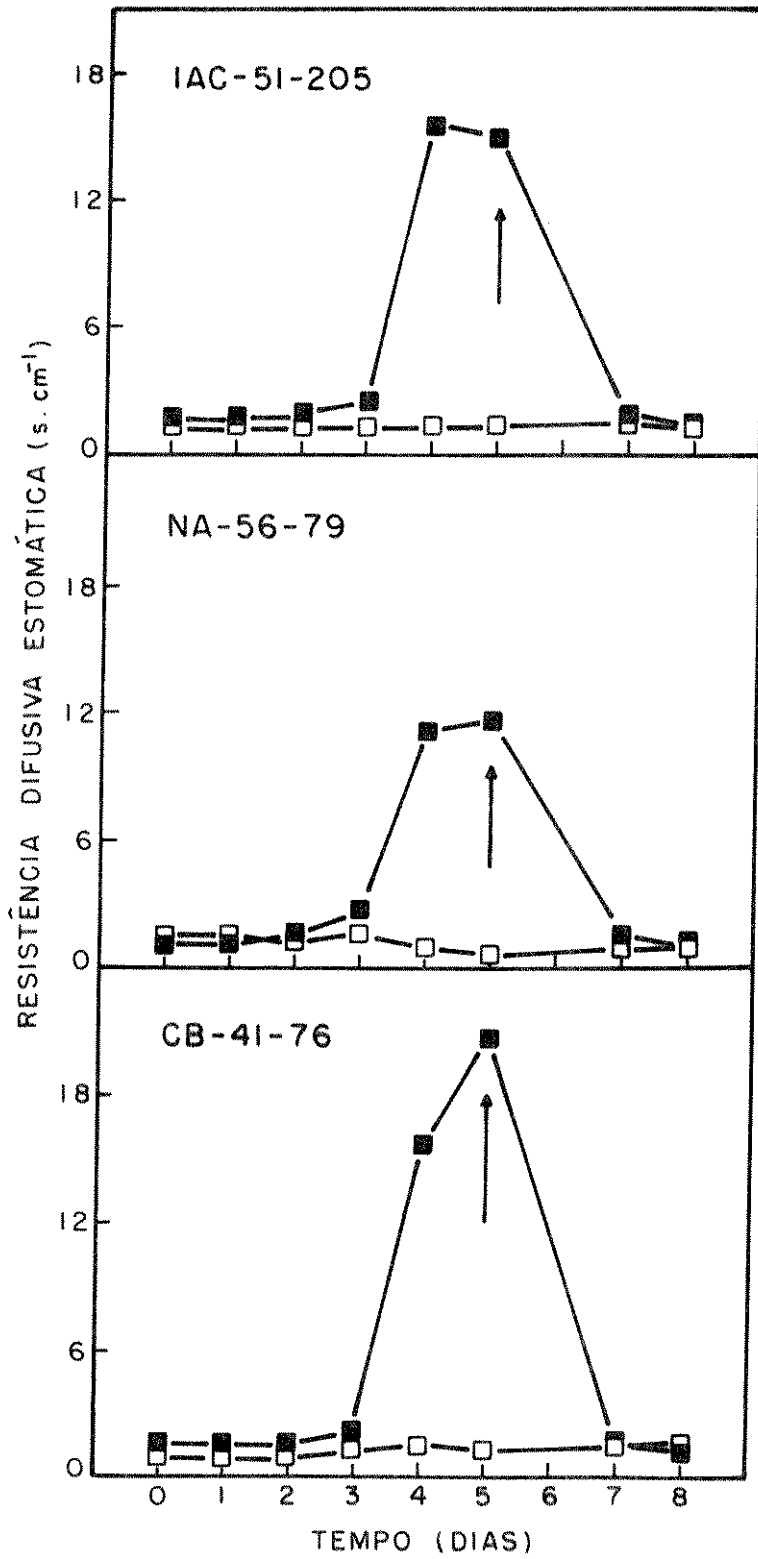


FIGURA 18 - Alterações na resistência difusiva estomática total da folha de plantas das três variedades de cana-de-açúcar quando irrigadas normalmente (□—□) e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação (■—■). As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.





( $20.78 \text{ s.cm}^{-1}$ ) enquanto que o valor mínimo foi observado na variedade NA-56-79 ( $11.4 \text{ s.cm}^{-1}$ ). A  $R_T$ , 48 horas após a ré-irrigação, alcançou valores de 1.47, 1.76 e  $1.77 \text{ s.cm}^{-1}$ , para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, respectivamente, sendo que os menores valores de  $R_T$ , após a ré-irrigação, só foram alcançados 72 horas após, e corresponderam a 100% do tratamento irrigado (controle). A Fig. 18 mostra, também, que até o 3º dia de suspensão do fornecimento de água para as plantas, os valores de  $R_T$  são praticamente iguais, tanto para as plantas irrigadas normalmente como para aquelas estressadas (sem irrigação).

A Tab. 2 mostra a condutância estomática ( $C_S$ ), resistência difusiva estomática da superfície inferior ( $R_{fi}$ ) e superior ( $R_{fs}$ ) da folha e resistência total da folha ( $R_T$ ) de plantas de 3 variedades de cana-de-açúcar durante o estresse hídrico e posterior recuperação. Observa-se que em CB-41-76, os níveis de resistência difusiva nas superfícies inferior e superior da folha aumentaram de 1.85 para  $36.2 \text{ s.cm}^{-1}$  e 5.54 para  $48.8 \text{ s.cm}^{-1}$ , respectivamente, durante o estabelecimento da deficiência hídrica (5 dias após a suspensão da irrigação), estágio no qual o fechamento estomático foi observado. Quando as plantas foram ré-irrigadas, ocorreu uma rápida recuperação, sendo que os valores iniciais foram atingidos 48 horas após a irrigação. Comportamento semelhante foi observado também para NA-56-79 e IAC-51-205 no que diz respeito à rápida recuperação durante o estágio de pós-estresse. Nota-se, ainda, que os valores da resistência difusiva estomática na superfície inferior e superior das folhas, das variedades NA-56-79 e IAC-51-205, alcançaram seus valores máximos nas folhas com sinais de murchamento, porém, bem inferiores àqueles obtidos na CB-41-76. A  $R_T$  foi alta durante a perda de turgescência, sendo que seus valores, em ordem

TABELA 2 - Condutância Estomática ( $C_s = \text{cm.s}^{-1}$ ), Resistência Difusiva Estomática ( $R = \text{s.cm}^{-1}$ ) da superfície superior e inferior da folha e Resistência Total da Folha ( $R_T$ ) de plantas de cana-de-açúcar durante o estresse de umidade e recuperação. Os valores representam a média de 4 repetições.

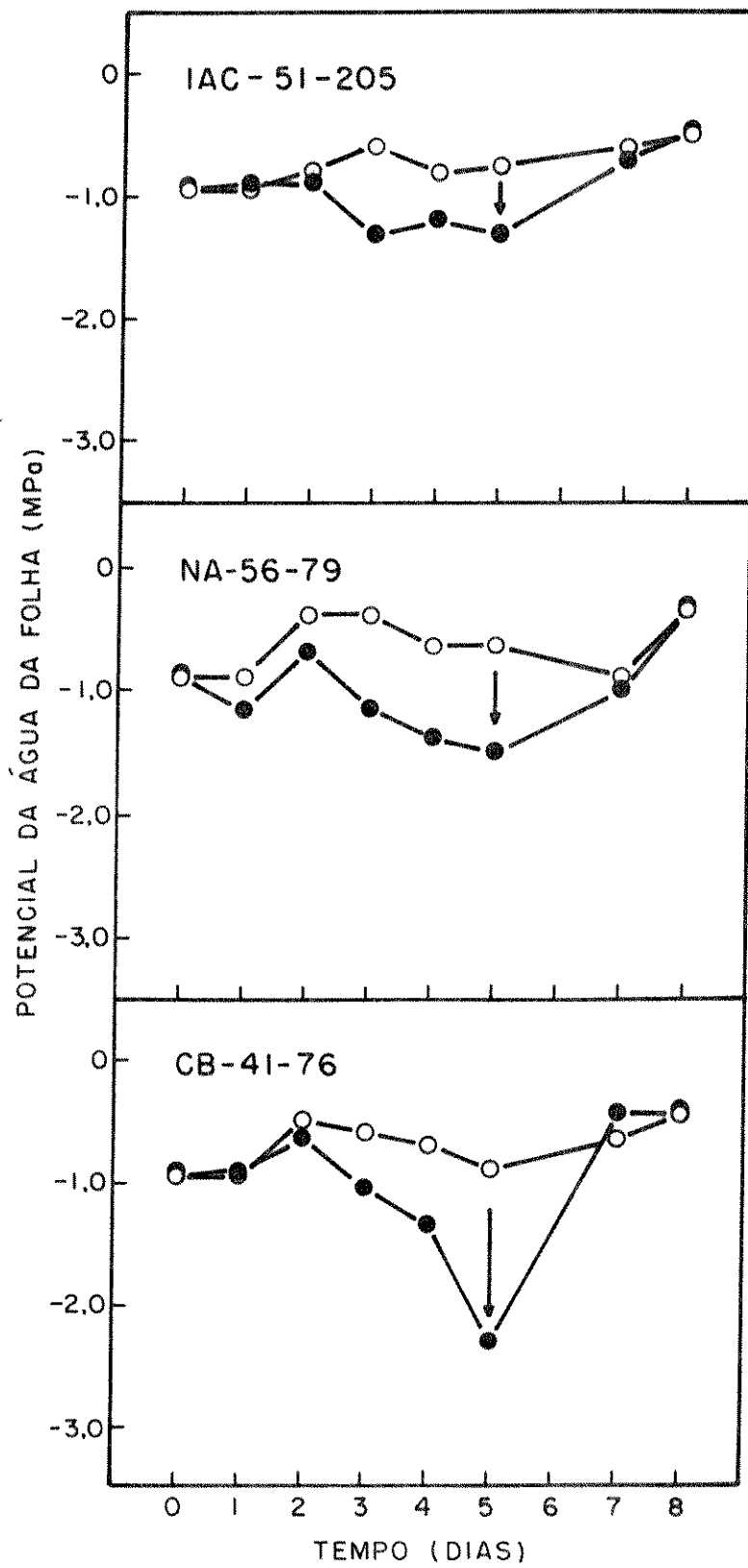
VARIEDADE	INICIAL			MURCHAMENTO			RECUPERAÇÃO					
							48 hs			72 hs		
	$C_s$	R		$C_s$	R		$C_s$	R		$C_s$	R	
CB-41-76	Inf.	0.54	1.85	Inf.	0.03	36.2	0.54	1.85	0.67	1.49		
	Sup.	0.18	5.54	Sup.	0.02	48.8	0.14	7.19	0.21	4.82		
	$R_T$	1.39		$R_T$	20.78		1.47		1.14			
NA-56-79	Inf.	0.57	1.75	Inf.	0.06	17.7	0.40	2.48	0.74	1.35		
	Sup.	0.15	6.49	Inf.	0.03	31.8	0.16	6.10	0.28	3.63		
	$R_T$	1.38		$R_T$	11.37		1.76		0.98			
IAC-51-205	Inf.	0.51	1.97	Inf.	0.04	25.4	0.41	2.41	0.67	1.50		
	Sup.	0.20	5.06	Sup.	0.03	37.2	0.15	6.63	0.26	3.88		
	$R_T$	1.42		$R_T$	15.09		1.77		1.08			

crescente, foram: "CB-41-76" : 1.39 e 20.78 s.cm<sup>-1</sup>; "NA-56-79": 1.38 e 11.37 s.cm<sup>-1</sup>; e "IAC-51-205" : 1.42 e 15.09 s.cm<sup>-1</sup>, no início e quando do murchamento, respectivamente. Quando as plantas foram ré-irrigadas ocorreu uma rápida recuperação da  $R_T$ , sendo que 48 horas após a recuperação foi praticamente total nas três variedades estudadas.

### 2.3. Potencial da Água da Folha

As alterações do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ) de plantas continuamente irrigadas (controle) e submetidas à deficiência hídrica (estressadas), são mostradas na Fig. 19. Os resultados indicam que este parâmetro apresentou um padrão típico de variação durante o período experimental, que se caracterizou por uma diminuição do potencial da água da folha entre o 2º e 5º dias após o início da desidratação. Após 5 dias sem irrigação o  $\psi_f$  diminuiu para -2.28, -1.5 e -1.29 MPa, respectivamente para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205. Após a ré-irrigação, os valores alteraram-se rapidamente, e 48 horas depois, as plantas de todas as variedades estudadas, recuperaram seus valores iniciais. Para as plantas controle o  $\psi_f$  mínimo foi: -0.93, -0.89 e -0.95 MPa, para CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, respectivamente. Na variedade CB-41-76, quando o  $\psi_f$  diminuiu para -2.28 MPa, no 5º dia sem irrigação, as folhas mostraram-se bastante enroladas e apresentavam coloração esbranquiçada, a qual é característica de gramíneas sob deficiência hídrica. A Fig. 19 mostra, também, que a variedade IAC-51-205 foi aquela que apresentou menor diminuição do  $\psi_f$ , 5 dias após a suspensão de fornecimento de água (-1.29 MPa), seguido da variedade NA-56-79 (-1.5 MPa).

FIGURA 19 - Alterações no potencial da água da folha de plantas das três variedades de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente (○—○) e submetidas ao estresse hídrico e posterior recuperação (●—●). As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto representa a média de 4 repetições.



#### 2.4. Variação da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água com a Variação do Potencial da Água da Folha

A Fig. 20 mostra a variação da resistência difusiva estomática com a variação do potencial da água da folha das três variedades estudadas. Verifica-se que, em todas as variedades, a resistência difusiva estomática permaneceu praticamente inalterada quando o potencial da água da folha diminuiu dentro de uma faixa de valores entre -0.3 e -1.3 MPa. Abaixo destes potenciais a resistência difusiva estomática aumentou significativamente, caracterizando um potencial crítico ou limiar para o início do fechamento estomático. Este potencial crítico foi diferente nas três variedades, sendo de -1.3 MPa para CB-41-76, -1.2 MPa para NA-56-79 e -1.05 MPa para IAC-51-205. A figura mostra, também, que as variedades NA-56-79 e IAC-51-205 foram as mais sensíveis à deficiência hídrica, pois, para um potencial da água da folha de -1.35 MPa, a resistência difusiva estomática atingiu um valor de  $13.0 \text{ s.cm}^{-1}$ , na NA-56-79, e  $15.0 \text{ s.cm}^{-1}$  na IAC-51-205, enquanto que, na variedade CB-41-76,  $R_T$  chegou a  $3.6 \text{ s.cm}^{-1}$  com potencial da água da folha de -1.35 MPa, mostrando que esta variedade foi provavelmente menos sensível ao déficit hídrico, com relação ao fechamento dos estômatos.

#### 2.5. Alteração da Taxa de Transpiração com a Variação da Resistência Estomática à Difusão de Vapor D'água

Os resultados da variação da taxa de transpiração com a modificação da resistência difusiva estomática, são mostrados na Fig. 21. Observa-se que as variedades apresentam um certo padrão de variação, e dentro da sensibilidade e precisão

FIGURA 20 - Variação da resistência difusiva estomática em função da variação do potencial da água da folha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.



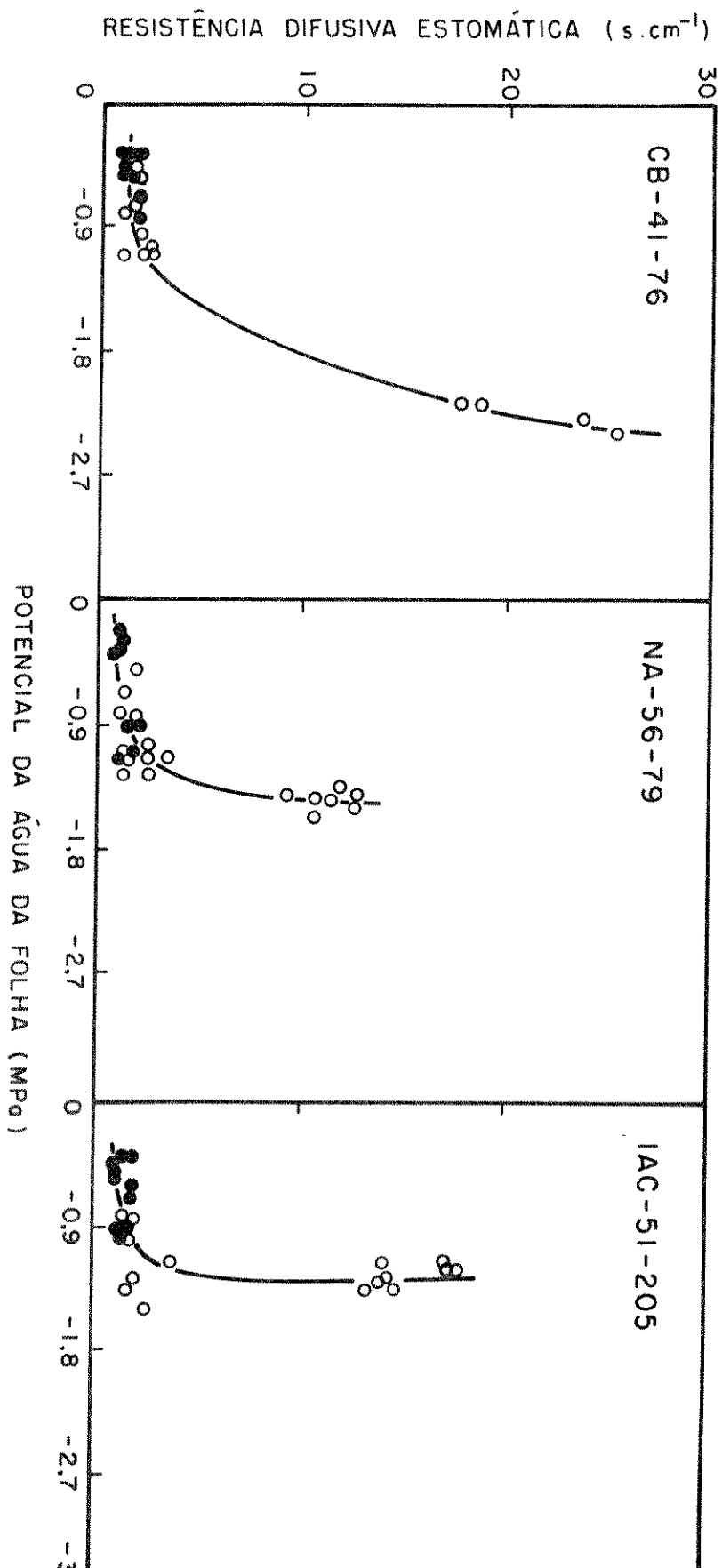
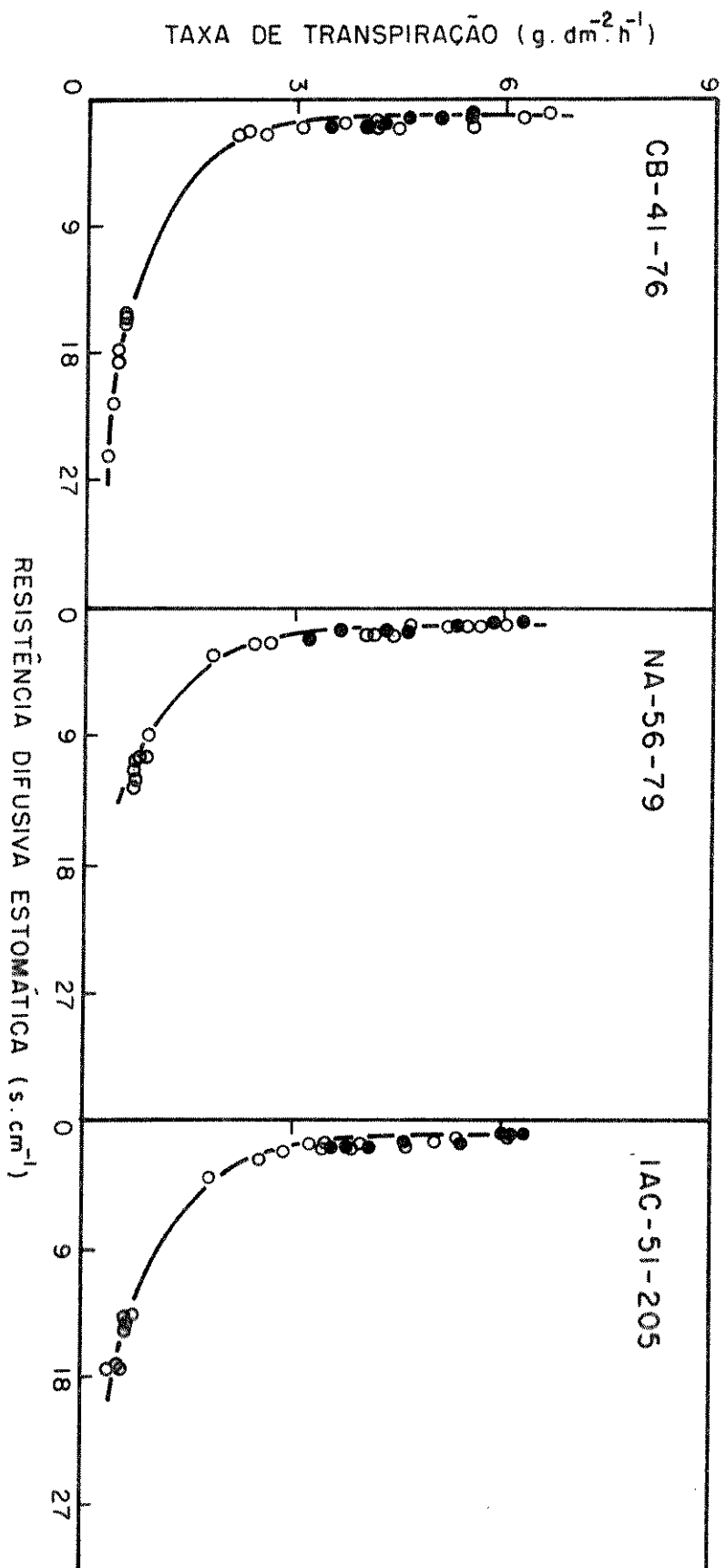


FIGURA 21 - Variação da taxa de transpiração em função da resis  
tência difusiva estomática, nas variedades CB-41-76,  
NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.



da metodologia empregada, não foram detectadas diferenças marcantes entre a taxa de transpiração das três variedades quando a resistência estomática aumentou, embora a variedade CB-41-76 tenha apresentado, aparentemente, um valor mais baixo e relativamente constante de taxa de transpiração em valores inferiores de resistência difusiva estomática. Nota-se que, entre 1.5 e 3.0 s.cm<sup>-1</sup> de resistência estomática, a taxa de transpiração variou de 6.60 a 2.20 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para CB-41-76, 6.30 a 2.70 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para NA-56-79, e 6.30 a 2.50 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> para IAC-51-205. No decurso do desenvolvimento do estresse foi observada uma taxa de transpiração de 0.3 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> na variedade CB-41-76, quando a resistência difusiva estomática alcançou valores de 20.78 s.cm<sup>-1</sup>. Para a variedade NA-56-79, o menor valor da taxa de transpiração (0.71 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>) foi atingido quando a resistência estomática à difusão de vapor d'água chegou a 11.4 s.cm<sup>-1</sup>, enquanto que, na IAC-51-205, os valores mais baixos da taxa de transpiração (0.54 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>) foram alcançados quando a resistência estomática atingiu valores médios de 15.0 s.cm<sup>-1</sup>.

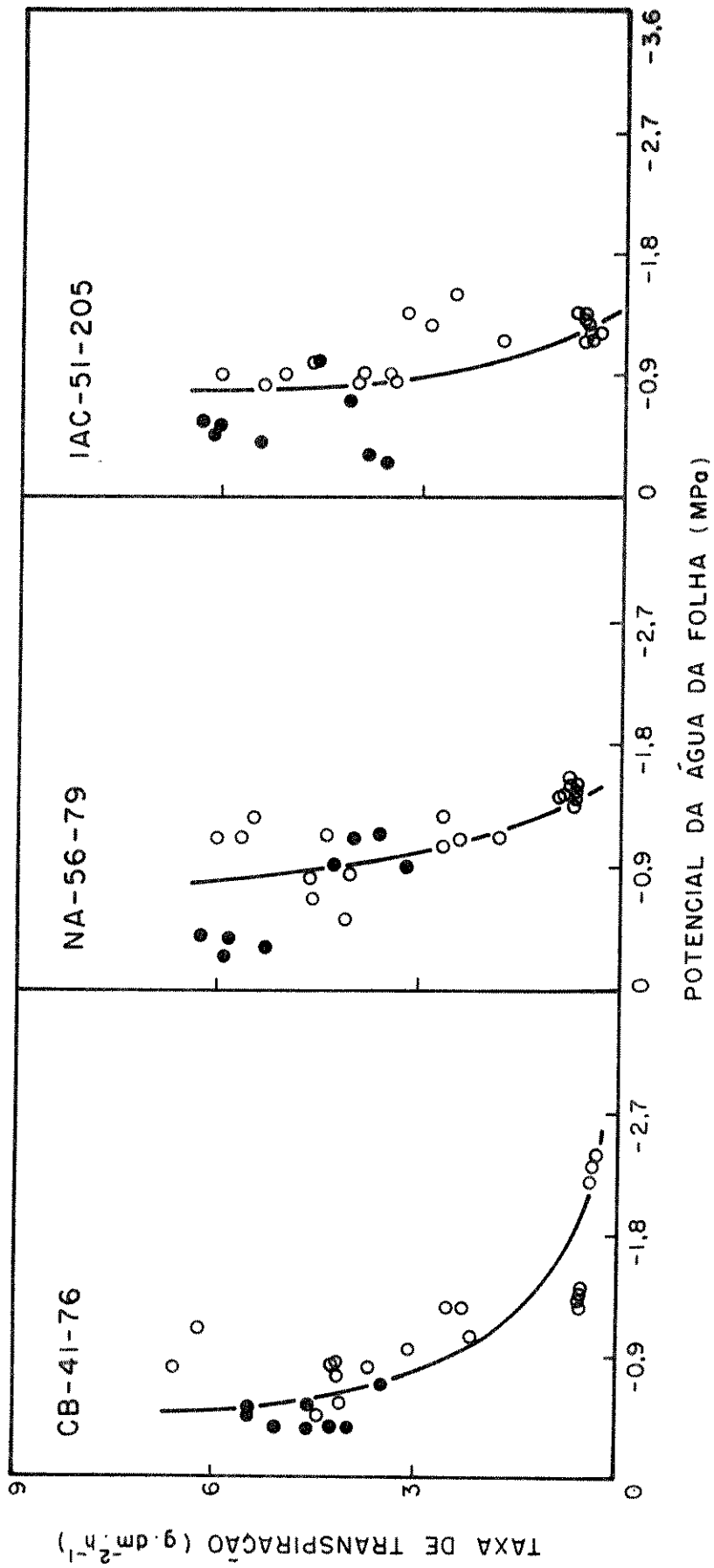
## 2.6. Correlação da Taxa de Transpiração com o Potencial da Água da Folha

A Fig. 22 mostra a variação da transpiração com a alteração do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ) nas três variedades estudadas. Nota-se que as variedades se apresentaram ligeiramente diferentes, em que a taxa de transpiração diminuiu exponencialmente com a diminuição do  $\psi_f$ . Verifica-se, ainda que, para valores de  $\psi_f$  entre -0.3 e -0.9 MPa, a taxa de transpiração variou de 6.30 a 4.30 g.dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>, nas três variedades

FIGURA 22 - Variação da taxa de transpiração em função da variação do potencial da água da folha, nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.



estudadas enquanto que, em potenciais das águas das folhas menores do que  $-0.9$  MPa, a diminuição da taxa de transpiração foi mais acentuada nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205, pois, em  $\psi_f$  entre  $-0.9$  e  $-1.5$  MPa a taxa de transpiração alcançou seus menores valores. A variedade CB-41-76 manteve a transpiração mesmo com  $\psi_f$  entre  $-1.8$  e  $-2.4$  MPa.

### 2.7. Variação da Condutância Estomática com a Alteração da Taxa de Transpiração

As determinações da condutância estomática com a alteração da taxa de transpiração, para as três variedades, são mostrados na Fig. 23, onde as curvas foram estatisticamente ajustadas para uma equação linear. Desta maneira, observa-se que, dentro da dispersão dos pontos, a condutância estomática aumentou linearmente com aumento da transpiração, nas três variedades estudadas.

### 2.8. Relação entre Crescimento da Planta e o Potencial da Água da Folha

As relações entre o crescimento e o potencial da água da folha de plantas de cana-de-açúcar, variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, quando irrigadas continuamente (controle) e submetidas à deficiência hídrica (estressadas) e posteriormente ré-irrigadas, são mostradas na Fig. 24. Observa-se que as três variedades se comportaram semelhantemente no que diz respeito aos padrões de  $\psi_f$  e crescimento obedecidos durante o período experimental. Até o 39 dia após a suspensão da

FIGURA 23 - Variação da condutância estomática em função da va  
riação da taxa de transpiração, nas variedades CB-  
41-76, NA-56-79 e IAC-51-205.

Símbolos claros: plantas estressadas.

Símbolos cheios: plantas ré-irrigadas.



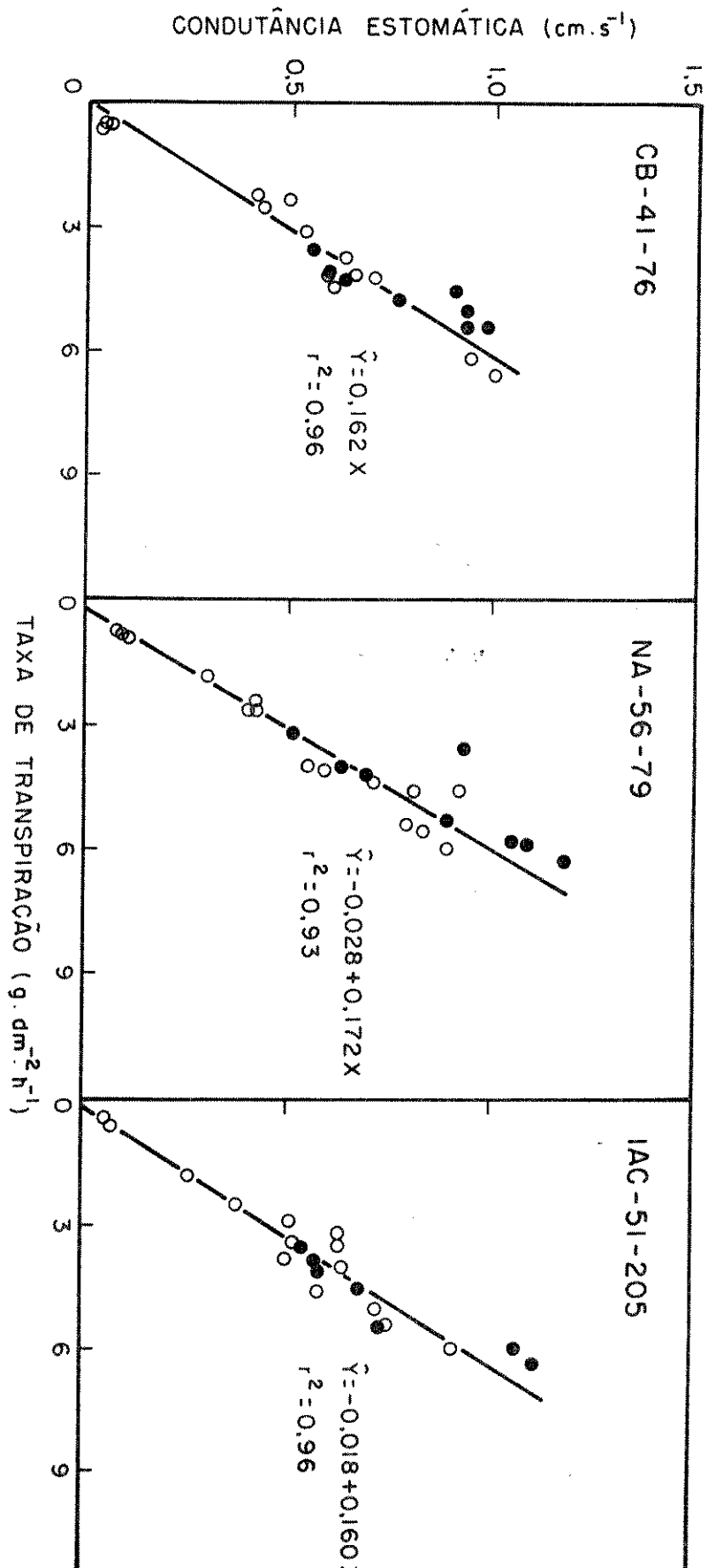
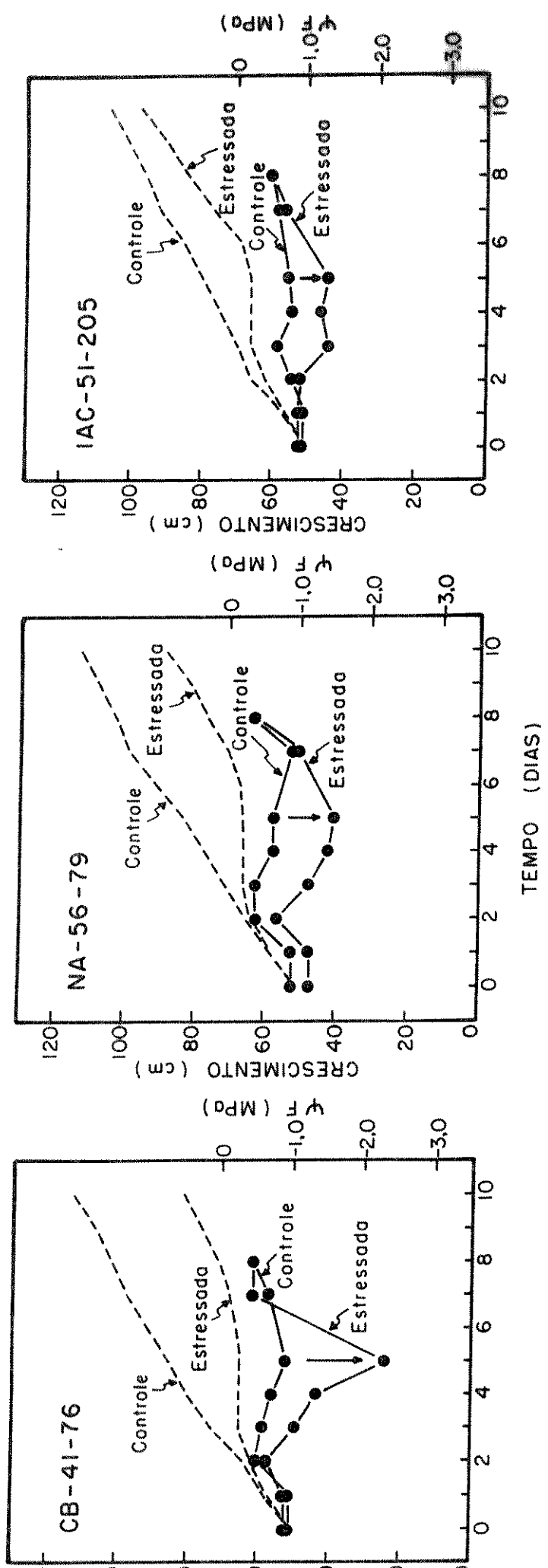


FIGURA 24 - Variação do crescimento da planta (----) e potencial da água da folha (●—●), nas variedades CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, durante o período de secamento e posterior recuperação. As setas indicam o dia no qual as plantas foram ré-irrigadas. Cada ponto é média de 4 a 6 medições.



irrigação, o crescimento foi pouco afetado, principalmente nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205. Neste mesmo período, o potencial da água das folhas das plantas estressadas variou muito pouco. A partir do 3º dia, e até o 5º dia de estresse, o crescimento foi paralisado, sendo que a sua diminuição foi tanto mais acentuada quanto menor foi o potencial da água da folha. Assim, no 5º dia, a maior redução do crescimento ocorreu na variedade CB-41-76, 65 cm comparado com 85 cm do tratamento controle, quando o  $\psi_f$  era igual a -2.3 MPa, enquanto que a menor redução foi observada na variedade IAC-51-205, 66 cm versus 80 cm do controle, também no 5º dia, quando o  $\psi_f$  foi -1.3 MPa. Após a ré-irrigação as plantas das três variedades recuperaram rapidamente seu potencial da água e, conseqüentemente, o crescimento. A Fig. 24 mostra, também, que a variedade CB-41-76 foi a que apresentou o menor crescimento acumulado após 72 horas da ré-irrigação, 6.0 cm, seguido pela NA-56-79, 10.0 cm, e pela variedade IAC-51-205 que exibiu o maior crescimento acumulado durante o estágio de pós-estresse, ou seja, 18.0 cm.

A Tab. 3, resume as determinações do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ), resistência difusiva total da folha ( $R_T$ ) e o crescimento da planta (C), das três variedades de cana-de-açúcar, quando irrigadas normalmente e submetidas ao estresse de umidade e posterior recuperação. Verifica-se que, inicialmente, o  $\psi_f$  e a  $R_T$  foram praticamente iguais nos dois tratamentos estudados, enquanto uma diferença máxima no crescimento da planta de 1.0 cm foi observada entre plantas irrigadas e não-irrigadas. Quando ocorreu o murchamento (5 dias após a suspensão da irrigação), o  $\psi_f$  das plantas não irrigadas apresentou um valor de -2.3 MPa comparado com -0.89 MPa das plantas irrigadas (CB-41-76).

TABELA 3 - Potencial da água da folha ( $\psi_f = \text{MPa}$ ), Resistência Difusiva Total da Folha ( $R_T = \text{s.cm}^{-1}$ ) e Crescimento (C = cm) de plantas de cana-de-açúcar quando irrigadas e submetidas ao estresse de umidade e posterior recuperação. Os valores representam a média de 4 repetições.

VARIETADE	TRATAMENTO	INICIAL				MURCHAMENTO				RECUPERAÇÃO			
		48 hs		72 hs		48 hs		72 hs		48 hs		72 hs	
		$\psi_f$	$R_T$	C	$\psi_f$	$R_T$	C	$\psi_f$	$R_T$	C	$\psi_f$	$R_T$	C
CB-41-76	Irrigado	-0.93	1.02	58.0	-0.89	1.07	84.8	-0.66	1.41	95.9	-0.46	1.35	100.4
	Não irrigado	-0.90	1.39	57.0	-2.30	20.78	64.8	-0.44	1.56	68.4	-0.46	1.12	71.4
NA-56-79	Irrigado	-0.89	1.60	58.0	-0.65	0.72	83.3	-0.91	0.83	97.0	-0.33	1.03	100.8
	Não irrigado	-1.15	1.31	57.5	-1.5	11.37	66.2	-1.01	1.51	69.3	-0.33	0.98	75.3
IAC-51-205	Irrigado	-0.95	1.32	57.2	-0.73	1.03	79.8	-0.61	1.40	95.4	-0.48	0.86	100.3
	Não irrigado	-0.90	1.39	56.3	-1.29	1.51	66.1	-0.68	1.51	78.2	-0.48	1.05	84.7

84.8 cm nas plantas irrigadas para 64.8 cm naquelas submetidas à deficiência hídrica. Quando as plantas foram ré-irrigadas, tanto o  $\psi_f$  como a  $R_T$  recuperaram seus valores iniciais, aproximadamente 48 horas após o ré-abastecimento de água para as plantas. Comportamento semelhante foi verificado para as outras duas variedades estudadas (NA-56-79 e IAC-51-205), tanto para o  $\psi_f$  e  $R_T$  como para o C. Verifica-se, ainda, na Tab. 3, que dentre as três variedades estudadas, a variedade CB-41-76, foi aquela que apresentou menor  $\psi_f$  (-2.30 MPa), maior  $R_T$  (20.78 s.cm<sup>-1</sup>), menor crescimento (64.8 cm), durante a fase de murchamento (5 dias após a suspensão da irrigação), e menor recuperação do crescimento da planta, 72 horas após a ré-irrigação. A variedade IAC-51-205 foi aquela que apresentou a menor diferença no  $\psi_f$  entre plantas irrigadas e não irrigadas (-0.56 MPa), e maior recuperação do crescimento, 72 horas após a ré-irrigação. Comparativamente, a variedade NA-56-79, foi a que apresentou o menor valor de  $R_T$ , durante o murchamento (5 dias após a suspensão da irrigação).

## V - DISCUSSÃO

Vários dos aspectos biofísicos e bioquímicos do metabolismo das plantas estão diretamente relacionados ao processo de difusão do vapor d'água e  $\text{CO}_2$  através dos estômatos. Assim, uma maneira de se avaliar a tolerância de plantas ao déficit hídrico é por meio da determinação da sua resistência à perda de água, durante um período de estresse de umidade e posterior recuperação do estado de energia da água nos tecidos. Neste trabalho, o fato de que a resistência da superfície abaxial da folha, tanto de plantas irrigadas normalmente como estressadas, ter atingido valores muito menores do que da superfície adaxial (Fig. 1A), parece ser consequência da maior densidade estomática apresentada pela superfície abaxial da folha. LEA *et al.* (1977), para gramíneas em geral, SANCHEZ-DIAZ & KRAMER (1971), para milho e sorgo e DILLEWIJN (1952) em algumas variedades de cana-de-açúcar, verificaram, também, que a resistência estomática da superfície abaxial era aproximadamente a metade da superfície adaxial em estresse hídrico moderado ou suave. Porém, em condições de deficiência hídrica prolongada ou severa, a resistência da superfície adaxial não foi mais o dobro, indicando variações no comportamento estomático em diferentes espécies, ou mesmo variabilidade intervarietal.

Plantas de cana-de-açúcar, da variedade NA-56-79, quando submetidas ao estresse hídrico, mostraram um pequeno decréscimo seguido por um rápido aumento na resistência difusiva estomática, independentemente da idade da planta, sendo

também observado o mesmo comportamento nas variedades CB-41-76 e IAC-51-205 (Fig. 2A e 16). Esse pequeno decréscimo seguido por um rápido aumento na resistência estomática à difusão de vapor d'água, foi também verificado em outras variedades de cana-de-açúcar (NAIDU *et al.*, 1983), e em outras espécies, tais como milho e sorgo (SANCHEZ-DIAZ & KRAMER, 1971), arroz (TOMAR & O'TOOLE, 1982), algodão (BIELORAI & HOPMANS, 1975) e feijão (KANEMASU & TANNER, 1969).

Rápida abertura estomática após a re-irrigação tem sido identificada como um bom índice para selecionar plantas resistentes à seca. Os resultados deste estudo mostraram que, tão logo as plantas foram re-irrigadas, as resistências de ambas as superfícies foliares começaram a diminuir rapidamente, e dentro de 48 horas elas atingiram praticamente os valores encontrados para as plantas irrigadas normalmente (controle) (Fig. 18). Resultados semelhantes foram encontrados por NAIDU *et al.* (1983), que estudaram o comportamento de três variedades de cana-de-açúcar durante a imposição de deficiência de água e posterior recuperação, mostrando que o estresse hídrico aplicado não foi suficiente para causar um distúrbio no mecanismo estomático, já que, segundo KRAMER (1950), a intensidade de recuperação é específica da espécie e depende do vigor da planta e da duração e intensidade do processo de desidratação.

Nas condições experimentais utilizadas neste estudo, um aumento da resistência difusiva total da folha seguida de decréscimo (Fig. 2A), foi causado, provavelmente, pela diminuição da radiação fotossinteticamente ativa devido a presença de nuvens (Fig. 4 e Tabela 1). Tais resultados suportam as conclusões



de SANCHEZ-DIAZ & KRAMER (1971), para milho e sorgo, e KANEMASU & TANNER (1969), para feijão, os quais verificaram que o aparelho estomático da superfície adaxial de plantas bem irrigadas parecem mais sensíveis aos fatores ambientais, tais como sombreamento, do que os estômatos da superfície abaxial.

É bem conhecido que a economia hídrica de uma planta como a cana-de-açúcar depende não somente da taxa de absorção de água, mas também da taxa de perda de água. Esta última está associada, principalmente, à taxa de transpiração por unidade de área foliar e da superfície foliar total exposta (EVANS, 1938). Os resultados observados na Fig. 1B, para as plantas irrigadas e estressadas, indicam que a transpiração da face abaxial da folha de plantas da variedade NA-56-79 com dez meses de idade, foi aproximadamente duas vezes mais do que da superfície adaxial. Tal comportamento foi também observado por EVANS (1938), citado por BURR (1957), o qual enfatizou que a razão de transpiração em ambas as superfícies foliares de cana-de-açúcar é aproximadamente igual, indicando uma significativa evaporação cuticular da superfície adaxial em relação à transpiração estomática. Sobre isso, DILLEWIJN (1952) relatou que a transpiração estomática em muitas espécies de plantas é consideravelmente maior do que a transpiração cuticular, porém existem evidências de que a cana-de-açúcar é diferente nesse aspecto, pois a folha tem aproximadamente duas vezes mais estômatos na superfície abaxial do que na superfície adaxial e a razão de transpiração em ambas as superfícies foliares é essencialmente igual. Essa afirmação, entretanto, é condicionada à idade da planta, pois a taxa de transpiração de plantas com dois meses de idade, submetidas

bas as superfícies foliares no 5º dia de estresse, mostrando que os estômatos fecharam-se simultaneamente em ambas as su per fíc ies da folha. Estes dados concordam com os resultados encontrados por PALLAS et al. (1967), quando estudando plan tas de algodão crescendo no campo. Analisando comparativamen te os resultados incluídos na Fig. 15 com os da Fig. 16, veri fica-se que o rápido aumento da taxa de transpiração, ocorri da após a ré-irrigação, foi devido, principalmente, ao rápi do decréscimo da resistência estomática.

KUYPER (1915), citado por EVANS (1938), encontrou que a taxa de transpiração foi máxima quando os estômatos já começaram a fechar, e concluiu que a taxa de transpiração, sob as condições experimentais particulares daquele trabalho, foi independente do comportamento estomático. Os resultados obti dos neste estudo não suportam a afirmação de KUYPER, pois, em todas as variedades estudadas a taxa de transpiração foi de pendente da resistência estomática durante o período de estres se hídrico e recuperação (Figs. 2A, 2B, 17 e 18). Foi tam bém observado que o menor valor da taxa de transpiração ocor rida na variedade CB-41-76, no 5º dia de estresse, coincidiu com a maior resistência estomática ocorrida nesse período (Figs. 17 e 18).

A verificação de que a taxa de transpiração de plan tas irrigadas normalmente variou durante o decorrer do expe rimento, reforça os relatos de TURNER & BEGG (1973), os quais enfatizaram que a luz é a variável ambiental dominante in fluenciando a resposta dos estômatos na ausência de estresse hídrico. Desta maneira, parece que existem dois grandes gru pos de fatores que afetam o comportamento estomático, tornan

do-se complexa a análise da variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água pela dificuldade de se separar, sob condições naturais, o efeito da luz e da disponibilidade de água. A esse respeito ANGELOCCI (1983), trabalhando com mudas de café em ambiente controlado, verificou que a complexidade do estudo das variações da resistência difusiva estomática decorrida, principalmente, da impossibilidade de se controlar adequadamente os fatores ambientais que afetam o comportamento dos estômatos, seja por problemas metodológicos seja pela dificuldade em se estabelecer os limites adequados em que esse controle deva ser exercido para cada fator e, finalmente, pelo desconhecimento da exata relação entre causa e efeito.

O potencial da água da folha ( $\psi_f$ ) é uma medida do estado energético da água nos tecidos, e constitui a força motriz do movimento da água na planta (ELFVING *et al.*, 1972). Plantas da variedade NA-56-79, com 10 meses de idade, quando submetidas ao estresse hídrico (Fig. 3), conseguiram recuperar o  $\psi_f$  durante a noite até o 3º dia de estresse, mas a partir desse período não ocorreu recuperação do potencial, que decresceu de -1.0 à -1.8 MPa., tornando-se mais negativo à medida que a seca aumentava. O mesmo padrão de comportamento foi também observado nesta variedade e na CB-41-76, quando submetidas ao estresse hídrico aos dois meses de idade. Resultados semelhantes foram também obtidos por NAIDU *et al.* (1983), que investigaram, na Índia, a variabilidade intervarietal na condutância estomática e resistência difusiva durante o período de estresse hídrico e recuperação. As três variedades utilizadas no presente trabalho diferiram marcadamente da habilidade das

folhas de manter valores de  $\psi_f$  relativamente elevados à medida que o estresse hídrico foi sendo desenvolvido (Fig. 19). A variedade CB-41-76 mostrou um decréscimo mais rápido do  $\psi_f$  que as outras variedades, provavelmente em razão da menor recuperação noturna do potencial, sendo que as folhas permaneceram fortemente enroladas durante todo o dia e a noite. Entretanto, as variedades NA-56-79, e principalmente IAC-51-205, exibiram capacidade de ré-hidratar durante a noite e manter valores de  $\psi_f$  relativamente altos durante o dia. As folhas destas variedades apresentaram sintomas de enrolamento menos pronunciado do que aqueles de CB-41-76. A rápida elevação dos valores do  $\psi_f$  ocorrido após 48 horas de ré-irrigação, indicando recuperação das três variedades, mostra que, possivelmente, o período de estresse imposto nesse estudo foi insuficiente para causar danos no sistema radicular. Tais resultados concordam com aqueles obtidos por BOYER (1971a), FRANK *et al.* (1973), BIELORAI & HOPMANS (1975) e SIONIT & KRAMER (1977), os quais verificaram que a recuperação do  $\psi_f$  após o ré-abastecimento de água para as plantas parece ser rápida em condições de estresse não muito severo ou muito longo.

Numerosos estudos tem mostrado que o aumento da resistência difusiva estomática resulta de uma diminuição progressiva do potencial da água da folha (BEADLE, 1972; BEARDSELL *et al.*, 1973; FRANK *et al.*, 1973; HSIAO, 1973; TURNER, 1974; DENMEAD & MILLAR, 1976; IKE, 1982). A regulação estomática da perda de água, quando refletida pelo aumento da resistência da folha, em resposta ao decréscimo do potencial da água da folha, ficou evidente em NA-56-79 durante a fase de amadurecimento do colmo (Fig. 6) e crescimento vegetativo

ra as variedades CB-41-76 e IAC-51-205, quando estressadas na fase de crescimento vegetativo. Os dados suportam as observações obtidas por outros autores com outras espécies, como SANCHEZ-DIAZ & KRAMER (1971), para milho e sorgo, JORDAN & RITCHIE (1971), para algodoeiro crescendo em casa-de-vegetação, BOYER (1970), para soja, KANEMASU & TANNER (1969), para feijoeiro, e FRANK *et al.* (1973) para trigo. Estes estudos mostraram que a resistência difusiva estomática manteve-se praticamente constante até um certo valor de potencial da água, denominado de "potencial da água crítico ou limiar", variável com a espécie e mesmo dentro da mesma folha, como observado por KANEMASU & TANNER (1969). Para valores de potencial da água da folha abaixo do potencial limiar ou crítico, a variação da resistência difusiva é grande embora existam algumas indicações de que a resposta dos estômatos ao potencial da água da folha, quando medido em casa-de-vegetação, possa diferir daqueles encontrados no campo. Por exemplo, JORDAN & RITCHIE (1971) encontraram que os estômatos da superfície adaxial das folhas de algodoeiro no campo ficavam parcialmente abertos mesmo quando o potencial da água da folha era menor do que -27 bars, enquanto que quando essas plantas eram cultivadas em casa-de-vegetação e testadas em câmara de crescimento, os estômatos fechavam em -16 bars. Esses mesmos autores verificaram que em folhas de algodoeiro crescendo em casa-de-vegetação, ocorreu um aumento abrupto da resistência difusiva estomática em valores de potencial da água da folha inferiores ao potencial da água crítico, comportamento semelhante ao encontrado em nosso estudo para a variedade CB-41-76. Para as variedades NA-56-79 e IAC-51-205, entretanto, o aumento da resistência difusiva estomática não ocorreu de forma abrupta, o

que concorda com KANEMASU & TANNER (1969), para feijoeiro, e IKE (1982), para mandioca.

Definindo-se potencial crítico da água da folha se gundo HSIAO (1974) e ANGELOCCI (1983), como aquele em que a resistência estomática à difusão de vapor d'água passa a ser afetada pelo estado de energia da água na folha, pode-se veri ficar, através da Fig. 20, que os valores de potencial críti co da água da folha foram de -1.3 MPa para CB-41-76, -1.2 MPa para NA-56-79 e -1.0 MPa para IAC-51-205. Embora tenha sido observada uma ligeira diferença entre as três variedades quan to ao valor do potencial crítico da água da folha, uma conclu são definitiva sobre o comportamento diferencial dessas varie dades com relação a esse parâmetro, não é possível, devido não só à dispersão dos dados observados nesse estudo como também a outras causas que podem estar influenciando a resistência di fusiva estomática associada ao potencial da água da folha. MILLAR & DENMEAD (1976), trabalhando com milho, mostraram va lores variáveis do potencial crítico da água da folha com a idade da folha na planta, relacionando com as variações do po tencial osmótico, enquanto que JORDAN & RITCHIE (1971), traba lhando com algodoeiro em condições de campo e casa-de-vegeta ção, verificaram que o ambiente em que as plantas cresceram influenciou o comportamento estomático durante o desenvolvi mento da deficiência hídrica. Por outro lado, BISCOE (1972) , citado por ANGELOCCI (1983) e HSIAO (1974), explicam que o de senvolvimento do estresse hídrico influencia a relação entre o potencial da água da folha e a resistência estomática à di fusão de vapor d'água, porque o tempo envolvido no estabeleci mento do estresse altera as condições de concentração de solu

tos, tanto das células do mesófilo quanto das células guardas, influenciando sua turgescência. McCKREE (1974) e BROWN *et al.* (1976) verificaram, também, que tanto em algodoeiro como em sorgo, os estômatos tendem a responder menos ao estresse hídrico se as plantas forem previamente submetidas a um déficit hídrico moderado, fato este também observado por THOMAS *et al.* (1976), citado por ANGELOCCI (1983), os quais verificaram que o valor do potencial crítico da água da folha de plantas de algodoeiro era dependente do pré-condicionamento ao estresse hídrico.

A hipótese levantada por ACKERSON *et al.* (1980) de que o potencial crítico da água em algumas espécies torna-se mais negativo quando as plantas avançam seu processo de desenvolvimento, concordam com os resultados observados neste estudo, ao se cotejarem os dados da Fig. 6 com os da Fig. 20. A variedade NA-56-79 apresentou valores mais negativo do potencial crítico da água da folha ( $\approx -1.3$  MPa) em plantas com 10 meses de idade quando comparado com plantas estressadas com 2 meses de idade ( $\approx -1.2$  MPa).

Numerosos estudos tem revelado que o aumento da resistência difusiva estomática seria vantajoso para a economia hídrica e resistência à seca (HEICHEL, 1971; AKITA & MOSS, 1972; HENZELL *et al.*, 1975). HENZELL *et al.* (1975) enfatizam que plantas com alta sensibilidade estomática ao déficit hídrico reduzem sua capacidade de adaptação à seca. Os resultados obtidos nesse trabalho não confirmam tal hipótese, pois variedades com baixa sensibilidade estomática, como a CB-41-76 (Fig. 20), são mais influenciadas pelo estresse hídrico, enquanto que variedades como NA-56-79 e IAC-51-205, apresentaram

uma maior sensibilidade estomática à deficiência hídrica, aumentando sua resistência difusiva estomática em valores de potencial mais altos que a variedade CB-41-76, e esta magnitude da resistência nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205 parece ter sido um dos fatores que influenciaram uma queda mais lenta do potencial da água da folha (Fig. 19).

A resistência difusiva estomática aumenta com o déficit hídrico, o que sugere que o fechamento dos estômatos é consequência da diminuição da disponibilidade de água no solo e, conseqüentemente, da diminuição do potencial da água da folha (JORDAN et al., 1975). Um comportamento diferencial dos valores da resistência difusiva total da folha é mostrado na Fig. 20. NA-56-79 e IAC-51-205 parecem ser mais sensíveis do que CB-41-76, frente ao decréscimo do potencial da água da folha. O aumento da resistência difusiva total da folha não foi gradativo; uma vez atingidos valores definidos do potencial crítico da água da folha,  $R_T$  aumentou rapidamente. Este comportamento é bastante semelhante à que acontece com a síntese de ácido abscísico (ABA), pois, uma vez atingidos valores do potencial crítico da água na folha (-1.3, -1.2 e -1.0 MPa) (Fig. 20), a síntese deste composto pode ter sido grandemente aumentado (ZABADAL, 1974). Entretanto, não são disponíveis resultados para indicar conclusivamente se o ABA está envolvido na indução do fechamento dos estômatos, mas parecem ser fenômenos intimamente correlacionados.

A influência do potencial da água da folha ( $\psi_f$ ) sobre a taxa de transpiração, mostrado pelas Figuras 5 e 22, indicam que, quando as plantas da variedade NA-56-79 com 10 meses de idade foram submetidas ao estresse, a taxa de transpi



ração diminuiu linearmente com a diminuição do potencial da água da folha, embora os dados mostrem uma dispersão dos valores em torno da linha de regressão. Quando o estresse hídrico foi aplicado em plantas com 2 meses de idade (Fig. 22), a taxa de transpiração diminuiu não linearmente com a diminuição do  $\psi_f$ . A relação linear encontrada para a variedade NA-56-79 (Fig. 5) concorda com o modelo de VAN DEN HONERT (1948), e sugere uma resistência constante da planta ao fluxo de água líquida independente da demanda de água. Experimentos conduzidos por outros pesquisadores em várias espécies indicam resultados semelhantes (BARRS, 1973; DUBÉ, 1972; NULSEN, 1974; BEADLE, 1972; SANCHEZ-DIAZ & MOONEY, 1979). Relações não lineares entre taxa de transpiração e potencial da água da folha tem sido também observadas para outras espécies (STOCKER & WEATHERLEY, 1971; MILLAR *et al.*, 1971; CAMACHO-B *et al.*, 1974), sugerindo que o potencial da água da folha é frequentemente independente da taxa de transpiração. Quando as plantas das três variedades foram submetidas ao estresse hídrico com dois meses de idade (Fig. 22), as variedades NA-56-79 e IAC-51-205, evidentemente parecem melhor adaptadas às condições da seca do que CB-41-76, pois fecham estômatos e perdem menos turgescência em potenciais da água da folha maiores do que em CB-41-76. Desta maneira, parecem existir duas características fisiológicas importantes para a adaptação das plantas com respeito a relações hídricas: a eficiência do sistema de transporte e o mecanismo regulatório para a perda de água. A combinação dessas características produzem espécies com diferentes capacidades para responder à desidratação.

resistência difusiva estomática e decréscimo do potencial da água da folha, tem recebido pouca atenção em estudos fisiológicos de espécies de gramíneas. PARKER (1968), citado por O'TOOLE & CRUZ (1980), mostrou que o enrolamento das folhas reduziu a transpiração em *Stipa tenacissima*, e que algumas gramíneas do Mediterrâneo reduziram a transpiração em 63% devido ao enrolamento. Aquele autor mencionou, também, que em muitas espécies o enrolamento das folhas não ocorre até que o conteúdo de água do tecido tenha sido reduzido a níveis letais. O'TOOLE et al. (1979) concluíram que o enrolamento das folhas em gramíneas atua minimizando a perda de água transpiracional durante o déficit hídrico. Entretanto, quando as folhas enrolam a área foliar efetiva para a interceptação de luz é reduzida, e a resistência difusiva à CO<sub>2</sub> é aumentada, conduzindo a uma redução da fotossíntese e por conseguinte, o crescimento. As três variedades de cana-de-açúcar usadas neste estudo mostraram uma resposta ao enrolamento da folha em potenciais da água da folha tão alto quanto -0.8 a -1.0 MPa (observações visuais). Completo enrolamento da folha ocorreu em  $\psi_f$  de -2-3 MPa em CB-41-76 (Fig. 19), enquanto que NA-56-79 e IAC-51-205 não mostraram enrolamento completo de suas folhas. Comportamento semelhante tem sido encontrado por O'TOOLE et al. (1980), quando trabalhando com arroz. Assumindo que uma diminuição da área foliar transpiracional afeta a perda de água (GATES, 1968; RITCHIE & BURNETT, 1971), a falta de enrolamento total das folhas observado nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205 em potenciais da água da folha de -1.2 a -1.5 MPa, pode significar um mecanismo adicional para a diminuição da perda de água de espécie C<sub>4</sub> como a cana-de-açúcar, evitando o déficit hídrico severo do tecido. O fa

to de que o potencial da água da folha, a resistência estomática e o enrolamento das folhas alteraram-se conjuntamente, torna difícil avaliar o papel isolado do enrolamento na manutenção do potencial da água da folha. Nas variedades estudadas, o processo de enrolamento se iniciou em potenciais da água da folha relativamente altos, o que concorda com os resultados encontrados em arroz (O'TOOLE et al., 1980). O início do enrolamento da folha em cana-de-açúcar parece não estar associado com a perda de pressão de turgescência de todos os tecidos da folha, porém, somente com a perda de turgescência das células buliformes associadas com a extensibilidade lateral da folha (BULL & GLASZIOU, 1975). Como este caráter está relacionado com os componentes pressão de turgescência e pressão osmótica do potencial total da água, seu uso como indicador do  $\psi_f$  se constitui em um fator de risco, pelos mesmos fatores que induzem variabilidade ou alterações no potencial crítico da água da folha como: idade da folha, posição da folha na planta e antecedentes ontogênicos do estresse hídrico.

Os estômatos são importantes no controle da transpiração e também da fotossíntese líquida (MEIDNER & MANSFIELD, 1968; TURNER & WAGGONER, 1968) quando as demais resistências oferecidas ao fluxo de  $\text{CO}_2$  são relativamente pequenas. As figuras 7 e 21 indicam que todas as variedades estudadas mostraram comportamento semelhante com relação a diminuição da transpiração, quando a resistência difusiva estomática aumentou. A grande variação verificada nos valores da taxa de transpiração, numa faixa de variação da resistência estomática de  $1 - 3 \text{ s.cm}^{-1}$ , evidencia que essas variedades apresentam forte regulação da perda de água pelos estômatos, pois pe

quena variação na resistência estomática foi suficiente para reduzir a taxa de transpiração em mais de 50%. Esses resultados concordam com CAMACHO-B et al. (1974) e SANCHEZ-DIAZ & MOONEY (1979), quando trabalhando com espécies lenhosas e herbáceas em condições controladas e de campo. Quando a resistência difusiva estomática aumentou acima de  $3.0 \text{ s. cm}^{-1}$ , a taxa de transpiração diminuiu abruptamente em todas as três variedades, principalmente CB-41-76 a qual manteve constante a taxa de transpiração em valores de resistência difusiva estomática acima de  $18.0 \text{ s.cm}^{-1}$ . Quando comparamos os dados representados na Figura 21 com aqueles da Figura 20, verificamos que o valor crítico do potencial da água da folha, necessário para induzir fechamento dos estômatos, foi alcançado, principalmente nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205. Tais observações corroboram os resultados obtidos por NAIDU & BHAGYALAKSHMI (1967), que estudaram o movimento estomático em relação a resistência à seca em cana-de-açúcar.

A teoria que propõe que a condutância estomática reflete o balanço entre o suprimento e demanda de água na planta, pode aplicar-se ao fenômeno que caracteriza a resposta dos estômatos em plantas de cana-de-açúcar submetidas ao estresse hídrico (Figs. 8 e 23). A relação linear entre a condutância estomática e a taxa de transpiração encontrada neste estudo concordam com os resultados obtidos em cevada e girasol (BLACK & SQUIRE, 1979). Em vários estudos, o fechamento dos estômatos foi dependente das alterações ocorridas no potencial da água da folha (BEARDSEEL et al., 1973; FRANK et al., 1973; DENMEAD & MILLAR, 1976). No presente estudo, medições da resistência difusiva estomática, taxa de transpiração

e potencial da água da folha indicam que a resposta dos estômatos foi acompanhada por alterações detectáveis na condutância estomática, e essa alteração foi mais relacionada com a taxa de transpiração quando a suspensão da irrigação foi feita em plantas com 2 meses de idade (Fig. 23).

A condutância estomática foi comparada ao estresse hídrico para verificar a ocorrência de um contínuo aumento do fechamento dos estômatos com o aumento da deficiência hídrica. A Tabela 2 mostra que a resistência difusiva estomática apresentou valores crescentes à medida que o déficit hídrico foi aumentando, alcançando um máximo no 5º dia após a suspensão da irrigação, nas três variedades estudadas. Entretanto, os estômatos ré-abriram após as plantas serem ré-abastecidas de água. Esses resultados concordam com aqueles encontrados em estudos de cana-de-açúcar, na Índia, desenvolvidos por NAIDU et al. (1983). A Tabela 2 mostra, também, que os estômatos da superfície abaxial abrem antes daqueles da superfície adaxial, durante a fase de recuperação. Nossos resultados suportam as conclusões de LEA et al. (1977), que a resistência estomática na superfície abaxial foi aproximadamente a metade daquela da superfície adaxial no início do desenvolvimento do estresse. Porém, durante a fase de murchamento (5 dias após a suspensão da irrigação), os valores da resistência estomática da superfície adaxial não atingiram o dobro da resistência difusiva da superfície abaxial, principalmente nas variedades CB-41-76 e IAC-51-205, indicando resposta diferencial das variedades. Comportamento semelhante foi observado, também, em outras variedades de cana-de-açúcar, por NAIDU et al. (1983). PALLAS et al. (1967) mostraram que estômatos de plantas de al

godão, crescendo no campo, fecham-se simultaneamente em ambas as superfícies foliares em resposta ao decréscimo do potencial da água da folha. Embora aqueles resultados tenham sido obtidos com espécie diferente, as conclusões podem ser invocadas para mostrar que as variedades em estudo responderam diferentemente ao fechamento dos estômatos e redução da condutância estomática, apesar de que as diferenças na condutância foram pequenas em ambas as superfícies da folha. Foi observada uma tendência de menor condutância estomática na variedade CB-41-76, comparada com as variedades NA-56-79 e IAC-51-205. Após a ré-irrigação, todas as variedades estudadas mostraram rápida recuperação dos valores da condutância estomática, resultados esses, que concordam com aqueles encontrados por NAIDU et al. (1983).

É sabido que o balanço hídrico negativo é tanto maior quanto maior for a diferença entre a transpiração e a absorção de água. Mesmo com a defasagem entre esses dois processos, as plantas continuam controlando a perda de água até o limite em que ainda é possível a recuperação do seu teor hídrico ideal, quando se efetua a ré-irrigação das plantas (KRAMER, 1963). Das variedades estudadas, CB-41-76 mostrou um decréscimo mais rápido do potencial da água da folha do que as outras variedades (Tabela 3), provavelmente devido a menor capacidade de suas folhas em reter água e isto pode levá-la, durante uma seca prolongada, a alcançar rapidamente seu déficit hídrico letal. Entretanto, em períodos de seca não tão severos, como neste estudo, a forte e rápida queda do potencial da água pode influir significativamente em seu poder de absorção, permitindo atingir rapidamente a recuperação do estado hídri-

mostram que são necessárias informações mais detalhadas no que se refere ao comportamento estomático das espécies utilizadas nesse estudo, para uma possível discriminação entre as mesmas quanto a resposta ao déficit hídrico. Uma caracterização adequada das variações da resistência difusiva dessas espécies será possível através de experimentos adicionais que levem em consideração, tanto os efeitos da idade das plantas, como as condições ambientais de campo quanto aos parâmetros aqui utilizados, bem como os decorrentes das variações na forma em que o estresse hídrico é imposto às plantas, considerando-se inclusive o ajustamento osmótico.

O crescimento da planta é o resultado do efeito integrado de muitos fatores e qualquer um deles pode restringir o crescimento. Por exemplo, a diminuição do suprimento de água para as plantas geralmente produz um decréscimo do potencial da água da folha, aumento da resistência difusiva estomática, redução da fotossíntese e redução do alongamento celular (ACEVEDO et al., 1971; BOYER, 1970a, 1970b; BOYER, 1971a; SANCHEZ-DIAZ & KRAMER, 1971) que, dependendo do grau de estresse hídrico, se traduz na redução do crescimento, em intensidade diferente entre espécies de plantas. A taxa e grau de recuperação do estresse depende da espécie, idade e grau do estresse hídrico imposto (FRANK et al., 1973). Os resultados apresentados na Fig.24 e Tab. 3 concordam com aqueles descritos por vários autores (FRANK et al., 1973; IDSO et al., 1981; KOEHLER et al., 1982), em que o potencial da água da folha desempenha um papel direto no controle do crescimento da planta. KOEHLER et al. (1982) estudando plantas de cana-de-açúcar objetivando monitorar o estado hídrico da planta (potencial da água da

folha, potencial osmótico e potencial de turgescência) e crescimento do colmo durante o estresse hídrico, verificaram que o crescimento do colmo de plantas estressadas era fortemente correlacionado com o potencial da água da folha. O crescimento do colmo das plantas estressadas foi 80% menor do que das plantas irrigadas normalmente. Tal comportamento foi também observado neste estudo. A variedade CB-41-76, sob condições de estresse, foi aquela que apresentou menor crescimento quando comparada com as plantas irrigadas, e este parâmetro foi intimamente associado ao decréscimo mais rápido do potencial da água da folha. No caso das outras variedades foi observada a mesma relação, ou seja, a diminuição do crescimento estava associado com a maior ou menor diminuição do potencial da água da folha. Estas observações concordam com os dados obtidos por KRAMER (1963), o qual verificou que a sensibilidade do crescimento vegetativo ao déficit hídrico era devido ao fato de que o crescimento estava estreitamente relacionado com a perda de turgescência da planta, causando paralisação do alongamento celular e, conseqüentemente, produzindo plantas menores. Desta maneira podemos inferir deste estudo que um dos principais efeitos do déficit hídrico no crescimento consiste na redução do potencial da água da folha e, conseqüentemente, do potencial de turgescência, influenciando assim, o alongamento celular. ACEVEDO *et al.*, (1971) notaram que o alongamento da folha de milho diminuía gradualmente para zero quando o potencial da água da folha variava de -2.8 a -7.0 bars. Entretanto, após as plantas serem ré-irrigadas, rápida retomada do crescimento foi observada. Aqueles autores concluíram que o estresse hídrico imposto, que foi severo bastante para reduzir o crescimento do milho, aparentemente não



teve efeito adverso sobre os subsequentes processos metabólicos. Resultados semelhantes foram também obtidos neste trabalho, quando verificamos o efeito da re-irrigação sobre a retomada do crescimento e aumento do potencial da água da folha (Fig. 24 e Tabela 3). BOYER (1970b) sugere que a diminuição do potencial da água da folha não leva a inibição da fotossíntese, a não ser que se verifique o fechamento dos estômatos. Comparando os dados da Figura 18 com aqueles da Figura 24, podemos verificar que todas as variedades, até o 3º dia de suspensão da irrigação, não mostraram grande redução no crescimento, mostrando que, provavelmente, o processo fotossintético não foi muito afetado neste período, o que é evidenciado pelo pequeno aumento da resistência difusiva estomática (Fig. 18). A paralisação do crescimento ocorrida entre o 3º e 5º dias após a retirada da água para as plantas, nas três variedades estudadas foi devido, principalmente, ao aumento da resistência estomática (Fig. 18), o que está de acordo com as conclusões dos trabalhos de KRAMER (1969) e TURNER & BEGG (1973) que enfatizam que, quando a resistência difusiva estomática aumenta, a taxa de transpiração e a fotossíntese diminuem. Tais observações demonstram que a sensibilidade dos estômatos ao déficit hídrico foi, juntamente com o potencial da água da folha, o principal fator que influenciou o crescimento durante o período de indução do déficit hídrico.

A diminuição do potencial da água do solo pode, em princípio, ser compensado pela diminuição do potencial osmótico da planta, mantendo então o gradiente de energia livre para a absorção de água do solo (MICHELENA & BOYER, 1982). Essa diminuição do potencial osmótico pelo aumento real de solutos

intracelulares, isto é, ajustamento osmótico, é agora reconhecido como um mecanismo adaptativo que prevalece em muitas espécies cultivadas ao estresse hídrico (TURNER, 1979; TURNER & JONES, 1980). Em folhas de gramíneas o ajustamento osmótico tem sido reportado como um mecanismo para a manutenção da turgescência foliar diurnamente, porém, em potencial da água suficientemente baixo para inibir o crescimento, a turgescência diminui (HSIAO, et al., 1976 a e b; ACEVEDO et al., 1979; TURNER & JONES, 1980). Apesar de, neste estudo, o potencial osmótico não ter sido medido, objetivando verificar se as variedades estudadas apresentavam ajustamento osmótico em resposta ao déficit hídrico, os resultados mostrados na Figura 24 e Tabela 3 sugerem que a menor diminuição do crescimento e potencial da água da folha observado na variedade NA-56-79, e principalmente IAC-51-205, foi devido, provavelmente, a um ajustamento osmótico, o que permitiu as plantas manterem a turgescência foliar e condutância estomática em valores relativamente mais altos. A ocorrência deste provável ajustamento osmótico nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205 é reforçado pela observação do enrolamento das folhas, que ocorreu mais tardiamente e com menor intensidade do que na variedade CB-41-76. Como o ajustamento osmótico tem sido identificado como uma característica de resistência à seca fisiologicamente importante (TURNER, 1979), é provável que as variedades NA-56-79 e IAC-51-205 sejam mais tolerantes à seca do que CB-41-76. Também BRINHOLI (1975), estudando o efeito do NaCl e suspensão da irrigação em algumas variedades de cana-de-açúcar, concluiu que, das variedades estudadas, NA-56-62 e IAC-52-179 foram as que apresentaram melhor comportamento em relação à seca, enquanto que CB-41-76 foi a que sofreu mais agudamente a defi

ciência hídrica.

A temperatura foliar tem sido largamente utilizada como: um indicador de deficiência hídrica que ocorre nos vegetais como decorrência da pouca disponibilidade de água no solo ou das condições de demanda evaporativa muito elevada (TANNER, 1963; WIEGAND & NAMKEN, 1966; EHRLER & VAN BAVEL, 1967; ASTON & VAN BAVEL, 1972; BARTHOLIC et al., 1972; EHRLER, 1973) e para programar irrigação (CLAWSON et al., 1980). Alterações na temperatura foliar de plantas irrigadas normalmente, e submetidas ao estresse hídrico, e temperatura do ar, são mostradas na Figura 9. Nos dias 30/11 e 2/12/83, a temperatura foliar foi sempre menor do que a temperatura do ar nas duas condições de umidade, indicando que a cultura não estava estressada, principalmente no período entre 11:00 e 13:00 horas, quando a demanda evaporativa é maior. Resultados semelhantes foram, também, encontrados por JACKSON et al. (1977) e IDSO et al. (1977), quando verificaram que plantas de trigo não mostraram sinais de estresse hídrico quando a temperatura foliar manteve-se mais baixa do que a temperatura do ar. Entretanto, no dia 5/12 a temperatura foliar das plantas estressadas foi sempre superior a temperatura do ar. Isto indica que, neste dia, as plantas estavam sob estresse hídrico, o que está de acordo com os resultados encontrados para trigo (IDSO et al., 1977), algodão (WIEGAND & NAMKEN, 1966) e soja (REICOSKY et al., 1980; SCOTT et al., 1981). Inúmeros trabalhos tem mostrado que a temperatura foliar é dependente, não somente do estresse hídrico da planta, mas também de outros fatores ambientais (STONE et al., 1975; CLAWSON et al., 1980). O comportamento verificado no dia 6/12/83 foi devido a que, nesse dia,

a radiação fotossinteticamente ativa foi bastante afetada (reduzida) pela presença de nuvens no momento das medições (Fig. 11 e Tabela 1). Tal comportamento foi também observado por CLAWSON *et al.* (1980), os quais verificaram que o decréscimo na radiação solar ao meio dia, devido a presença de nuvens, causou uma diminuição imediata da temperatura foliar das plantas estressadas em cerca de  $2.5^{\circ}\text{C}$ .

A diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar, tem sido usada para indicar estresse hídrico das plantas (EHRLER & VAN BAVEL, 1967; EHRLER, 1973; IDSO & EHRLER, 1976; BLAD & ROSENBERG, 1976). Os resultados apresentados na Figura 10 mostram que no 6º dia de suspensão da irrigação (5/12/83), a diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar foi positiva. Nesse mesmo dia, a diferença máxima de  $6^{\circ}\text{C}$ , às 13:00 hs, foi observada entre as plantas irrigadas e não irrigadas, indicando que as plantas de cana-de-açúcar estavam com deficiência hídrica. Respostas semelhantes foram relatados por PALMER (1965), para algodão, e EHRLER & VAN BAVEL (1967) e VAN BAVEL & EHRLER (1968), para sorgo granífero. O comportamento observado no dia 6/12/83 é típico de um dia de céu nublado. Nota-se que a diferença na temperatura entre as plantas irrigadas e não irrigadas caiu de  $6^{\circ}\text{C}$  para  $2^{\circ}\text{C}$ , uma alteração de somente  $4^{\circ}\text{C}$ . Assim, parece que a maior alteração na temperatura foliar, sob céu nublado, ocorreu nas plantas não irrigadas. Desta maneira, embora a diferença entre plantas irrigadas e não irrigadas possam ser detectadas sob condições de céu parcialmente nublado, torna-se muito difícil usar dados de temperatura foliar para quantificar precisamente o grau de estresse hídrico naquelas condições. Essas observações são consistentes com os relatos de ULLER &

CLARK (1971) e CLARK & HILER (1973), os quais verificaram que a temperatura pode assinalar a ocorrência, e mesmo a severidade, do estresse hídrico. EHRLER (1973) e EHRLER et al. (1978) encontraram que a diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar quando, estimada convenientemente, pode ser usada para a programação de irrigação. Eles enfatizam, entre tanto, que  $T_f - T_A$  pode se constituir em indicador confiável somente em dias de céu claro, o que corrobora os resultados encontrados neste estudo, ao serem comparados os resultados mostrados nas figuras 10 e 11 com os valores incluídos na Tabela 1.

O decréscimo na radiação solar devido a presença de nuvens causou uma imediata diminuição da temperatura foliar, principalmente nas plantas não irrigadas (Fig. 11), indicando que a temperatura foliar está associada, não somente com a deficiência hídrica das plantas, mas também com a radiação fotossinteticamente ativa. Tal comportamento foi também observado por BLAD & CLAWSON (1980), os quais enfatizaram que a temperatura foliar integra todas as variáveis que afetam a taxa de transpiração e a transferência de energia entre a planta e o ar.

Aumentos na temperatura foliar tem sido correlacionados com turgescência relativa da folha (EHRLER et al., 1978). Os resultados apresentados nas figuras 12 e 13 sugerem que a temperatura foliar está diretamente correlacionada com a resistência difusiva estomática, e é inversamente porporcional à condutância estomática e potencial da água da folha. O aumento da taxa de transpiração observado quando a temperatura foliar aumentou de 23°C para 27°C sugere que os estômatos es

tavam ainda abertos, embora o potencial da água da folha e a condutância estomática tenha diminuído. Quando a temperatura foliar aumentou de 27°C para 32°C, a taxa de transpiração diminuiu rapidamente juntamente com a condutância estomática, indicando que os estômatos estavam fechados. Comportamento semelhante foi também observado por WIEBELT & HENDERSON (1978) e GARRITY (1980), citado por GARDNER et al. (1981b) os quais verificaram que os estômatos de folhas de plantas de sorgo granífero mostraram-se insensíveis à diminuição do potencial da água da folha até que um valor crítico fosse obtido. Nesse estudo, o potencial crítico da água da folha observado em plantas de cana-de-açúcar, variedade NA-56-79, quando submetidas ao estresse hídrico com 10 meses de idade, foi de  $-1.4$  MPa (Fig. 13), sendo que, em valores de potenciais mais baixos os estômatos provavelmente fecharam e conseqüentemente ocorreu a elevação da temperatura foliar. WIEBELT & HENDERSON (1978) observaram, também, em estudos com balanço de energia, que o aumento da resistência difusiva estomática estaria indicando que a energia, ao invés de ser consumida pela evapotranspiração, foi, em vez disso, usada para aumentar a temperatura foliar, ou para aquecer o ar, desde que o fluxo de calor latente é menor e o calor sensível é maior. Nossos resultados estão de acordo com as observações desses dois pesquisadores.

KRAMER (1969), NEWMAN (1969) e GATES (1968) mostraram que a taxa de transpiração é controlada pelo gradiente de potencial da água entre o solo e a planta, energia disponível e a resistência da planta à difusão de vapor. Quando o défice hídrico se desenvolve nas folhas, e o potencial da água da folha diminui, a resistência estomática à difusão de vapor aumenta, a temperatura aumenta como resultado do particionamen

to da energia incidente. Os resultados da diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar (Fig. 14) mostra que durante o período experimental, as folhas permanecem mais resfriadas que o ar acima do dossel, quando as plantas mantiveram-se sem restrição hídrica. Logo que o déficit hídrico se manifestou nas plantas estressadas, a diferença entre a temperatura da folhagem e do ar tornou-se positiva, e manteve-se de 5 a 6°C mais elevada do que as plantas não estressadas. Resultados semelhantes foram também observados por CLARK & HILER (1973). GATES (1968) mostrou que a temperatura foliar é dependente das variações climáticas, tais como radiação solar e velocidade do vento, bem como do estado hídrico da planta. Os resultados deste estudo (Fig. 14) mostram que as determinações dos parâmetros na própria planta interagem entre si, e todos fornecem indicação do estado hídrico da cultura. Quando o potencial da água da folha diminuiu, a resistência difusiva foliar aumentou devido, provavelmente, a perda de turgescência nas células guardas, e então a diferença entre a temperatura da folhagem e do ar aumentou, como seria esperado, devido a redução na transpiração. Também foi observado que a temperatura foliar e a resistência difusiva estomática foram mais dependentes das condições climáticas durante o período de medição (Tabela 1), do que o potencial da água da folha. Os resultados obtidos no presente estudo estão de acordo com aqueles de outros autores, os quais sugerem a adoção de muita cautela para a interpretação dos valores das correlações do balanço hídrico através da utilização desses parâmetros, a não ser que medições da pressão de vapor do ar e da folha, radiação solar e velocidade do vento sejam feitas simultaneamente (EHRLER et al., 1978b; IDSO et al., 1977).

Os resultados obtidos neste trabalho sugerem que o conhecimento da temperatura foliar, aferido pela técnica de termometria infravermelha, combinada com medições da temperatura do ar, parece ser um instrumento útil para detectar deficiência hídrica em culturas, particularmente para a cana-de-açúcar. A partir do monitoramento da diferença entre a temperatura foliar e temperatura do ar medidas diariamente, cerca de 1 hora após o meio dia (13:00 hs), informações podem ser obtidas visando a programação mais adequada do fornecimento de água para as plantas, não só em função do tempo como também na quantidade de água a ser aplicada. Em áreas não irrigadas, a determinação da diferença entre a temperatura foliar e a temperatura do ar forneceria informações sobre os períodos durante os quais as plantas estão estressadas devido a deficiência hídrica, possibilitando estimativas das possíveis reduções da produção devido ao estresse.



## VI - CONCLUSÕES

Os resultados apresentados neste trabalho, permitem formular as seguintes conclusões:

- A determinação da resistência estomática à difusão de vapor d'água das plantas permitiu uma discriminação das variedades, quando submetidas ao déficit hídrico. A variedade CB-41-76 pareceu ser menos sensível ao déficit hídrico com relação ao fechamento dos estômatos e foi aquela que desenvolveu menor potencial da água da folha. O contrário sucedeu com as variedades NA-56-79 e IAC-51-205.

- A taxa de transpiração, em todas as variedades estudadas, foi dependente da resistência estomática à difusão de vapor d'água durante todo o período de tensão hídrica e recuperação. O menor valor da taxa de transpiração ocorreu na variedade CB-41-76, no 5º dia de estresse, enquanto que nas variedades NA-56-79 e IAC-51-205 esses valores ocorreram no 4º dia após a suspensão da irrigação.

- As três variedades utilizadas neste estudo diferiram marcadamente na habilidade das folhas de manter valores de potencial da água da folha relativamente elevados à medida que o estresse hídrico foi sendo desenvolvido. A variedade CB-41-76 mostrou um decréscimo mais rápido do  $\psi_f$ , enquanto que NA-56-79 e, principalmente IAC-51-205, exibiram capacidade de manter valores de  $\psi_f$  relativamente altos durante o dia.

- Para valores de potencial da água da folha maio

res do que -1.3 MPa, para a variedade CB-41-76, -1.2 MPa para NA-56-79 e -1.05 MPa para IAC-51-205, a resistência estomática à difusão de vapor d'água permaneceu praticamente inalterada, não parecendo ser afetada significativamente pela diminuição do estado de energia da água da folha. Para valores de  $\psi_f$  menores aos citados acima, o rápido aumento da resistência difusiva estomática indicou haver uma diminuição da eficiência do controle da perda de água pelos estômatos, ou seja, ocorreu, possivelmente, um efeito do estado de energia da água sobre o comportamento estomático.

- Medições da resistência estomática à difusão de vapor d'água, taxa de transpiração e potencial da água da folha indicaram que a resposta dos estômatos foi acompanhada por alterações detectáveis na condutância estomática e, essa alteração foi mais relacionada com a taxa de transpiração quando a suspensão da irrigação foi efetuada em plantas com dois meses de idade.

- As três variedades estudadas mostraram comportamento semelhante quanto à diminuição do crescimento à medida que a tensão hídrica se desenvolveu. A variedade CB-41-76 foi aquela que apresentou menor crescimento, e este parâmetro foi intimamente associado ao decréscimo mais rápido do potencial da água da folha. No caso das variedades NA-56-79 e IAC-51-205, foi observada a mesma relação, ou seja, a diminuição do crescimento foi associado com a maior ou menor diminuição do potencial da água da folha. Desta maneira, podemos inferir deste estudo que um dos principais efeitos do déficit hídrico no crescimento consistiu na redução do potencial da água da folha e, conseqüentemente, do potencial de turgescência, in

fluenciando assim, o alongamento celular.

- As variedades estudadas não mostraram diferenças quanto a recuperação da turgescência, medida pelo aumento temporal do potencial da água da folha e crescimento após o fornecimento de água às raízes das plantas submetidas ao estresse hídrico. A rápida elevação dos valores do potencial da água da folha e do crescimento, ocorrido 48 horas após a re-irrigação, indicou uma rápida recuperação do balanço hídrico nas três variedades estudadas.

- O conhecimento da temperatura foliar avaliada pela técnica de termometria infravermelha, combinada com medições da temperatura do ar, pareceu ser um instrumento útil para detectar deficiência hídrica em culturas, particularmente para cana-de-açúcar. A partir do monitoramento da diferença entre a temperatura foliar e temperatura do ar medida diariamente cerca de 1 hora após o meio dia (13:00 hs), informações podem ser obtidas visando a programação mais adequada do fornecimento de água para as plantas, não só em função do tempo como também da quantidade a ser aplicado.

## VII - RESUMO

Estudou-se, em casa-de-vegetação, o comportamento, à seca, de três variedades de cana-de-açúcar, CB-41-76, NA-56-79 e IAC-51-205, com a finalidade de determinar as variações do estado hídrico da planta, bem como correlacionar os efeitos de tais variações sobre o comportamento estomático, potencial da água da folha, crescimento e temperatura foliar. Plantas com 2 e 10 meses de idade foram submetidas a défices hídricos crescentes por secamento progressivo do solo e persistiu até que sintomas como enrolamento das folhas, murchamento severo, baixo potencial da água da folha, baixa taxa de transpiração, alta resistência estomática à difusão de vapor d'água e paralisação do crescimento, permitiram separar as variedades estudadas. Posteriormente, as plantas murchas foram re-hidratadas até que a percolação da água no vaso ocorresse e, então, foi acompanhado, através dos parâmetros descritos acima, a recuperação das plantas. O potencial da água da folha foi determinado com uma bomba de pressão de Scholander, a sensibilidade estomática ao déficit hídrico, com um porômetro de difusão gasosa em equilíbrio dinâmico e a temperatura foliar, através de um termômetro de radiação infravermelha.

A desidratação progressiva do solo provocou um decréscimo nos valores do potencial da água da planta, cuja velocidade dependeu, entre outros fatores, da magnitude da resistência estomática à difusão de vapor d'água de cada variedade.

A determinação da resistência estomática à difusão de vapor d'água das plantas permitiu assim uma discriminação

das variedades, quando submetidas ao déficit hídrico. A variedade CB-41-76 pareceu ser menos sensível ao déficit hídrico com relação ao fechamento dos estômatos e foi aquela que desenvolveu menor potencial da água da folha. O contrário sucedeu com as variedades NA-56-79 e IAC-51-205.

A taxa de transpiração foi dependente da resistência estomática à difusão de vapor d'água durante todo o período de tensão hídrica e recuperação, nas três variedades estudadas.

Em valores de potencial da água da folha maiores do que -1.3 MPa, para CB-41-76, -1.2 MPa para NA-56-79 e -1.05 MPa para IAC-51-205, a resistência difusiva estomática pareceu não ser afetada significativamente pelo estado de energia da água da folha. A valores de  $\psi_f$  menores aos citados, a resistência difusiva estomática aumentou abruptamente, indicando um possível efeito do estado de energia da água sobre o comportamento estomático.

Os resultados obtidos mostraram respostas semelhantes para as variedades estudadas com relação à diminuição do crescimento à medida que o déficit hídrico se desenvolveu e tal comportamento foi intimamente associado a maior ou menor diminuição do potencial da água da folha.

Não foram observadas diferenças significativas entre as variedades quanto a recuperação da turgescência, medida pelo acréscimo do potencial da água da folha e crescimento, após a ré-irrigação dos vasos, com plantas submetidas à deficiência hídrica. Não se constatou diferenças acentuadas entre as variedades com relação ao tempo para recuperação do déficit hí

drico, pois o período de amostragem não permitiu verificar o padrão de recuperação.

O monitoramento da diferença entre a temperatura foliar, medida com um termômetro de radiação infravermelha e temperatura do ar, feita diariamente cerca de 1 hora após o meio dia (13:00 hs), pareceu ser um instrumento útil para detectar deficiência hídrica em culturas, particularmente para cana-de-açúcar. São discutidas, também, as possíveis causas do aumento da temperatura foliar de plantas submetidas ao déficit hídrico.

## VIII - SUMMARY

Studies were carried out under growth chambers conditions to observe the physiological behaviour of three varieties of sugar cane with respect to drought: CB-41-76, NA-56-79 and IAC-51-205. Variation in the hydric conditions of the plants were correlated with the effects on the leaf water potential, leaf temperature, plant growth and stomatal behaviour. Plants with two and ten-month of aged were submitted to variable levels of water deficiency in the soil, allowing separation among varieties. Subsequently the same plants were reirrigated in order to observe their recovery. The leaf water potential was measured with a scholander pressure chamber, the stomatal sensitivity to water deficiency was monitored with a steady state porometer and the leaf temperature with a infra red thermometer.

The progressive depletion of the soil water caused a decrease in leaf water potential which depended, among other factors, of the magnitude of the stomatal resistance to water vapour diffusion of each variety. In this case the variety CB-41-76 proved to be less sensitive to water deficiency. The rate of transpiration in all varieties was shown to be dependent of the stomatal resistance to water vapour diffusion during all the period of hydric tension and recovery.

It was observed that the stomatal resistance was not affect significantly by water potentials values higher than -1.3 MPa for CB-41-76, -1.2 MPa for NA-56-79 and -1.0 MPa for IAC-51-205. Values of the leaf water potentials lower than those, caused a rapid increase in the stomatal diffusive re

sistance showing a possible effect of the energetic status of the water on the stomatal behaviour.

The results indicate similar responses among the varieties with respect to the decrease in plant growth caused by an increase of the water stress. The increase of leaf turgor was shown to be similar when the soil was reirrigated, even considering the time for recovery of plant growth.

The values of the difference between leaf and air temperatures, observed about one hour after noon, seems to be an parameter usefull to estimate water deficiency.



## IX - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACEVEDO, E.T.C.; HSIAO, T.C. & HENDERSON, D.W. 1971. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. Plant Physiol., 48:631-636.
- ACEVEDO, E.; FERERES, E.; HSIAO, T.C. & HENDERSON, D.W. 1979. Diurnal growth trends water potential and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. Plant Physiol.; 64:476-480
- ACKERSON, R.C. & KRIEG, D.R. 1977. Stomatal and nonstomatal regulation of water use in cotton, corn and sorghum. Plant Physiol., 60:850-853.
- ACKERSON, R.C.; KRIEG, D.R.; MILLER, T.D. & ZARTMAN, R.E. 1977. Water relations of field grown cotton and sorghum: Temporal and diurnal changes in leaf water, osmotic, and turgor potentials. Crop Sci., 17:76-80.
- ACKERSON, R.C.; KRIEG, D.R. & SUNG, F.J.M. 1980. Leaf conductance and osmoregulation of field grown sorghum genotypes. Crop Sci., 20:10-14.
- AKITA, S. & MOSS, D.N. 1972. Differential stomatal response between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species to atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and light. Crop Sci., 12:789-793.
- ANDREWS, R.E. & NEWMAN, E.I. 1969. Resistance to water flow in soil and plant. III. Evidence from experiments with wheat. New Phytol., 68:1051-1058.
- ANGELOCCI, L.R. 1983. Respostas de plantas jovens de (Coffea

- arabica L.) e de (Coffea canaphora Pierre) às variações do fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas, 196 p.
- ANSARI, A.Q. & LOOMIS, W.E. 1959. Leaf temperatures. AM. J. Bot., 46:713-717.
- ASHTON, F.M. 1956. Effects of a series of cycles of alternating low and high soil water contents on the rate of apparent photosynthesis in Sugar Cane. Plant Physiol., 31:266-274.
- ASTON, A.R. & VAN BAVEL, H.M. 1972. Soil surface water depletion and leaf temperature. Agron. J., 64:368-373.
- BARBIERI, V. 1981. Medidas e estimativas de consumo hídrico em cana-de-açúcar (Saccharum spp.). Tese de Mestrado. ESALQ/USP. Piracicaba. 82 p.
- BARLOW, E.W. & BOERSMA, L. 1976. Interaction between leaf elongation, photosynthesis, and carbohydrate levels of water stressed corn seedlings. Agron. J., 68:923-926.
- BARRS, H.D. 1968. Effect of cyclic variations in gas exchange under constant environmental conditions on the ratio of transpiration to net photosynthesis. Physiol. Plant., 21:918-922.
- BARRS, H.D. 1973. Controlled environment studies of the effects of variable atmospheric water stress on photosynthesis, transpiration and water status of Zea mays L. and other species. IN: SLATYER, R.O. (Ed.), Plant Response to Climatic Factors. Proc. Uppsala Symp. UNESCO, Paris, pp.

- BARTHOLIC, J.F.; NAMKEN, L.N. & WEIGAND, C.L. 1972. Aerial thermal-scanner to determine temperature of soil and crop canopies differing in water stress. Agron. J., 64:603-609.
- BEADLE, C.L. 1972. Measurement of diffuse resistances, photosynthesis and transpiration in crop plants as a function of leaf water potential. MSc Thesis, University of Guelph, Canada, 82 p.
- BEADLE, C.L.; STEVENSON, K.R.; NEUMAN, H.H.; THURTELL, G.W. & KING, K.M. 1973. Diffusive resistance, transpiration and photosynthesis in single leaves of corn and sorghum in relation to leaf water potential. Can J. Plant Sci., 83: 537-544.
- BEARDSELL, M.D.; MITCHEL, K.J. & THOMAS, R.G. 1973. Effects of water stress under contrasting environmental conditions on transpiration and photosynthesis in soybean. J.Exp.Bot. 24:579-586.
- BEGG, J.E. & TURNER, N.C. 1970. Water potential gradients in field tobacco. Plant Physiol., 46:343-346
- BEGG, J.E. & TURNER, N.C. 1976. Crop water deficits. Adv. Agron., 28:161-217.
- BIELORAI, H. & HOPMANS, P.A.M. 1975. Recovery of leaf water potential, transpiration, and photosynthesis of cotton during irrigation cycles. Agron. J., 67:629-632.
- BLACK, C.R. & SQUIRE, G.R. 1979. Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of Pear Millet (Pennisetum typhoides S. and H.) and Groundnut (Arachis

- BLAD, B.L. & ROSENBERG, N.J. 1976. Measurement of crop temperature by leaf thermocouple, infrared thermometry and remotely sensed thermal imagery. Agron. J., 68:635-41.
- BLAD, B.L. & CLAWSON, K.L. 1980. Crop temperature of sorghum, corn and soybeans as influenced by irrigation treatment. Center for Agric. Meteorol. and Climatology, University of Nebraska-Lincoln, USA, Progress Report, 80-5, Cap. 3.
- BOYER, J.S. 1968. Relationships of water potential to growth of leaves. Plant Physiol., 43:1056-1063.
- BOYER, J.S. 1970a. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potential. Plant Physiol., 46:233-235.
- BOYER, J.S. 1970b. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potential in corn and soybean. Plant Physiol., 56:236-239.
- BOYER, J.S. 1971a. Recovery of photosynthesis in sunflower after a period of low leaf water potential. Plant Physiol., 47:816-820.
- BOYER, J.S. 1971b. Resistances to water transport in soybean, bean, and sunflower. Crop Sci., 11:403-407.
- BOYER, J.S. & McPHERSON, H.G. 1975. Physiology of water deficits in cereal crops. Adv. Agron., 27:1-23.
- BOYER, J.S. 1976. Photosynthesis at low water potentials. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 273:501-512.
- BRINHOLI, O. 1975. Resistência à seca de algumas variedades de

- USP. Piracicaba, SP, 48 p.
- BROWN, K.W.; JORDAN, W.R.; THOMAS, J.C. 1976. Water stress induced alterations of the stomatal response to decreases in leaf water potential. Physiol. Plant. 37:1-5.
- BRIX, H. 1962. The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. Physiol. Plant., 15:11-20.
- BRUNINI, O. 1980. Recuperação no potencial da água em folhas de cafeeiros após um "stress" de água severo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 89, Campos do Jordão. Resumos. IBC-GERCA. p. 111-112.
- BULL, T.A. & GLASZIOU, K.T. 1975. Sugar cane. IN: EVANS, L.R. (Ed.), Crop Physiology. Cambridge University Press, London. p.51-72.
- BURR, G.O. 1957. The sugar cane plant. Ann.Rev.Plant Physiol., 8:275-308.
- CAMACHO-B, S.E; HALL, A.E.; KAUFMANN, M.R. 1974. Efficiency and regulation of water transport in some wood and herbaceous species. Plant Physiol., 54:169-172.
- CAMARGO, A.P. & ORTOLANI, A.A. 1964. Clima das zonas canavieiras do Brasil. IN: Cultura e Adubação da Cana-de-açúcar. Instituto Brasileiro de Potassa, p. 121-138.
- CARLSON, R.E.; YARGER, D.N. & SHAW, R.N. 1972. Environmental influence on the leaf temperatures of two soybean varieties grown under controlled irrigation. Agron. J., 64:224-229.

- CLARK, R.N. & HILER, E.A. 1973. Plant measurements as indicators of crop water deficits. Crop Sci., 13:466-469.
- CLAWSON, K.L. & BLAD, B.L. 1982. Infrared thermometry for scheduling irrigation of corn. Agron. J., 74:311-16.
- CLAWSON, K.L.; BLAD, B.L. & GARDNER, B.R. 1980. Effects of clouds, wind, soil, nitrogen content, sun position and viewing directions on corn canopy temperatures. Center for Agricultural Meteorology and Climatology, University of Nebraska-Lincoln, USA, Progress Report, 80-1, 119 p.
- CLEMENTS, H. F. 1964. Interactions of factors affecting yield. Ann Rev. Plant Physiol., 15:409-442.
- CRAFTS, A.S. 1968. Water deficits and physiological process. IN: KOZLOWSKI, T.T. (ed.) Water deficits and plant growth. New York. Academic Press. Vol. 2. p. 85-133.
- CUTLER, J.M. & RAINS, D.W. 1977. Effects of irrigation history on responses of cotton to subsequent water stress. Crop Sci., 17:329-335.
- CUTLER, J.M.; RAINS, D.W. & LOOMIS, R.S. 1977. Role of changes in solute concentration in maintaining favorable water balance in field grown cotton. Agron. J., 68:773-779.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. 1979. Characterization of internal water relations of rice by a pressure-volume method. Crop Sci., 19:681-685.
- DENMEAD, O.T. & MILLAR, B.D. 1976. Field studies of the conductance of wheat leaves and transpiration. Agron. J. 68-307-311.

- DILLEWIJN, C. van, 1952. Botany of sugar cane. Waltham, Chromonica Botanica. 371 p.
- DOWNES, R.W. 1969. Differences in transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. Planta, 88:261-263.
- DUBÉ, P.A. 1972. Studies of plant water relationships of different corn lines. PhD. Thesis - University of Guelph, Canada. 73 p.
- DUBÉ, P.A.; STEVENSON, K.R.; THURTELL, G.W. & HUNTER, R.B. 1975. Effects of water stress on leaf respiration, transpiration rates in the dark and cuticular resistance to water diffusion of two corn hybrids. Can. J. Plant Sci. , 55:565-72.
- DWELLE, R.B.; HURLEY, P.J.; PAVEK, J.J. 1983. Photosynthesis and stomatal conductance of potato clones (Solanum tuberosum L.). Plant Physiol., 72:172-176.
- EDLING, R.J.; BARFIELD, B.J.; HAAN, C.T. & FOGLEMAN, M.E. 1971. Prediction of leaf temperature under unstable atmospheric conditions. Trans. of the Amer. Soc. Agric. Eng. , 14:1095-1099.
- EHRLER, W.L. 1973. Cotton leaf temperatures as related to soil water depletion and meteorological factors. Agron. J., 65:404-409.
- EHRLER, W.L. & VAN BAVEL, H.M. 1967. Sorghum foliar response to changes in soil water content. Agron. J., 59:243-246.
- EHRLER, W.L.; IDSO, S.B.; JACKSON, R.D.; REGINATO, R.T. 1978a.

- Wheat canopy temperature: relation to plant water potential. Agron. J., 70:251-256.
- EHRLER, W.L.; IDSO, S.B.; JACKSON, R.D. & REGINATO, R.J. 1978b. Diurnal changes in plant water potential and canopy temperature of wheat as affected by drought. Agron. J., 70: 999-1004.
- ELFVING, D.C.; KAUFMANN, M.R.; HALL, A.E. 1972. Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. Physiol. Plant., 27:161-168.
- EL-SHARKAWY, M.A. & COCK, J.H. 1984. Water use efficiency of Cassava. I. Effects of air humidity and water stress on stomatal conductance and gas exchange. Crop Sci., 24: 497-502.
- EL-SHARKAWY, M.A. & HESKETH, J.D. 1964. Effects of temperature and water deficit on leaf photosynthetic rates of different species. Crop Sci., 4:514-518.
- EPIPHANIO, J.C.N. 1983. Avaliação da condição hídrica da cultura do milho através do sensoriamento remoto termal. Pesq. Agropec. Bras., 18:1233-1241
- EVANS, H. 1938. Some aspects of the problem of drought resistance in sugarcane. IN: Congress of the International Society of Sugar Cane Technologists, 6. Botton Rouge. Proceedings, p. 802-819.
- FERERES, E.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. & HSIAO, T.C. 1978. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. Physiol. Plant ,



- FISCHER, R.A.; HSIAO, T.C. & HAGAN, R.M. 1970. After effect of water stress on stomatal opening. I. Techniques and magnitudes. J. Exp. Bot., 21:371-385.
- FISCUS, E.I.; WULLSCHLEGER, S.D. & DUKE, H.R. 1984. Integrated stomatal opening as an indicator of water stress in Zea. Crop Sci., 24:245-249.
- FRANK, A.B.; POWER, J.F. & WILLIS, W.O. 1973. Effect of temperature and plant water stress on photosynthesis, diffusion resistance and leaf water potential in spring wheat. Agron. J., 65:777-780.
- FUCHS, M.; KANEMASU, E.T; KERR, J.P. & TANNER, C.B. 1967. Effect of viewing angle on canopy temperature measurements with infrared thermometers. Agron. J., 59:494-496.
- GARDNER, B.R. 1980. Plant and canopy temperatures in corn as influenced by differential moisture stress. Center for Agric. Meteorol. and Climatology, University of Nebraska-Lincoln, USA, Progress Report, 80-5, Cap. 10.
- GARDNER, W.R. & NIEMAN, R.H. 1964. Lower limit of water availability to plants. Science, 143:1460-1462.
- GARDNER, B.R.; BLAD, B.L.; MAURER, R.E. & WATTS, D.G. 1981 a. Relationship between crop temperature and the physiological and phenological development of differentially irrigated corn. Agron. J., 73:743-747.
- GARDNER, B.R.; BLAD, B.L.; GARRITY, D.P.; WATTS, D.G. 1981 b. Relationships between crop temperature grain yield, evapotranspiration and phenological development in two hybrids of maize subjected to irrigation. Crop Sci., 21:212-224.

- GARGANTINI, V.M.S. 1980. Produção e qualidade forrageira de Centrosema pubescens Benth e Galactia striata D.C. cultivada sob déficit hídrico cíclico, na fase de estabelecimento. Tese de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 67 p.
- GARRITY, D.P.; SULLIVAN, C.Y.; WATTS, D.G. 1984. Changes in grain sorghum stomatal and photosynthetic response to moisture stress across growth stage. Crop Sci., 24:441-446.
- GATES, C.T. 1964. The effect of water stress on plant growth. J. Aust. Inst. Agric. Sci., 30:3-22.
- GATES, D.M. 1964a. The energy environment in which we live. Am. Sci., 51:327-348.
- GATES, D.M. 1964b. Leaf temperature and transpiration. Agron. J., 56:272-277.
- GATES, D.M. 1968. Transpiration and leaf temperature. Ann. Rev. Plant. Physiol., 19:211-238.
- GATES, D.M. 1980. Biophysical ecology. New York, Springer, 611 p.
- GIFFORD, R.M. & MUSGRAVE, R. B. 1973. Stomatal role in the variability of net CO<sub>2</sub> exchange by two maize inbreds. Aust. J. Biol. Sci., 26:35-44.
- GLOVER, J. 1959. The apparent behavior of maize and sorghum stomata during and after drought. J. Agric. Sci., 5:412 - 416.
- HALL, A.E. & KAUFMANN, M.R. 1975. Stomatal response to

455-459.

- HALL, A.E. & HOFFMAN, G.T. 1976. Leaf conductance response to humidity and water transport in plants. Agron. J., 68: 876-881.
- HALL, A.E.; CAMACHO-B, S.E. & KAUFMANN, M.R. 1975. Regulation of water loss by citrus leaves. Physiol. Plant, 33:62-65.
- HANSEN, G.K. 1974. Resistance to water transport in soil and young wheat plants. Acta Agric. Scand., 24:37-48.
- HARRIS, D.G. 1973. Photosynthesis, diffusion resistance and relative water content of cotton as influenced by induced water stress. Crop Sci., 13:570-572.
- HATCH, M.D. & GLASZIOU, K.T. 1963. Sugar accumulation cycle in sugar cane. II. Relationship of invertase activity to sugar content and growth rate in storage tissue of plants grown in controlled environment. Plant Physiol., 38:344-348.
- HATFIELD, J.L. 1979. Canopy temperatures: the usefulness and reability of remote measurements. Agron. J., 71:889-892.
- HEICHEL, G.H. 1971. Stomatal movements, frequencies, and resistances in two maize varieties differing in photosynthetic capacity. J.Exp.Bot., 22:644-649.
- HEICHEL, G.H. & MUSGRAVE, R.B. 1970. Photosynthetic response to drought in maize. Philipp. Agric., 54:102-114.
- HENSON, I.E.; MAHALAKSHMI, V.; BIDINGER, F.R. & ALAGARSWANY, G. 1982. Osmotic adjustment to water stress in Pearl Millet (Pennisetum americanum L. Leeke) under field conditions. Plant Cell and Environment, 5:147-154.

- HENZELL, R.G.; MCCREE, K.J.; VAN BAVEL, C.H.M. & SCHERTZ, K.F.  
1975. Method for screening sorghum genotypes for stomatal sensitivity to water deficits. Crop Sci., 15:516-518.
- HENZELL, R.G.; MCCREE, K.J.; VAN BAVEL, C.H.M. & SCHERTZ, K.F.  
1976. Sorghum genotype variation in stomatal sensitivity to leaf water deficit. Crop Sci., 16:660-662.
- HILER, E.A. & CLARK, R.N. 1971. Stress day index to characterize effects of water stress on crops yields. Trans. of ASAE, 14:757-761.
- HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol., 24:519-570.
- HSIAO, T.C. & ACEVEDO, E. 1974. Plant responses to water deficits, water use efficiency, and drought resistance. Agric. Meteorol., 14:59-84.
- HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E. & HENDERSON, D.W. 1976a. Water stress, growth, and osmotic adjustment. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B, 273:479-500.
- HSIAO, T.C.; FERERES, E.; ACEVEDO, E. & HENDERSON, D.W. 1976b. Water stress, growth, and osmotic adjustment. Phyl. Trans. R. Soc. Lond. S. B. 373:479-500.
- HSIAO, T.C.; O'TOOLE, J.C.; YAMBAO, E.B.; TURNER, N.C. 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (Oryza sativa L.). Plant Physiol., 75:338-341.
- HULTQUIST, J.H. 1973. Physiologic and morphologic investigations of grain sorghum (Sorghum bicolor L. Moench). PhD

- dissertation. University of Nebraska-Lincoln, Nebraska.
- HUMBERT, R.P. 1980. The growing of sugarcane for energy. Sugar J., 6:19-22.
- IDSO, S.B. 1982. Non-water stressed baselines: A key to measuring and interpreting plant water stress. Agric. Meteorol., 27:59-70.
- IDSO, S.B. & EHRLER, W.L. 1976. Estimating soil moisture in the root zone of crops: a technique adaptable to remote sensing. Geophys. Res. Lett., 3:23-25.
- IDSO, S.B. & REGINATO, R.J. 1982. Leaf diffusion resistance and photosynthesis in cotton as related to a foliage temperature based plant water stress index. Agric. Meteorol., 27:27-34.
- IDSO, S.B.; JACKSON, R.D. & REGINATO, R.J. 1977. Remote sensing of crop yields. Science, 196:19-25.
- IDSO, S.B.; JACKSON, R.D.; PINTER, P.J.Jr.; REGINATO, J. R. & HATFIELD, J.L. 1981. Normalizing the stress-degree - day parameter for environmental variability. Agric. Meteorol., 24:45-55.
- IKE, I.F. 1982. Effect of water deficits on transpiration photosynthesis and leaf conductance in cassava. Physiol. Plant., 55:411-14.
- JACKSON, R.D.; REGINATO, R.J. & IDSO, S.B. 1977. Wheat canopy temperature: a practical tool for water requirements. Water Resour. Res., 13:651-656.

1981. Canopy temperature as a crop water stress indicator. Water Resour. Res., 17:1133-1138.
- JENSEN, C.R. 1981. Influence of soil water stress on wilting and water relations of differently osmotically adjusted wheat plants. New Phytol., 89:15-24.
- JOHNSON, R.R.; FREY, N.M. & MOSS, D.N. 1974. Effect of water stress on photosynthesis and transpiration of flag leaves and spikes of barley and wheat. Crop. Sci., 14:728-731.
- JONES, M.M. & TURNER, N.C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol., 61:122-126.
- JONES, M.M. & RAWSON, H.M. 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance water use efficiency and smotic potential in sorghum. Physiol. Plant., 45:103-111.
- JORDAN, W.R. & RITCHIE, J.T. 1971. Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton. Plant Physiol., 48:783-788.
- JORDAN, W.R.; BROWN, K.W & THOMAS, J.C. 1975. Leaf age as a determinant in stomatal control of water loss from cotton during water stress. Plant Physiol., 56:595-599.
- KANEMASU, E.T. & TANNER, C.B. 1969. Stomatal diffusion resistance of snap beans. I. Influence of leaf-water potential. Plant Physiol., 44:1547-1552.
- KAUFMANN, M.R. 1976. Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress. Plant Physiol., 57:

- 898-901.
- KECK, R.W. & BOYER, J.S. 1974. Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. Plant Physiol., 53:474-479.
- KEENER, M.E. & KIRCHER, P.L. 1983. The use of canopy temperature as an indicator of drought stress in humid regions. Agric. Meteorol., 28:339-349.
- KIRKHAM, M.B.; GARDNER, W.B. & GERLOFF, G.C. 1972. Regulation of cell division and cell enlargement by turgor pressure. Plant Physiol., 49:961-962.
- KOEHLER, P.H.; MOORE, P.H.; JONES, C.A.; DELA CRUZ, A. & MARETZKI, A. 1982. Response of drip-irrigated sugarcane to drought stress. Agron. J., 74:906-911.
- KRAMER, P.J. 1950. Effects of wilting on the subsequent intake of water by plants. Amer. J. Bot., 37:280-284.
- KRAMER, P.J. 1963. Water stress and plant growth. Agron. J., 55:31-35.
- KRAMER, P.J. 1969. Plant and soil water relationships: A modern synthesis. McGraw-Hill Book Co., New York, p. 347-390.
- KRIEG, D.R. 1977. Genotypic differences in photosynthetic activity as related to water stress and yield of sorghum. Tenth Biennial Grain Sorghum Res. Util. Conf., p. 53-54.
- LANDSBERG, J.J. & BUTLER, D.R. 1980. Stomatal response to

Physiol., 3:29-33.

LANGE, O.L.; LOSCH, R.; SCHULZE, E.D. & KAPPEN, L. 1971.

Responses of stomata to changes in humidity. Planta, 100 :  
76-86.

LAWLOR, D.W. & MILFORD, G.F.J. 1973. The effect of sodium  
on water stressed sugarbeet. Ann.Bot., 37:597-604.

LEA, H.Z.; DUNN, G.M.; KOCH, D.W. 1977. Stomatal diffusion  
resistance in three ploidy levels of smooth bromegrass.  
Crop Sci., 17:91-93.

LEVITT, J. & BEN ZAKEN, R. 1975. Effects of small water stres  
ses on cell turgor and intracellular space. Physiol.Plant.,  
34:273-279.

LILLESAND, T.M. & KIEFFER, R.W. 1979. Remote sensing and image  
interpretation. New York, John Wiley, 612 p.

LOCSIN, C.L. 1950. Water, soil and sugarcane. Some considera  
tions on the effect of the 1949 dry season on cane growth.  
Sug. News, 571-574.

LUDLOW, M.M. & NG, T.T. 1976. Effect of water deficit on  
carbon dioxide exchange and leaf elongation rate of Panicum  
maximum var. Trichoglum. Aust. J. Plant Physiol., 3:401 -  
413.

MACKLON, A.E.S. & WEATHERLEY, P.E. 1965. Controlled environ  
ment studies of nature and origins of water deficits  
in plants. New Phytol., 64:414-427.

MATSUDA, K. & RIAZI, A. 1981. Stress-induced osmotic adjust



- ment in growing regions of Barley leaves. Plant Physiol. ,  
68:571-576.
- McCREE, K.J. 1974. Changes in the stomatal response characteristics of grain sorghum produced by water stress during growth. Crop Sci., 14:273-278.
- McCREE, K.J. & DAVIS, S.D. 1974. Effect of water stress and temperature on leaf size and on size and number of epidermal cells in grain sorghum. Crop Sci., 14:751-755.
- MEIDNER, H. & MANSFIELD, T.A. 1968. Physiology of stomata. McGraw-Hill, London, 179 p.
- MEYER, R.F. & BOYER, J.S. 1972. Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. Planta, 108:77-87.
- MICHELENA, V.A. & BOYER, J.S. 1982. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating region of maize leaves. Plant Physiol., 69:1145-1149.
- MILLAR, B.D. & DENMEAD, O.T. 1976. Water relations of wheat leaves in the field. Agron. J., 68:303-307.
- MILLAR, A.A.; GARDNER, W.R. & GOLTZ, S.M. 1971. Internal water status and water transport in seed onion plants. Agon. J., 63:779-784.
- MILLARD, J.P.; JACKSON, R.D.; GOETTELMAN, R.C.; REGINATO, R.J. & IDSO, S.B. 1978. Crop water-stress assessment using an airborne thermal scanner. Photogrametric Engr. and Remote Sensing, 44:77-85.

- leaf water potentials. IV. Quantum yield is reduced. Plant Physiol., 57:704-709.
- MONGELARD, J.C. 1968. The effect of different water regimes on the growth of two sugar cane varieties. IN: Congress of the International Society of Sugar Cane Technologists . Proceedings. p. 643-651.
- MORGAN, J.M. 1977. Changes in diffusive conductance and water potential of wheat plants before and after anthesis. Aust. J. Plant Physiol., 4:75-86.
- NACARAJAH, S. 1975. The relation between photosynthesis and stomatal resistance of each leaf surface in cotton leaves. Physiol. Plant, 34:62-66.
- NAIDU, K.M. & BHAGYALAKSHMI, K.V. 1967. Stomatal movement in relation to drought resistance in sugarcane. Curr. Sci. , 36:555-556.
- NAIDU, K.M. & BHAGYALAKSHMI, K.V. 1973. Relative turgidity and stomatal movement of sugarcane varieties in relation to their drought resistance. Ind.J.Agric. Sci.,43:1016-1019.
- NAIDU, K.M.; VENKATARAMANA, S.; GURURAJA RAO, P.N. 1983. Varietal variation in stomatal conductance and diffusion resistance during moisture stress and recovery in sugarcane. IN: Congress of the International Society of Sugar Cane Technologists, 18, La Habana. Proceedings. p.567-583.
- NAQVI, H.A. & UL-QAYYUM, R. 1973. Effect of drought on sugar cane. Int. Sugar J., 75:168-169.
- NEWMAN, E.I. 1969. Resistance to water flow in soil and plant.

- I. Soil resistance in relation to amount of root: theoretical estimates. J. Appl. Ecol., 6:1-12.
- NULSEN, R.N. 1974. Recovery of corn (Zea mays L.) from severe water stress. MSc. Thesis - University of Guelph, Canada, 46 p.
- NULSEN, R.N. 1976. Water flow through the root of well watered and water stressed corn plants. PhD. Thesis - University of Guelph, Canada, 71 p.
- NULSEN, R.N. & THURTHELL, G.W. 1978. Osmotically induced changes in the pressure-flow relationship of maize root systems. Aust. J. Plant Physiol., 5:469-478.
- O'NEILL, S.D. 1983. Osmotic adjustment and the development of freezing resistance in Fragaria virginiana. Plant Physiol., 72:938-944.
- O'TOOLE, J.C. & CRUZ, R.T. 1980. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. Plant Physiol., 65:428-32.
- O'TOOLE, J.C. & TOMAR, V.S. 1982. Transpiration, leaf temperature and water potential of rice and barnyard grass in flooded fields. Agric. Meteorol., 26:285-296.
- O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T.; SINGH, T.N. 1979. Leaf rolling and transpiration. Plant Sci. Letters, 16:111-14.
- PALLAS, J.E.; MICHEL, B.E. & HARRIS, D.G. 1967. Photosynthesis transpiration, leaf temperature and stomatal activity of cotton plants under varying water potentials. Plant Physiol. 42:76-88.

- PALMER, J.H. 1965. Diurnal variation on leaf and boll temperatures of irrigated cotton grown under two soil moisture regimes in a semi-arid climate. Agric. Meteorol., 4:39-54.
- POSPÍSILOVÁ, J. 1974. Water potential, water saturation deficit and their relationship in leaves of different insertion leaves. Biol. Plant., 16:140-143.
- RAWSON, H.M.; BEGG, J.E. & WOODWARD, R.G. 1977. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of leaves of several plant species. Planta, 134:5-10.
- RAWSON, H.M.; TURNER, N.C. & BEGG, J.E. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. IV. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of leaves. Aust. J. Plant Physiol. , 5:179-194.
- REICHARDT, K. & LIBARDI, P.L. 1976. A água, o solo e a planta. Water, soil and the plant. São Paulo, EPU-EDUSP. 170 p.
- REICOSKY, D.C. & RITCHIE, J.T. 1976. Relative importance of soil resistance in root water absorption. Soil Sci. Soc. of Am. J., 40:293-297.
- REICOSKY, D.C.; DEATON, D.E. & PARSONS, J.E. 1980. Canopy-air temperatures and evapotranspiration from irrigated and stressed soybeans. Agric. Meteorol., 2:21-35.
- RITCHIE, J.T. & BURNETT, E. 1971. Dryland evaporative flux in a subhumid climate. II. Plant influences. Agron.J., 63:56-62.

- RUF, R.H. Jr.; ECKERT, R.E. Jr. & GIFFORD, R.O. 1967. Components of osmotic adjustment of plants to rapid changes in root medium osmotic pressure. Soil Sci., 104:159-162.
- SANCHEZ-DIAZ, M.F. & KRAMER, P.J. 1971. Behavior of corn and sorghum under water stress and during recovery. Plant Physiol., 48:613-616.
- SANCHEZ-DIAZ, M.F. & KRAMER, P.J. 1973. Turgor differences and water stress in maize and sorghum leaves during drought and recovery. J.Exp.Bot., 24:511-515.
- SANCHEZ-DIAZ, M.F. & MOONEY, H.A. 1979. Resistance to water transfer in desert shrubs native to Death Valley, California. Physiol. Plant., 46:139-146.
- SCOTT, H.D.; JUNG, P.K. & FERGUSON, J.A. 1981. A comparison of soybean leaf water potential and leaf temperature under progressive drought. Agron. J., 73:574-576.
- SHEARMAN, L.L.; EASTIN, J.D.; SULLIVAN, C.Y. & KINBACHER, E.J. 1972. Carbon dioxide exchange in water stressed sorghum. Crop Sci., 12:406-409.
- SINGH, M.K. & SASAHARA, T. 1981. Photosynthesis and transpiration in rice as influenced by soil moisture and air humidity. Ann. Bot., 48:513-518.
- SINGH, P. & KANEMASU, E.T. 1983. Leaf and canopy temperatures of pearl millet genotypes under irrigated and nonirrigated conditions. Agron. J., 75:497-501.
- SIONIT, N. & KRAMER, P.J. 1976. Water potential and stomatal resistance of sunflower and soybean subjected to water

- stress during various growth stages. Plant Physiol., 58: 537-540.
- SIONIT, N. & KRAMER, P.J. 1977. Effect of water stress during different stages of growth of soybeans. Agron.J., 69:274-278.
- SLATYER, R.O. 1967. Plant water relationships. London, Academic Press. 366 p.
- SLATYER, R.O. 1969. Physiological significance of internal water relations to crop yield. IN: J.D. EASTIN, F.A. HASKINS, C.Y. SULLIVAN, and C.H.M. Van Bavel (eds.). Physiological aspects of crop yield. ASA-CSSA. Madison Wisconsin, USA.
- SLATYER, R.O. 1973. Effects of short periods of water stress on leaf photosynthesis. IN: SLATYER, R.O. (ed.). Plant responses to climatic factors, Proc. Uppsala, Symp., pp. 271-276.
- SLAVIK, B. 1958. The influence of water deficit on transpiration. Physiol. Plant., 11:524-536.
- SQUIRE, G.R. 1979. The response of stomata of Pearl Millet (Pennisetum typhoides S. and H.) to atmospheric humidity. J.Exp. Bot., 30:925-933.
- STOCKER, R. & WEATHERLEY, P.E. 1971. The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. New Phytol., 70:547-554.
- STONE, L.R. & KANEMASU, E.T. 1975. Grain sorghum canopy temperature as influenced by clouds. Remote Sensing of

Environment, 4:177-181.

- STOUT, D.G. & SIMPSON, G.M. 1978. Drought resistance of sorghum-bicolor. I. Drought avoidance mechanisms related to leaf water status. Can. J. Plant.Sci., 58:213-224.
- SUBBARAMAYYA, I. & RUPA KUMAR, K. 1980. Crop-Weather relationships of sugarcane and yield prediction in Northeast Andhra Pradesh, India. Agric. Meteorol., 21:265-279.
- SULLIVAN, C.Y. & EASTIN, J.D. 1974. Plant physiological responses to water stress. Agric. Meteorol., 14:113-127.
- SUTHERLAND, R.A. & BARTHOLIC, J.F. 1977. Significance of vegetation in interpreting thermal radiation from a terrestrial surface. J. Appl. Meteorol., 16:759-763.
- TANIMOTO, T. & NICKELL, L.G. 1965. Estimation of drought resistance of sugarcane varieties. IN: Congress of the International Society of Sugar Cane Technologists. Proceedings. p. 893-897.
- TANNER, C.B. 1963. Plant temperatures. Agron. J., 55:210-211.
- TEARE, I.D. & KANEMASU, E.T. 1972. Stomatal diffusion resistance and water potential of soybean and sorghum leaves. New Phytol., 71:805-810.
- THOMAS, J.C.; BROWN, K.W. & JORDAN, W.R. 1976. Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. Agron. J., 68:706-708.
- TROUGHTON, J.H. 1979. Plant water status and carbon dioxide exchange of cotton leaves. Aust. J. Biol. Sci., 22:289-302.

- TURNER, N.C. 1974. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. II. At low soil water potential. Plant Physiol., 53:360-365.
- TURNER, N.C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. IN: MUSSEL, H. & STAPLES, R. C. (eds.). Stress Physiology in Crop Plants. New York, John Wiley e Sons. 343-372.
- TURNER, N.C. & BEGG, J.E. 1973. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. I. At high soil water potential. Plant Physiol., 51:31-36.
- TURNER, N.C. & JONES, M.M. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. IN: TURNER, N.C. & KRAMER, P.J. (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. New York Wiley-Interscience Publication.
- TURNER, N.C.; BEGG, J.E. & TONNET, M.L. 1978. Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata close. Aust. J. Plant Physiol., 5:597-608.
- VAN BAVEL, C.H.M & EHRLER, W.L. 1968. Water loss from a sorghum field and stomatal control. Agron.J., 60:84-86.
- VAN DEN HONERT, T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. Discuss. Faraday Soc., 3:146-153.
- VIQUEIRA, L; GOMEZ, L.; RODRIGUEZ, C. 1983. Effect of water deficiency on two sugarcane varieties. IN: Congress of the International Society of Sugarcane Technologists, 18 th. Proceedings, v. 1, p. 520-656.



- WAGGONER, P.E. & SHAW, R.N. 1952. Temperature of potato and tomato leaves. Plant Physiol., 27:710-724.
- WAGGONER, P.E. & ZELITCH, I. 1965. Transpiration and the stomata of leaves. Science, 150:1413-1420.
- WALKER, G.K. & HATFIELD, J.T. 1983. Stress measurement using foliage temperatures. Agron. J., 75:623-629.
- WATTS, W.R. 1974. Leaf extension in Zea mays. III. Field measurements of leaf extension in response to temperature and leaf water potential. J. Exp. Bot., 25:1085-1096.
- WEATHERLY, P.E. 1970. Some aspects of water relations. Adv. Bot. Res., 3:171-206.
- WIEBELT, J.A. & HENDERSON, J.B. 1978. Theoretical thermal modelling of a leaf with experimental verification. Agric. Meteorol., 19:101-111.
- WIEGAND, C.L. & NAMKEN, L.N. 1966. Influence of plant moisture stress, solar radiation and air temperature on cotton leaf temperature. Agron. J., 58:582-586.
- ZABADAL, T.J. 1974. A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves. Plant Physiol., 53:125-127.
- ZIMMERMAN, U. 1978. Physics of turgor and osmoregulation. Ann. Rev. Plant Physiol., 29:121-148.