

EFICIÊNCIA DE CONVERSÃO E COEFICIENTE DE MANUTENÇÃO DA PLANTA INTEIRA, DAS RAÍZES E DA PARTE AÉREA EM MILHO E ARROZ SUBMETIDOS AO ESTRESSE DE ALUMÍNIO¹

EDUARDO CARUSO MACHADO² e ANTONIO ROBERTO PEREIRA³

RESUMO - Determinou-se o efeito do alumínio (Al) sobre a eficiência de conversão e o coeficiente de manutenção da planta inteira, das raízes e da parte aérea, separadamente, em duas cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.), IAC-165 (tolerante) e IAC-899 (sensível) e em dois híbridos de milho (*Zea mays* L.), HS1227 (tolerante) e HS7777 (sensível), através do balanço de carbono. Nas cultivares sensíveis o Al causou queda de 20% na produção fotos-sintética bruta, enquanto que nas tolerantes tal efeito foi desprezível. Sob estresse de Al, em todas cultivares a respiração da planta, das raízes e da parte aérea foram menores, em comparação às plantas sem estresse. A eficiência de conversão das raízes (Y_R), em todas cultivares tratadas com Al, sofreu acréscimos entre 12 e 16%, enquanto que a eficiência de conversão da parte aérea (Y_A) não foi afetada. Não se obteve evidências para relacionar Y_R , Y_A e o coeficiente de manutenção com tolerância ao Al.

Termos para indexação: balanço de carbono, fotossíntese, respiração de plantas, tolerância ao Al.

CONVERSION EFFICIENCY AND MAINTENANCE COEFFICIENT IN THE WHOLE PLANT, ROOTS AND TOPS IN MAIZE AND RICE UNDER ALUMINUM STRESS

ABSTRACT - The effects of aluminum (Al) on the conversion efficiency and maintenance respiration coefficient of whole structure plants and their organs, roots and tops, were studied in two rice cultivars (*Oryza sativa* L.), IAC-165 (tolerant) and IAC-899 (sensitive), and two maize hybrids (*Zea mays* L.), HS1227 (tolerant) and HS7777 (sensitive), through the carbon balance technique. Under Al stress the sensitive cultivars had a reduction of approximately 20% in the gross photosynthesis production and growth rate; for the tolerant plants such parameters practically were not affected. Under Al stress, all cultivars, both sensitive and tolerant, had the plants, roots and tops' respirations reduced in comparison with the non stressed ones. The root conversion efficiency (Y_R), in all cultivars under Al stress, increased by 12% to 16%, while the top conversion efficiency (Y_A) practically was not affected. The increase in Y_R was about the same, both for tolerant and non tolerant cultivars, and for such it was not possible to use it for screening plants. The maintenance respiration coefficient also showed no relationships with tolerance to Al toxicity.

Index terms: carbon balance, photosynthesis, plant respiration, aluminum tolerance.

¹ Aceito para publicação em 14 de dezembro de 1989.

² Eng.-Agr., Dr., Seção de Fisiologia, Instituto Agronômico de Campinas (IAC), Caixa Postal 28, CEP 13001, Campinas, SP. Bolsista do CNPq.

³ Eng.-Agr., Ph.D., Seção de Climatologia Agrícola e CCIAC, IAC.

INTRODUÇÃO

A presença e ação tóxica do alumínio (Al) em solos ácidos prejudica tanto o crescimento como a produtividade das culturas em extensas

áreas do território brasileiro (Olmos & Camargo 1976). Uma alternativa para melhorar o desempenho das plantas em tais solos é a utilização de cultivares tolerantes à ação tóxica do Al (Foy 1983a, b). Evidências experimentais indicam a existência de diferenças quanto à tolerância ao Al, tanto entre espécies como entre cultivares da mesma espécie (Foy 1983a, b, Furlani & Hanna 1984). Tais diferenças possibilitam a utilização de genótipos tolerantes em programas de melhoramento (Foy 1983a, b). No entanto, os mecanismos de ação tóxica e os que condicionam a tolerância ao Al não estão elucidados, sendo associados a vários processos fisiológicos e metabólicos. A fisiologia comparada de cultivares tolerantes e sensíveis de mesma espécie é uma das formas adequadas para estudar os mecanismos de tolerância.

Entre os processos afetados pelo Al incluem-se a fotossíntese e a respiração (Huck 1972, Rodrigues 1979, Cambraia et al. 1983b, Ohki 1986). Em sorgo e trigo, a taxa de fotossíntese diminui com o aumento na concentração de Al no meio de cultivo, resultando em menor crescimento (Cambraia et al. 1983b, Ohki 1986). Tal efeito é mais acentuado em cultivares sensíveis. Em estilosantes, as taxas de respiração e de crescimento diminuem com a presença de Al na solução nutritiva (Rodrigues 1979).

Embora fotossíntese, respiração e crescimento sejam processos interdependentes (Bevers 1970, McCree 1970, Thornley 1970), raros são os estudos do efeito conjunto do Al sobre estes processos.

Este trabalho teve como objetivo determinar os efeitos do estresse de Al sobre a interação existente entre fotossíntese, respiração e crescimento em plantas com metabolismo C_3 e C_4 .

MATERIAL E MÉTODOS

Teoria

Do produto bruto da fotossíntese, uma fração é utilizada no crescimento, outra na manutenção da integridade celular, e outra é oxidada a CO_2 e H_2O

pela respiração. Thornley (1970) desenvolveu uma equação para o balanço de carbono (C) na planta, demonstrando que a taxa de crescimento ($\Delta P/\Delta t$) é proporcional ao produto da eficiência de conversão (Y) com a diferença entre o produto bruto da fotossíntese ($\Delta S/\Delta t$) e os custos de manutenção ($M \cdot P$), isto é:

$$\Delta P/\Delta t = Y \cdot (\Delta S/\Delta t - M \cdot P), \quad (1)$$

onde M é o coeficiente de respiração de manutenção, e P, a fitomassa seca. Tal modelo é válido tanto para a planta inteira como para seus órgãos separadamente. No caso de um órgão, $\Delta S/\Delta t$ representa o substrato translocado e disponível para esse órgão.

A eficiência de conversão é definida pela razão entre a quantidade de fitomassa formada e a quantidade de substrato disponível para o crescimento (Thornley 1970):

$$Y = \Delta P/(\Delta P + \Delta S_S), \quad (2)$$

onde ΔS_S representa a fração do substrato que é oxidada para prover a energia necessária à biossíntese de ΔP .

O coeficiente de respiração de manutenção é descrito por (Thornley 1970):

$$M = (\Delta S_M/\Delta t)/P, \quad (3)$$

que representa a fração de substrato que é respirada ($\Delta S_M/\Delta t$) para suprir energia aos processos de manutenção por unidade de fitomassa já existente.

Os parâmetros ΔP e ΔS são obtidos através de medidas contínuas dos fluxos diários de CO_2 em plantas intactas, em períodos alternados de luz e escuro (McCree 1982, Machado & Pereira 1990b).

Obtenção e crescimento das plantas

Foram utilizados dois híbridos simples de milho, HS1227 e HS7777, e duas cultivares de arroz, IAC-165 e IAC-899. As cultivares IAC-165 e HS1227 são tolerantes, enquanto 'IAC-899' e 'HS7777' são sensíveis ao Al (Furlani & Hanna 1984). 'HS1227', do tipo duro, é produto do cruzamento de duas linhagens de cateto; e o 'HS7777', do tipo dentado, foi sintetizado a partir de linhas provenientes do germoplasma Tuxpeño e San Luis Potosí (Silva et al. 1974). A cultivar IAC-165 é produto do cruzamento de Dourado Precoce x IAC-1246, e a cultivar IAC-899, originária de IR-665-23-3-1 (São Paulo. 1982).

As sementes foram germinadas em papel toalha embebido em água a $29^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$. Após a germinação (milho, quatro dias; arroz, seis dias) as plântulas foram transplantadas para recipientes com solução nutritiva, com ou sem Al, permanecendo em câmara de crescimento com temperatura de $29^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$, fotoperíodo de 12 horas, densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF) de $400 \mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ e umidade relativa do ar de 50% a 60%, até o 15º dia após a germinação, para o milho, e 19º para o arroz.

A composição da solução nutritiva modificada, de Furlani & Hanna (1984), foi de (mg/l): 142,1 de Ca; 87 de K; 20 de Mg; 148,2 de N-NO_3^- ; 18,4 de N-NH_4^+ ; 4,0 de P; 0,178 de B; 1,5 de Fe; 0,139 de Mn; 0,052 de Mo; 0,160 de Zn e 0,025 de Cu. Nas plantas submetidas ao estresse foram adicionados 1,5 ml de solução de Al por litro de solução nutritiva, para o milho, e 3,0 ml/l, para o arroz. A solução de Al continha 3,0 mg de Al/ml, preparada com $\text{AlK}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ (52,77 g/l). Isto é, a concentração de Al foi de 4,5 mg/l e 9,0 mg/l de solução nutritiva, respectivamente, para o milho e arroz, sendo suficientes para alterar o metabolismo das plantas (Furlani & Hanna 1984). O pH da solução foi mantido ao redor de 4,5.

Balanco de carbono

No 15º (milho) e 19º (arroz) dias após a germinação, as plantas foram transferidas para um conjunto de três câmaras de trocas gasosas e ali permaneceram por quatro dias, onde se quantificou o balanço de C. Detalhes do sistema de medidas e cálculos do balanço de C são apresentados por Machado & Pereira (1990a, b). Na transferência das plantas para as câmaras de trocas gasosas a solução nutritiva foi renovada.

Nos dois primeiros dias de permanência nas câmaras de trocas gasosas as condições foram as seguintes: alta DFFF = $1.000 \mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$; fotoperíodo = 12 horas; temperatura do ar = 29°C e umidade relativa do ar = 80%. Em alta DFFF as plantas cresceram ativamente, isto é, $\Delta P > 0$. No terceiro e quarto dia, a DFFF foi diminuída para 100 (arroz) e $85 \mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ (milho). Em baixa DFFF, o influxo fotossintético diário de CO_2 foi aproximadamente igual ao efluxo respiratório de CO_2 , isto é, o balanço de C foi nulo ($\Delta P/\Delta t = 0$; $\Delta S/\Delta t = M \cdot P$), representando o estado de manutenção (McCree 1982). As medidas do fluxo de CO_2 foram efetuadas no segundo (alta DFFF) e no quarto dias (baixa DFFF),

após um dia de adaptação às novas condições. Os fluxos de CO_2 de cada órgão, raízes e parte aérea, foram continuamente medidos por um IRGA (Infra Red Gas Analyser). A partir das medidas dos fluxos de CO_2 foram estimados os incrementos de fitomassa e as quantidades de substrato disponível para a planta inteira, para as raízes e para a parte aérea, nos períodos de alta e baixa DFFF.

Os coeficientes Y e M foram estimados através das relações seguintes, (McCree 1982):

$$Y = \{(\Delta P_J/\Delta t)_1 - (\Delta P_J/\Delta t)_2\} / \{(\Delta S_J/\Delta t)_1 - (\Delta S_J/\Delta t)_2\}, \quad (4)$$

e

$$M = \{(\Delta S_J/\Delta t)_2 - (1/Y_J)(\Delta P_J/\Delta t)_2\} / P, \quad (5)$$

onde o subscrito 1 indica período de alta DFFF; 2, o de baixa DFFF, e J = T, planta inteira; J = R, raízes, e J = A, parte aérea.

O balanço de C foi efetuado em nove plantas/câmara, com duas repetições para o arroz, e uma planta/câmara, com seis repetições para o milho. Os valores de Y e M foram analisados estatisticamente segundo o esquema fatorial 2×2 , com seis e duas repetições, respectivamente, para o milho e arroz, utilizando-se o teste de Duncan ao nível de 5% para comparação das médias.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os componentes do balanço de C da planta inteira e de suas partes aérea e radicular sob duas condições de irradiância (alta e baixa DFFF), para os dois híbridos simples de milho e duas cultivares de arroz, com ou sem estresse de Al, são apresentados na Tabela 1.

Em todas as cultivares e tratamentos, sob alta DFFF, os balanços de C da planta e de seus órgãos, separadamente, foram positivos, isto é, houve ganho de C e, conseqüentemente, incremento de fitomassa (Tabela 1). Em baixa DFFF, a respiração praticamente contrabalançou o ganho diário de substrato fotossintetizado; conseqüentemente, o crescimento foi nulo, atingindo, segundo McCree (1982), o estado de manutenção.

TABELA 1. Componentes do balanço de carbono (BC) de dois híbridos de milho e de duas cultivares de arroz, crescidas em solução nutritiva com ou sem alumínio (Al), em duas condições de irradiância: alta DFFF (1.000 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$) e baixa DFFF (arroz = 100 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$; milho = 85 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$). Fotoperíodo = 12 horas, temperatura = 29°C e umidade relativa do ar = 80%.

Componentes do BC	Milho				Arroz			
	HS1227		HS7777		IAC-165		IAC-899	
	Sem Al	Com Al						
mg CO ₂ /planta por vaso.dia								
(a)	(b)							
$\Delta\text{P}_{\text{T1}}$	218,0 (65,2)	220,5 (26,5)	393,5 (74,8)	311,5 (58,9)	415,1 (17,0)	452,0 (10,9)	306,5 (43,4)	254,0 (11,0)
$\Delta\text{P}_{\text{T2}}$	-3,2 (2,2)	15,1 (12,8)	22,9 (16,1)	8,7 (15,8)	1,8 (6,6)	13,8 (11,6)	9,7 (10,7)	10,2 (3,2)
$\Delta\text{S}_{\text{T1}}$	348,3 (65,7)	320,4 (26,4)	585,8 (87,9)	445,4 (72,6)	671,0 (16,0)	663,7 (11,8)	474,0 (56,1)	388,2 (13,4)
$\Delta\text{S}_{\text{T2}}$	59,1 (21,0)	52,1 (16,6)	83,0 (18,7)	66,4 (17,7)	120,2 (15,1)	123,4 (13,2)	86,5 (5,8)	76,7 (0,4)
R_{T1}	130,3 (11,5)	99,9 (5,9)	192,3 (28,8)	133,9 (14,8)	255,9 (1,1)	211,7 (0,9)	167,5 (15,2)	134,2 (7,2)
R_{T2}	62,3 (4,5)	37,0 (6,3)	60,1 (5,6)	57,7 (6,0)	118,4 (8,5)	109,6 (1,6)	76,8 (4,9)	66,5 (2,8)
mg CO ₂ /raízes por vaso.dia								
$\Delta\text{P}_{\text{R1}}$	32,5 (9,7)	43,9 (5,3)	93,2 (17,7)	86,3 (16,3)	81,5 (3,4)	101,7 (2,4)	47,6 (6,2)	42,5 (1,6)
$\Delta\text{P}_{\text{R2}}$	-0,5 (3,3)	3,0 (2,5)	5,4 (3,8)	2,4 (4,4)	0,4 (1,3)	3,2 (2,7)	0,7 (1,7)	1,7 (0,5)
$\Delta\text{S}_{\text{R1}}$	82,7 (11,0)	85,0 (7,0)	163,7 (22,7)	139,5 (19,1)	176,6 (5,7)	183,3 (1,2)	124,9 (11,9)	100,3 (5,0)
$\Delta\text{S}_{\text{R2}}$	18,7 (2,9)	16,0 (3,6)	24,9 (5,3)	23,1 (6,3)	61,8 (6,6)	61,0 (2,3)	46,5 (0,2)	38,0 (0,7)
R_{R1}	50,2 (4,0)	41,1 (4,7)	70,5 (6,2)	53,2 (3,6)	95,1 (2,4)	81,6 (1,2)	77,3 (5,6)	57,8 (3,4)
R_{R2}	19,2 (3,6)	13,0 (3,0)	19,5 (3,7)	20,7 (5,0)	61,4 (5,3)	57,8 (0,4)	45,8 (1,5)	36,3 (1,2)
mg CO ₂ /parte aérea por vaso.dia								
$\Delta\text{P}_{\text{A1}}$	185,5 (55,5)	176,6 (21,2)	300,3 (57,1)	225,2 (42,6)	333,6 (13,7)	350,3 (8,4)	258,9 (34,5)	211,5 (9,1)
$\Delta\text{P}_{\text{A2}}$	-2,7 (19,0)	12,1 (10,2)	17,5 (12,3)	6,3 (11,4)	1,4 (5,3)	10,6 (9,2)	9,0 (8,2)	8,5 (2,7)

TABELA 1. Continuação.

Componentes do BC	Milho				Arroz			
	HS1227		HS7777		IAC-165		IAC-899	
	Sem Al	Com Al						
ΔS_{A1}	265,6 (55,0)	235,4 (21,1)	422,1 (65,5)	305,9 (53,6)	494,4 (10,3)	480,4 (10,5)	349,1 (43,3)	287,9 (13,1)
ΔS_{A2}	40,0 (19,9)	36,1 (14,5)	58,1 (14,7)	43,3 (12,9)	58,4 (8,5)	62,4 (11,1)	40,0 (5,6)	38,7 (1,1)
R_{A1}	80,1 (8,1)	58,8 (5,5)	121,8 (24,2)	80,7 (11,9)	160,8 (3,4)	130,1 (2,1)	90,2 (9,8)	76,4 (4,0)
R_{A2}	43,1 (3,6)	24,0 (5,0)	40,6 (4,2)	37,0 (2,2)	57,0 (3,2)	51,8 (1,9)	31,0 (3,4)	30,2 (1,6)

(a) Os subscritos 1 e 2 indicam, respectivamente, alta e baixa DFFF; ΔP_T , ΔP_R e ΔP_A , indicam incremento diário de fitomassa, respectivamente, da planta, das raízes e da parte aérea; ΔS_T , ΔS_R e ΔS_A , indicam substrato fotossintetizado disponível, respectivamente, para planta, para as raízes e para parte aérea; R_T , R_R e R_A , indicam respiração diária, respectivamente, da planta, das raízes e da parte aérea.

(b) Números entre parênteses indicam o desvio padrão.

Em alta DFFF, sob estresse de Al, as cultivares HS7777 (milho) e IAC-899 (arroz), consideradas sensíveis, apresentaram redução tanto no incremento de fitomassa da planta (ΔP_{T1}), das raízes (ΔP_{R1}) e da parte aérea (ΔP_{A1}) como na quantidade de substrato disponível (ΔS_{T1} , ΔS_{R1} e ΔS_{A1}), em relação às plantas sem estresse (Tabela 1). A redução na taxa de incremento de fitomassa nas plantas sob estresse de Al foi decorrente, em parte, do decréscimo na produção fotossintética bruta. Reduções nas taxas de fotossíntese e de crescimento, em sorgo e trigo submetidos ao estresse de Al, também foram observadas por Cambraia et al. (1983b) e por Ohki (1986). Cambraia et al. (1983b) sugeriram que a redução nas atividades das enzimas catalase e polifenoloxidase, com conseqüente acúmulo de H_2O_2 , podem afetar a fotossíntese e a respiração.

Nas cultivares HS1227 (milho) e IAC-165 (arroz) consideradas tolerantes, a presença de Al na solução nutritiva não afetou significativamente nem a produção fotossintética nem

a taxa de incremento de fitomassa, visto que, ΔP_{T1} , ΔP_{R1} e ΔP_{A1} foram semelhantes às das plantas não submetidas ao estresse (Tabela 1). Tais resultados corroboram os obtidos por Furlani & Hanna (1984), que mostraram que 'HS1227' e 'IAC-165' são tolerantes ao Al. Porém, em todas as cultivares, sensíveis ou tolerantes, a presença do Al na solução nutritiva provocou, com maior ou menor intensidade, sintomas característicos de toxicidade, principalmente nas raízes. Apesar de as cultivares tolerantes não terem apresentado queda na produção fotossintética e de fitomassa, em curto período experimental, talvez a continuidade do estresse por períodos mais longos, também seja prejudicial a esses processos.

Sob estresse de Al, independentemente da espécie ou cultivar, a respiração da planta foi menor (Tabela 1), consumindo relativamente menor fração do substrato fotossintetizado bruto $\{R_T(\Delta S_T/\Delta t)^{-1} \cdot 100\}$ do que nas plantas sob estresse (Tabela 2). Reduções na respiração e no consumo relativo do substrato disponível à planta decorreram das reduções obser-

TABELA 2. Consumo relativo de substrato disponível, pela respiração, em duas cultivares de arroz (IAC-165 e IAC-899) e dois híbridos de milho (HS1227 e HS7777), crescidos em solução nutritiva com (+Al) ou sem Al (-Al). Fotoperíodo = 12 horas, irradiância = 1.000 $\mu\text{E}/\text{m}^2\cdot\text{s}$, temperatura = 29°C e umidade relativa do ar = 80%.

Parâmetros	Cultivar							
	IAC-165		IAC-899		HS1227		HS7777	
	-Al	+Al	-Al	+Al	-Al	+Al	-Al	+Al
$R_T(\Delta S_T/\Delta t)^{-1} 100^a$	38,2	31,9	35,4	34,6	37,4	31,2	32,8	30,0
$R_R(\Delta S_R/\Delta t)^{-1} 100$	53,9	44,5	61,9	57,6	60,7	48,4	43,1	38,1
$R_A(\Delta S_A/\Delta t)^{-1} 100$	32,5	27,1	25,8	26,5	30,2	25,0	28,9	26,3

(a) Onde R_T , R_A e R_R representam, respectivamente, a respiração da planta inteira, da parte aérea e das raízes; ΔS_T , ΔS_A e ΔS_R representam, respectivamente, o substrato disponível para planta inteira, para a parte aérea e para as raízes.

vadas na parte aérea e, principalmente, nas raízes (Tabelas 1 e 2). Portanto, em relação à respiração, tanto as cultivares tolerantes como as sensíveis foram indistintamente afetadas, o que concorda com as observações de Clarkson (1966, 1969), Huck (1972) e Rodrigues (1979). Enzimas relacionadas com a respiração, tais como, desidrogenase de isocitrato (Anderson & Evans 1956), hexoquinase (Clarkson 1969) e ATPases (Woolhouse 1969, Cambraia & Calbo 1980), têm suas atividades parcialmente inibidas em plantas sob estresse de Al. O Al parece interferir também na utilização do ATP na fosforilação de hexoses, acarretando queda na taxa de respiração (Rorison 1965, Clarkson 1969). Porém, a incubação de raízes de plantas tratadas com Al, com intermediários da respiração (glicose-6-P, frutose-1, 6-bisfosfato e succinato), não revertem os efeitos do Al sobre a respiração (Rodrigues 1979).

Independentemente do tratamento, o consumo relativo de substrato pela respiração da parte radicular $\{R_R(\Delta S_R/\Delta t)^{-1} \cdot 100\}$ foi maior que o da parte aérea $\{R_A(\Delta S_A/\Delta t)^{-1} \cdot 100\}$ em todas as cultivares (Tabela 2), o que mostra que a partir da mesma quantidade de substrato houve maior crescimento da parte aérea. Re-

sultados semelhantes também foram relatados por Yamaguchi (1978) e Machado & Pereira (1990a). Tal comportamento teve reflexos sobre os coeficientes respiratórios. Isto é, em todos os tratamentos, observou-se que a eficiência de conversão da parte aérea (Y_A) foi maior que a das raízes (Y_R), exceto em 'IAC-165' sob estresse de Al, onde $Y_A = Y_R$ (Tabelas 3 e 4); enquanto que o coeficiente de respiração de manutenção das raízes (M_R) foi maior que da parte aérea (M_A) (Tabelas 5 e 6). Resultados semelhantes foram relatados por Hansen & Jensen (1977), Yamaguchi (1978), Szaniawski (1981), Machado & Pereira (1990b), indicando que diferentes funções fisiológicas dos diversos órgãos influem na eficiência de utilização da energia gerada pela respiração. Sugere-se que redução na eficiência das raízes esteja relacionada com sua função na absorção iônica (Szaniawski 1981, Lambers et al. 1983 e Machado & Pereira 1990b). A absorção iônica é um processo ativo que utiliza entre 15% e 60% da energia produzida pela respiração das raízes (Veen 1981, Werf et al. 1988). Porém, com a metodologia aqui adotada, não foi possível separar um terceiro termo da respiração, relacionado com a absorção iônica, ficando este, possivelmente, imbutido nas estimativas de Y_R e M_R ,

com conseqüente decréscimo na eficiência global das raízes (Machado & Pereira 1990b).

Sem estresse de Al, independentemente da espécie, os valores da eficiência de conversão da planta (Y_T) foram semelhantes (ao redor de 0,75), e os valores de Y_A apresentaram pequenas diferenças em geral não-significativas (Tabelas 3 e 4). Porém, Y_R variou tanto entre espécies como dentro da mesma espécie, o que

concorda com os resultados de Lambers & Steingrover (1978), Lambers et al. (1978), Lambers (1979), e Machado & Pereira 1990b).

Sob estresse de Al, observou-se tendência de a eficiência de conversão da planta (Y_T) ser maior que naquelas sem estresse (Tabelas 3 e 4). Tal tendência foi mais evidente em relação às raízes, onde Y_R teve acréscimos entre 12% e 16%, em relação às plantas sem estres-

TABELA 3. Eficiência de conversão da planta (Y_T), das raízes (Y_R) e da parte aérea (Y_A), em duas cultivares de arroz crescidas em solução nutritiva com ou sem Al (9 mg de Al/l de solução).

Cultivar	Tratamento		
	Sem Al	Com Al	Média
Y_T (mgCO ₂ /mgCO ₂)			
IAC-165	0,75 Ba ¹	0,81 Aa	0,78 a
IAC-899	0,76 Aa	0,78 Aa	0,77 a
Média	0,76 B	0,79 A	
CV = 1,9%			
Y_R (mgCO ₂ /mgCO ₂)			
IAC-165	0,71 Ba	0,81 Aa	0,76 a
IAC-899	0,59 Bb	0,66 Ab	0,62 b
Média	0,65 B	0,73 A	
CV = 3,0%			
Y_A (mgCO ₂ /mgCO ₂)			
IAC-165	0,77 Bb	0,81 Aa	0,79 b
IAC-899	0,81 Aa	0,82 Aa	0,82 a
Média	0,79 B	0,81 A	
CV = 1,3%			

¹ As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

TABELA 4. Eficiência de conversão da planta (Y_T), das raízes (Y_R) e da parte aérea (Y_A), em dois híbridos de milho crescidos em solução nutritiva com ou sem Al (4,5 mg de Al/l de solução).

Cultivar	Tratamento		
	Sem Al	Com Al	Média
Y_T (mgCO ₂ /mgCO ₂)			
HS1227	0,76 Aa ¹	0,76 Aa	0,76 a
HS7777	0,74 Ba	0,80 Aa	0,77 a
Média	0,75 B	0,78 A	
CV = 4,6%			
Y_R (mgCO ₂ /mgCO ₂)			
HS1227	0,51 Bb	0,59 Ab	0,55 b
HS7777	0,63 Ba	0,72 Aa	0,67 a
Média	0,57 B	0,65 A	
CV = 7,0%			
Y_A (mgCO ₂ /mgCO ₂)			
HS1227	0,82 Aa	0,82 Aa	0,82 A
HS7777	0,78 Aa	0,84 Aa	0,81 a
Média	0,80 A	0,83 A	
CV = 5,8%			

¹ As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

TABELA 5. Coeficiente de respiração de manutenção da planta (M_T), das raízes (M_R) e da parte aérea (M_A), em duas cultivares de arroz crescidas em solução nutritiva com ou sem Al (9 mg de Al/l de solução).

Cultivar	Tratamento		
	Sem Al	Com Al	Média
M_T (mgCO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)			
IAC-165	85,4 Aa ¹	80,2 Aa	82,8 a
IAC-899	87,7 Aa	86,1 Aa	86,9 a
Média	86,5 A	83,1 A	
CV = 3,2%			
M_R (mgCO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)			
IAC-165	187,4 Aa	150,8 Aa	169,1 a
IAC-899	222,4 Aa	168,9 Aa	195,7 a
Média	204,9 A	159,9 B	
CV = 11,5%			
M_A (mgCO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)			
IAC-165	53,8 Aa	52,3 Aa	53,1 a
IAC-899	46,2 Bb	53,2 Aa	49,7 a
Média	50,0 A	52,9 A	
CV = 11,5%			

¹ As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

se; enquanto que em Y_A os aumentos, quando ocorreram, foram pequenos.

O aumento de Y_R foi da mesma ordem de grandeza tanto nas cultivares tolerantes (IAC-165 e HS1227) como nas sensíveis (IAC-899 e HS7777). Portanto, aparentemente não ocorreu comportamento diferencial que permitisse relacionar tolerância ao Al com eficiência de conversão no período inicial de crescimento, quando as plantas foram analisadas.

TABELA 6. Coeficiente de respiração de manutenção da planta (M_T), das raízes (M_R) e da parte aérea (M_A) em dois híbridos de milho crescidas em solução nutritiva com ou sem Al (4,5 mg de Al/l de solução).

Cultivar	Tratamento		
	Sem Al	Com Al	Média
M_T (mgCO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)			
HS1227	106,3 Aa	66,9 Bb	86,6 a
HS7777	57,7 Bb	83,4 Aa	79,5 b
Média	82,0 A	75,2 A	
CV = 16,9%			
M_R (mgCO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)			
HS1227	135,2 Aa	90,3 Bb	112,8 a
HS7777	76,1 Bb	139,0 Aa	107,6 a
Média	105,7 A	114,7 A	
CV = 33,1%			
M_A (mgCO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)			
HS1227	94,0 Aa	59,7 Ba	76,9 a
HS7777	52,2 Ab	69,5 Aa	60,8 b
Média	73,1 A	64,6 A	
CV = 23,9%			

¹ As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

Com base somente no balanço de C, não é possível explicar quais processos são responsáveis pelo aumento em Y_R , nas plantas sob estresse de Al, porém algumas hipóteses podem ser analisadas. É pouco provável que o Al tenha sido benéfico, visto que processos como fotossíntese (nas cultivares sensíveis) e respiração foram afetados. Além disto, todas as cultivares apresentaram sintomas evidentes de toxicidade. A toxicidade é associada à re-

dução na taxa de absorção de fons em geral (Harward et al. 1955, Foy 1974, 1983a,b, Calbo & Cambraia 1980), à redução nas taxas de absorção e redução do nitrato (Pimenta 1986) e à redução na síntese de várias compostos (Anderson & Evans 1956, Huck 1972, Foy 1974, 1983a,b, Dedov & Klimashevskii 1977). O nível de intermediários como piruvato (Hanson & Kamprath 1979), açúcares, aminoácidos, ácidos orgânicos (Cambraia et al. 1983a) e de ATP (Clarkson 1969, Hanson & Kamprath 1979) são maiores em plantas sob estresse, sugerindo que a biossíntese de compostos mais complexos seja parcialmente inibida, podendo influir na composição final da planta. As sínteses de DNA (Sampson et al. 1965, Clarkson 1969, Clarkson & Sanderson 1969), de proteínas (Foy 1974, 1983a,b) e da parede celular (Huck 1972, Dedov & Klimashevskii 1977) são menores em plantas sob estresse de Al.

Hipótese 1: Werf et al. (1988) distribuíram a respiração das raízes em três componentes: um, relacionado ao crescimento, outro, à manutenção, e outro, à absorção iônica. Comparando duas espécies de *Carex*, estes autores (Werf et al. 1988) observaram que *Carex diandra*, com alta taxa de absorção de NO_3^- , consumiu 38% da energia total gerada pela respiração na absorção iônica, ao passo que *Carex acutiformis*, com menor taxa de absorção de NO_3^- , consumiu apenas 25%. Portanto, no caso presente, se a absorção iônica foi parcialmente inibida sob estresse de Al, é possível que o aumento observado em Y_R advenha da redução nas necessidades energéticas para a absorção, visto que a respiração das raízes diminuiu.

Hipótese 2: Penning de Vries et al. (1974) demonstraram que a eficiência de conversão tem como fonte principal de variação a composição da fitomassa formada. Basicamente, cinco grupos de substâncias são encontrados nas plantas: carboidratos, proteínas, lipídeos, ligninas e ácidos orgânicos. No entanto, o produto primário da fotossíntese é o carboidrato, e sua conversão em outros compostos

orgânicos envolve um custo energético, representado pela respiração de crescimento ou de síntese (ΔS_S , na equação 2). De modo geral, 1 g de carboidrato fotossintetizado resulta em: 1) 0,404 g de proteínas; 2) 0,33 g de lipídeos; 3) 0,472 g de lignina; 4) 0,826 g de carboidrato estrutural; 5) 1,104 g de ácido orgânico (Penning de Vries et al. 1974). Portanto, se o Al causou variações na composição da fitomassa, poderia, em parte, justificar as diferenças encontradas em Y_R .

A hipótese 1 parece mais viável para explicar os resultados aqui obtidos. Porém, tais hipóteses somente podem ser comprovadas se o balanço de C for acompanhado de medidas da composição da fitomassa formada, da taxa de absorção iônica e da determinação do terceiro componente da respiração, relacionado com a absorção iônica.

Sob estresse de Al, os coeficientes de respiração de manutenção também variaram com relação às plantas sem estresse, porém sem padrão definido de comportamento. Nas cultivares HS1227 e IAC-165, M_R e M_A tenderam a diminuir; na 'IAC-899', somente M_R diminuiu, enquanto na 'HS7777', M_A e M_R aumentaram. Variações nos coeficientes de manutenção também foram relatadas em plantas submetidas a estresse salino (Lambers et al. 1981, Gale & Zeroni 1985) e hídrico (Wilson et al. 1980). Em vista dos resultados obtidos, também não foi possível relacionar o comportamento de M_A ou M_R com tolerância ao Al.

AGRADECIMENTOS

Aos professores Drs. Nilson Augusto Villa Nova, Luiz Roberto Angelocci e Epaminondas S.B. Ferraz, do Departamento de Física e Meteorologia, ESALQ-USP, e ao Dr. Glauco Pinto Viégas, da Fundação Cargill, pelas facilidades oferecidas durante a execução deste trabalho.

REFERÊNCIAS

ANDERSON, I. & EVANS, H.J. Effects of manganese and certain other metal cations on iso-

- citric dehydrogenase and malic enzyme activities in *Phaseolus vulgaris*. **Plant Physiol.**, 31:22-8, 1956.
- BEEVERS, H. Respiration in plants and its regulation. In: SETLIK, I. ed. **Prediction and measurement of photosynthetic productivity**. Wageningen, Pudoc, 1970. p.209-14.
- CALBO, A.G. & CAMBRAIA, J. Efeito do alumínio sobre a composição mineral de dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). **R. Ceres**, 27:369-78, 1980.
- CAMBRAIA, J. & CALBO, A.G. Efeito do alumínio sobre o transporte de fósforo em dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). **R. Ceres**, 27:615-25, 1980.
- CAMBRAIA, J.; GALVANI, F.R.; ESTEVÃO, M.M. Effects of aluminum on organic acid, sugar and amino acid composition of the root system of sorghum. **J. Plant. Nut.**, 6:313-22, 1983a.
- CAMBRAIA, J.; LEMOS FILHO, J.P.; OLIVA, M.A.; ESTEVÃO, M.M. Efeito do alumínio sobre a fotossíntese em dois cultivares de sorgo. **R. Ceres**, 30:55-62, 1983b.
- CLARKSON, D.T. Effect of aluminum on the metabolism of phosphorus by barley seedlings. **Plant Physiol.**, 41:165-72, 1966.
- CLARKSON, D.T. Metabolic aspects of aluminium toxicity and some possible mechanisms for resistance. In: RORISON, I.H., ed. **Ecological aspects of the mineral nutrition of plants**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1969. p.381-97.
- CLARKSON, D.T. & SANDERSON, J. The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of *Allium cepa*. Tracer and autoradiographic studies. **Planta**, 89:136-54, 1969.
- DEDOV, V.M. & KLIMASHEVSKII, E.L. Effect of Al^{3+} on the incorporation of ^{14}C into root cell membranes and their enzymatic hidrólisis in plants differing in sensitivity to its toxicity. **Sov. Agric. Sci.**, 4:4-7, 1977.
- FOY, C.D. Effects of aluminium on plant growth. In: CARLSON, E.W., ed. **The plant root and its environment**. Charlottesville, University Press of Virginia, 1974. p.601-42.
- FOY, C.D. The physiology of plant adaptation to mineral stress. **Yowa State J. Res.**, 57:355-91, 1983a.
- FOY, C.D. Plant adaptation to mineral stress in problem soils. **Iowa State J. Res.**, 57:339-54, 1983b.
- FURLANI, P.R. & HANNA, L.G. Avaliação de tolerância de plantas de arroz e milho ao alumínio em solução nutritiva. **R. bras. Ci. Solo**, 8:205-8, 1984.
- GALE, J. & ZERONI, M. The cost to plants of different strategies of adaptation to stress and the alleviation of stress by increasing assimilation. **Plant Soil**, 89:57-67, 1985.
- HANSEN, G.K. & JENSEN, C.R. Growth and maintenance respiration on whole plants, tops, and roots of *Lolium multiflorum*. **Physiol. Plant.**, 39:155-64, 1977.
- HANSON, W.D. & KAMPRATH, E.J. Selection for aluminum tolerance in soybeans based on seedling root growth. **Agron. J.**, 71:581-6, 1979.
- HARWARD, M.E.; JACKSON, W.A.; LOTT, W.L.; MASON, D.D. Effects of Al, Fe, and Mn upon the growth and composition of lettuce. **Proc. Am. Soc. Hort. Sci.**, 66:261-6, 1955.
- HUCK, M.G. Impairment of sucrose utilization for cell wall formation in the roots of aluminum-damaged cotton seedling. **Plant Cell Physiol.**, 37:371-5, 1972.
- LAMBERS, H. Efficiency of root respiration in relation to growth, morphology and soil composition. **Physiol. Plant.**, 46:194-202, 1979.
- LAMBERS, H.; BLACQUIERE, T.; STUIVER, C.E.E. Interactions between osmoregulation and the alternative respiratory pathway in *Plantago coronopus* as affected by salinity. **Physiol. Plant.**, 51:63-8, 1981.
- LAMBERS, H. & STEINGROVER, E. Efficiency of root respiration of a flood-tolerant and a flood-intolerant *Senecio species* as affected by low oxygen tension. **Physiol. Plant.**, 42:179-84, 1978.
- LAMBERS, H.; STEINGROVER, E.; SMAKMAN, G. The significance of oxygen transport and metabolic adaptations in flood tolerance in *Senecio*. **Physiol. Plant.**, 43:219-29, 1978.

- LAMBERS, H.; SZANIAWSKI, R.K.; VISSER, R. Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiol. Plant.*, **58**:556-63, 1983.
- MACHADO, E.C. & PEREIRA, A.R. Um sistema para medidas dos fluxos de CO₂ em raízes e parte aérea em plantas intactas. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, **25**(6):935-44, jun. 1990a.
- MACHADO, E.C. & PEREIRA, A.R. Respiração de crescimento e de manutenção da planta inteira, das raízes e da parte aérea em milho e arroz. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, **25**(6), jun. 1990b.
- McCREE, K.J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: SETLIK, I., ed. **Prediction and measurement of photosynthetic productivity**. Wageningen, Pudoc, 1970. p.221-30.
- McCREE, K.J. Maintenance requirements of white clover at high and low growth rates. *Crop Sci.*, **22**:345-51, 1982.
- OHKI, K. Photosynthesis, chlorophyll, and transpiration responses in aluminum stressed wheat and sorghum. *Crop Sci.*, **57**:2-5, 1986.
- OLMOS, J.I.L. & CAMARGO, M.N. Ocorrência de alumínio tóxico nos solos do Brasil, sua caracterização e distribuição. *Ci. e Cult.*, **28**:171-80, 1976.
- PENNING DE VRIES, F.W.T.; BRUNSTING, A.H.M.; LAAR, H.H. van. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. Theor. Biol.*, **45**:339-77, 1974.
- PIMENTA, J.A. **Efeito do alumínio sobre a absorção e redução do nitrato e sobre as enzimas responsáveis pela assimilação do nitrogênio em 2 cultivares de sorgo.** (*Sorghum bicolor* L. Moench). Viçosa, UFV, 1986. 50p. Tese Mestrado.
- RODRIGUES, T.J.D. **Crescimento de plantas e respiração de raízes de *Stylosanthes* na presença de alumínio em solução nutritiva.** Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1979. 33p. Dissertação Mestrado.
- RORISON, I.H. The effect of aluminum on the uptake and incorporation of phosphate by excised sanfoin roots. *New Phytol.*, **64**:23-7, 1965.
- SAMPSON, M.; CLARKSON, D.T.; DAVIES, D.D. DNA synthesis in aluminum treated roots of barley. *Science*, **148**:1476-7, 1965.
- SÃO PAULO (Estado). Secretaria da Agricultura. Coordenadoria de Assistência Técnica Integral. **Características de cultivares de arroz recomendados para o estado de São Paulo.** Campinas, Centro de Comunicação Rural, CATI, 1982. Folder.
- SILVA, W.J.; MONTOJOS, J.C.; PEREIRA, A.R. Análise de crescimento em dois híbridos simples de milho avaliados em duas densidades de população. *Ci. e Cult.*, **26**:360-5, 1974.
- SZANIAWSKI, R.K. Growth and maintenance respiration of shoot and roots in Scots Pine seedling. *Z. Pflanzenphysiol.*, **101**:391-8, 1981.
- THORNLEY, J.M. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*, **227**:304-5, 1970.
- VEEN, B.W. Relation between root respiration and root activity. *Plant Soil*, **63**:73-6, 1981.
- WERF, A. van der; KOOIJMAN, A.; WELSCHEN, R.; LAMBERS, H. Respiratory energy cost for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiol. Plant.*, **72**:483-91, 1988.
- WILSON, D.R.; BAVEL, C.H.M. van; McCREE, K.J. Carbon balance of water-deficient grain sorghum plants. *Crop Sci.*, **20**:153-9, 1980.
- WOOLHOUSE, W.H. Differences in the properties of the acid phosphatases of plant roots and their significance in the evolution of edaphic ecotypes. In: RORISON, I.H., ed. **Ecological aspects of the mineral nutrition of plants.** Oxford, Blackwell Scientific Publications, 1969. p.357-80.
- YAMAGUCHI, J. Respiration and the growth efficiency in relation to crop production. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, **59**:59-129, 1978.