

RESPIRAÇÃO DE CRESCIMENTO E DE MANUTENÇÃO DA PLANTA INTEIRA, DAS RAÍZES E DA PARTE AÉREA EM MILHO E ARROZ¹

EDUARDO CARUSO MACHADO² e ANTONIO ROBERTO PEREIRA³

RESUMO - Estimou-se o coeficiente de manutenção (M) e a eficiência de conversão (Y) da planta inteira e de seus órgãos, raízes e parte aérea, separadamente, em dois híbridos simples de milho (HS1227 e HS7777) e em duas cultivares de arroz (IAC-165 e IAC-899), através do balanço de carbono em plantas intactas crescidas em solução nutritiva e em ambiente controlado. Os valores encontrados de Y para planta inteira e para parte aérea indicaram que o metabolismo fotossintético (C4 ou C3) não interferiu com o processo de conversão de fotossintetizados em fitomassa. Independentemente da espécie ou cultivar, Y foi maior para a parte aérea, enquanto que M foi maior para as raízes. Portanto, tais índices devem ser considerados separadamente para cada órgão, visto que um coeficiente global para a planta inteira mascara diferenças fisiológicas das raízes e da parte aérea.

Termos para indexação: balanço de carbono, modelo de crescimento, fotossíntese, absorção iônica.

GROWTH AND MAINTENANCE RESPIRATION IN WHOLE PLANTS, SHOOTS AND ROOTS OF MAIZE AND RICE

ABSTRACT - Maintenance respiration coefficient (M) and conversion efficiency (Y) of either the whole plant or its organs, roots and tops, were determined for two maize (HS1227 and HS7777) and two rice cultivars (IAC-165 and IAC-899), through the carbon balance technique of seedlings grown in nutrient solution in controlled growth chamber. Values of Y, either for the whole plant or the tops, indicated that the photosynthetic pathway (C3 or C4) did not interfere with the conversion process. Regardless of cultivar Y was greater for the tops while M was greater for the roots. Therefore, such coefficients should be considered for each organ of the plant because an overall coefficient for whole plant obscures the physiological differences of each organ.

Index terms: carbon balance, plant growth model photosynthesis, ionic absorption.

INTRODUÇÃO

Os fotossintetizados constituem o substrato orgânico básico para o crescimento e manutenção das plantas. Do produto bruto da fotossíntese uma fração é utilizada no crescimento, outra na manutenção da integridade celular, e outra é oxidada a CO₂ e H₂O pela respiração. Crescimento é a conversão do substrato fotossintetizado em componentes específicos e sua

incorporação em estruturas celulares, com conseqüente incremento de fitomassa. Manutenção corresponde à reposição de compostos naturalmente degradados, principalmente proteínas, e conservação de gradientes eletroquímicos e de metabólitos nas células, não resultando, porém, em incremento de fitomassa (McCree 1970, Beevers 1970, Thornley 1970, 1976, Penning de Vries 1975a, b). A síntese de nova fitomassa a partir dos produtos da fotossíntese e a manutenção demandam energia continuamente, sendo esta fornecida pela respiração, com conseqüente liberação de CO₂.

Portanto, o crescimento da planta depende da quantidade de substrato produzido fotossinteticamente, da quantidade de substrato uti-

¹ Aceito para publicação em 9 de fevereiro de 1990.

Trabalho parcialmente financiado pela Fundação Cargill.

² Eng. - Agr., Dr., Seção de Fisiologia, Instituto Agrônomo 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.

lizado nos processos de manutenção, e da eficiência com que o substrato remanescente é convertido em fitomassa. Thornley (1970) desenvolveu uma equação para o balanço de carbono em que a eficiência de conversão, os custos de manutenção e o crescimento podem ser estimados através de medidas diárias das taxas de fotossíntese e de respiração em plantas intactas.

Neste trabalho teve-se como objetivo determinar a interação existente entre fotossíntese, respiração e crescimento em plantas intactas, bem como nas raízes e parte aérea separadamente, em plantas com metabolismo fotossintético C4 (milho) e C3 (arroz), através de medidas dos fluxos diários de CO₂ na planta.

MATERIAL E MÉTODOS

Teoria

Partindo do pressuposto de que os fotossintetizados são consumidos no mesmo dia em que foram produzidos, McCree (1970) experimentalmente e Thornley (1970, 1976), teoricamente, desenvolveram um modelo que permite quantificar sua distribuição e utilização. A quantidade total de substrato (ΔS) produzido pela fotossíntese bruta (F_B) num intervalo de tempo (Δt) é dado por

$$\Delta S = F_B * \Delta t. \quad (1)$$

Teoricamente, ΔS pode ser utilizado em dois processos, crescimento (ΔS_C) e manutenção (ΔS_M), isto é,

$$\Delta S = \Delta S_M + \Delta S_C. \quad (2)$$

O termo ΔS_M é totalmente respirado, sendo a respiração de manutenção proporcional à fitomassa existente (P), ou seja,

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

onde M é o coeficiente de respiração de manutenção. Parte de ΔS_C também é respirada (ΔS_S), respiração de crescimento (ou de síntese), liberando energia que é utilizada no processo de síntese de nova fitomassa (ΔP). Portanto,

$$\Delta S = \Delta P + \Delta S_M + \Delta S_S. \quad (4)$$

A eficiência de conversão (Y) dos fotossintetizados em fitomassa é dada pela relação entre o incremento de fitomassa (ΔP) e quantidade de substrato disponível para o crescimento (ΔS_C), isto é,

$$Y = \Delta P / \Delta S_C = \Delta P / (\Delta P + \Delta S_S). \quad (5)$$

Substituindo-se as eqs. (3) e (5) na eq. (4), e rearranjando-se os termos, resulta em

$$\Delta P / \Delta t = Y(\Delta S / \Delta t - M * P), \quad (6)$$

onde a taxa de crescimento ($\Delta P / \Delta t$) é proporcional ao produto da eficiência de conversão pela diferença entre o substrato fotossintetizado disponível e os custos de manutenção. Tal modelo é válido tanto para planta inteira, como para seus órgãos separadamente (Thornley 1976). No caso de um órgão, $\Delta S / \Delta t$ representa o substrato translocado e disponível a esse órgão.

Os parâmetros ΔP e ΔS são obtidos através de medidas contínuas dos fluxos diários de CO₂ em plantas intactas, em períodos alternados de luz e escuro (McCree 1982, Machado & Pereira 1990).

Obtenção e crescimento das plantas

Foram utilizados dois híbridos simples de milho, HS1227 (tipo duro) e HS7777 (tipo dente), e duas cultivares de arroz IAC-165 e IAC-899. As sementes foram germinadas em papel-toalha embebido em água, a 29 ± 1°C. Após germinação (milho, quatro dias; arroz, seis dias) as plântulas foram transplantadas para recipientes com solução nutritiva, cuja composição é apresentada em Machado & Pereira (1990). As plantas permaneceram em câmara de crescimento com fotoperíodo de 12 horas, densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF) de 400 μE/m².s, temperatura de 29 ± 1°C e umidade relativa de 50/60%. No 15^o (milho) e 19^o (arroz) dias após a germinação, as plantas foram transferidas para um conjunto de três câmaras de trocas gasosas (CTG), ali permanecendo por quatro dias, onde se quantificou o balanço de carbono (C). Nas mesmas datas, plantas do mesmo lote foram coletadas para determinação da fitomassa seca das raízes (P_R) e da parte aérea (P_A), após secagem em estufa a 70°C com ventilação forçada, durante seis dias. Os valores de fitomassa P_R e P_A , de cada coleta foram utilizados para estimar os coeficientes de distribuição de fitomassa para as raízes (f_R) e para parte aérea (f_A), durante o intervalo em que se efetuou o balanço de C. Para tal, foram utilizadas 52 plantas/coleta para o milho e 88 para o arroz.

Balanco de carbono

O balanço de C foi quantificado em plantas intactas encerradas em CTG hermética, através de medidas do influxo e efluxo de CO₂, num sistema aberto, montado em laboratório. Cada CTG era composta de duas unidades conjugadas e independentes, uma para as raízes (CTG_R) e outra para parte aérea (CTG_A). Um fluxo contínuo e conhecido de ar passava através das CTG_{AS} e CTG_{RS}, sendo sua concentração de CO₂ medida antes e após passagem pelas câmaras. As medidas foram diferenciais através de um IRGA (Infra Red Gas Analyser) conectado a um amostrador automático de seis canais. Detalhes do sistema e da metodologia para medidas das trocas gasosas são apresentadas por Machado & Pereira (1990). Tal sistema permitiu monitoramento contínuo e simultâneo das trocas de CO₂ em raízes e parte aérea. O balanço de C foi efetuado em nove plantas/CTG com duas repetições para o arroz e uma planta/CTG com seis repetições para o milho.

As plantas permaneceram nas CTGs por quatro dias, sendo que nos dois primeiros as condições foram as seguintes: DFFF = 1000 µE/m².s (ALTA DFFF); fotoperíodo = 12 horas; temperatura do ar = 29 ± 1°C e umidade relativa do ar = 80%. Em alta DFFF as plantas cresceram ativamente, isto é, ΔP/Δt > 0. No terceiro e quarto dia, a DFFF foi diminuída para 100 (arroz) ou 85 µE/m².s (milho). Em baixa DFFF, o influxo fotossintético diário de CO₂ foi aproximadamente igual ao efluxo respiratório de CO₂, ou seja, o balanço de C foi nulo (ΔP/Δt = 0; ΔS/Δt = M * P), representando o verdadeiro estado de manutenção (McCree 1982). As medidas dos fluxos de CO₂ foram efetuadas no segundo (alta DFFF) e no quarto dia (baixa DFFF), após um dia de adaptação às novas condições. Nos períodos de luz (L), mediu-se o influxo líquido de CO₂ na parte aérea (ΔS_L/Δt) e o efluxo respiratório de CO₂ das raízes (R_{RL}), e no período escuro (E), os efluxos de CO₂ da parte aérea (R_{AE}) e das raízes (R_{RE}). O termo ΔS_L/Δt representa o balanço entre o CO₂, assimilado fotossinteticamente e o liberado pela respiração da parte aérea nas 12 horas de luz (R_{AL}).

A eficiência de conversão (Y) e o coeficiente de manutenção (M) da planta toda foram estimados através das relações (McCree 1982)

$$Y = \{(\Delta P/\Delta t)_1 - (\Delta P/\Delta t)_2\} / \{(\Delta S/\Delta t)_1 - (\Delta S/\Delta t)_2\} \quad (7)$$

$$M = \{(\Delta S/\Delta t)_2 - (1/Y)(\Delta P/\Delta t)_2\} / P, \quad (8)$$

onde o subscrito 1 significa período de alta DFFF, e 2 o de baixa DFFF.

O incremento diário de fitomassa da planta inteira (ΔP/Δt), para alta e baixa DFFF, foi estimado através da relação

$$\Delta P/\Delta t = \Delta S_L/\Delta t - R_{AE} - R_R, \quad (9)$$

onde R_{AE} é o efluxo respiratório da parte aérea durante a fase escuro; e R_R = R_{RE} + R_{AL}, é o efluxo respiratório diário (escuro + luz) das raízes. O influxo bruto diário de CO₂ (ΔS/Δt) é dado por

$$\Delta S/\Delta t = \Delta S_L/\Delta t + R_{AL}, \quad (10)$$

sendo R_{AL} o efluxo respiratório durante a fase luz. Como R_{AL} não é conhecido, considerou-se que, em estado de equilíbrio e com temperaturas iguais nas fases luz e escuro, R_{AL} = R_{AE}, conforme sugerido por McCree (1974), Ruget (1981a) e Machado & Pereira (1990). Para as estimativas dos coeficientes respiratórios da parte aérea e das raízes, foram utilizadas relações equivalentes às equações (7) e (8). O incremento de fitomassa da parte aérea (ΔP_A/Δt) e das raízes (ΔP_R/Δt), para alta e baixa DFFF, foram estimados por

$$\Delta P_A/\Delta t = f_A * \Delta P/\Delta t, \quad (11)$$

$$\Delta P_R/\Delta t = f_R * \Delta P/\Delta t. \quad (12)$$

O substrato bruto disponível para parte aérea (ΔS_A/Δt) e para as raízes (ΔS_R/Δt), foram estimados, respectivamente, por

$$\Delta S_A/\Delta t = \Delta P_A/\Delta t + R_A, \quad (13)$$

onde R_A = 2*R_{AE}, representa a respiração diária da parte aérea, e

$$\Delta S_R/\Delta t = \Delta P_R/\Delta t + R_R. \quad (14)$$

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os componentes do balanço de C da planta toda e de seus órgãos, raízes e parte aérea, separadamente, para os dois híbridos simples de milho e duas cultivares de arroz, são apresentados nas Tabelas 1, 2 e 3.

No período de alta DFFF, o influxo fotossintético bruto de CO₂ (ΔS₁) foi maior que o

efluxo respiratório e, conseqüentemente, ocorreu incremento de fitomassa (ΔP_1), em ambas espécies. O substrato bruto disponível, através da translocação, para cada parte da planta também foi maior que os respectivos gastos respiratórios, ocorrendo incremento de fitomassa tanto nas raízes (ΔP_{R1}) como na parte aérea (ΔP_{A1}). Em baixa DFFF, a produção fotossintética bruta foi aproximadamente 80% menor que em alta DFFF $\{(1 - \Delta S_2/\Delta S_1)\}$, sendo que a respiração da planta inteira praticamente contrabalançou os ganhos fotossintéticos (Tabela 1). Isto é, o crescimento foi praticamente nulo, e as plantas encontravam-se em estado de manutenção (McCree 1982). Tal comportamento também ocorreu nas raízes e na parte aérea, ou seja, o substrato bruto disponível para cada parte foi totalmente consumido pela respiração (Tabelas 2 e 3). Assim, a metodologia proposta por McCree (1982) para estimar os coeficientes de crescimento e de

manutenção para planta inteira também foi adequada para estimá-los em órgãos separadamente, visto que a condição de estado de manutenção, em baixa DFFF, e de crescimento ativo, em alta DFFF, foram observadas para estes órgãos (Tabelas 2 e 3).

Os valores da eficiência de conversão da planta inteira (Y) nas cultivares de milho e de arroz foram semelhantes, ao redor de 0,75, em acordo com valores encontrados na literatura para estas espécies (Penning de Vries et al. 1974, Penning de Vries 1975a, Yamaguchi 1978, Ruget 1981a, b). Os valores da eficiência de conversão da parte aérea (Y_A) para as cultivares de milho e de arroz também foram da mesma ordem de grandeza, estando ao redor de 0,8 (Tabela 2).

Como a eficiência de conversão quantifica a proporção de substrato que é convertido em fitomassa, tais resultados sugerem não haver diferenças significativas na relação quantitativa

TABELA 1. Componentes do balanço de carbono (BC), eficiência de conversão (Y) e coeficiente de respiração de manutenção da planta toda (M) de dois híbridos simples de milho e duas cultivares de arroz. Temperatura do ar = 29°C; umidade relativa do ar = 80%; subscrito 1 indica alta DFFF (1000 $\mu E/m^2.s$); e 2, baixa DFFF (arroz = 100 $\mu E/m^2.s$; milho = 85 $\mu E/m^2.s$).

Componentes do BC	Milho		Arroz	
	HS1227	HS7777	IAC-899	IAC-165
ΔP_1^a (mgCO ₂ /plantas por vaso.dia)	218,0 ^b (65,2)	393,5 (74,8)	303,8 (43,4)	415,0 (17,0)
ΔP_2 (mgCO ₂ /plantas por vaso.dia)	-3,2 (2,2)	22,9 (16,1)	9,7 (10,7)	1,8 (6,6)
ΔS_1 (mgCO ₂ /plantas por vaso.dia)	348,3 (65,7)	585,8 (87,9)	473,9 (56,1)	671,0 (16,0)
ΔS_2 (mgCO ₂ /plantas por vaso.dia)	59,1 (21,0)	82,9 (18,7)	86,5 (5,8)	120,2 (15,1)
P_2 (g/plantas por vaso)	0,611	0,898	0,823	1,380
Y (mgCO ₂ /mgCO ₂)	0,76 (0,04)	0,74 (0,04)	0,76 (0,01)	0,75 (0,02)
M (mgCO ₂ /g fitomassa seca/dia)	106,3 (11,8)	57,9 (17,4)	89,6 (0,8)	85,4 (1,0)

^a ΔP , incremento de fitomassa; ΔS , substrato fotossintetizado bruto; P_2 , fitomassa seca da planta toda;

^b Números entre parênteses indicam o desvio padrão

TABELA 2. Componentes do balanço de carbono (BC), eficiência de conversão (Y_A) e coeficiente de respiração de manutenção da parte aérea (M_A) de dois híbridos simples de milho e duas cultivares de arroz. Temperatura do ar = 29°C; umidade relativa do ar = 80%; subscrito 1 indica alta DFFF (1000 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$); e 2, baixa DFFF (arroz = 100 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$; milho = 85 $\mu\text{E}/\text{m}^2.\text{s}$).

Componentes do BC	Milho		Arroz	
	HS1227	HS7777	IAC-899	IAC-165
ΔP_{A1}^a (mgCO ₂ /parte aérea por vaso.dia)	185,5 ^b (55,5)	300,3 (57,1)	258,9 (34,5)	333,6 (13,7)
ΔP_{A2} (mgCO ₂ /parte aérea por vaso.dia)	-2,7 (19,0)	17,5 (12,3)	9,0 (8,2)	1,4 (5,3)
ΔS_{A1} (mgCO ₂ /parte aérea por vaso.dia)	265,6 (55,0)	422,1 (65,5)	349,1 (8,4)	494,4 (10,3)
ΔS_{A2} (mgCO ₂ /parte aérea por vaso. dia)	40,4 (19,9)	58,1 (14,7)	40,0 (5,6)	58,4 (8,5)
P_{A2} (g/parte aérea por vaso)	0,465	0,683	0,625	1,052
Y_A (mgCO ₂ /mgCO ₂)	0,82 (0,06)	0,78 (0,06)	0,81 (0,01)	0,77 (0,01)
M_A (mgCO ₂ /g fitomassa seca/dia)	93,8 (19,6)	52,2 (17,4)	46,2 (1,7)	53,8 (1,1)

^a ΔP_A , incremento de fitomassa na parte aérea; ΔS_A , substrato fotossintetizado disponível para parte aérea; P_{A2} , fitomassa seca da parte aérea.

^b Números entre parênteses indicam o desvio padrão

va entre fotossintetizados disponíveis, respiração e produção de fitomassa na parte aérea entre espécies C3 (arroz) e C4 (milho). Ou seja, apesar de a fotorrespiração diminuir significativamente a taxa de fotossíntese nas espécies C3 (Zelich 1971), parece não interferir no processo de conversão dos fotossintetizados em fitomassa (Penning de Vries et al. 1974).

A eficiência de conversão das raízes (Y_R) variou tanto entre como dentro das espécies analisadas, sendo menor que a eficiência da parte aérea (Y_A). São poucos os trabalhos com respiração das raízes, porém há algumas citações de grandes diferenças em Y_R (Lambers & Steingrover 1978a, b, Lambers 1979). Tais diferenças parecem estar associadas à capacidade de absorção de nitratos pelas raízes, causada por reações de trocas entre HCO₃⁻ endógeno e NO₃⁻, como proposto por Ben-Zioni et al. (1971).

O coeficiente de respiração de manutenção da planta inteira (M) do HS7777 foi semelhante ao obtido por outros autores também com milho (Penning de Vries 1975a, b, Ryle et al. 1976, Ruget 1981a), enquanto que M de HS1227 foi maior. Entretanto, os dois híbridos de milho apresentaram M maior que os estimados por Yamaguchi (1978), ao redor de 31 mg de CO₂ (g de fitomassa seca.d)⁻¹, aos 38 dias após a germinação. Diferenças intervarietais em M também foram relatadas em outras espécies (Yamaguchi 1978, Lambers 1979, Ruget 1981a, b). Em arroz, M foi semelhante para as duas cultivares, sendo maior que os estimados por Yamaguchi (1978), em 30 mg de CO₂ (g de fitomassa seca.d)⁻¹, ao redor dos 70 dias após a germinação.

Tanto em milho como em arroz, Yamaguchi (1978) estimou M em plantas com mais idade que as aqui utilizadas, sendo sua comparação prejudicada, visto que este coeficiente varia

tanto com as condições do ambiente como com o estágio de desenvolvimento da planta. Talvez os maiores valores de M aqui obtidos sejam devidos ao fato de as plantas utilizadas estarem no início do desenvolvimento. Vários autores (Lopes 1979, Hole & Barnes 1980, McCree 1983) mostraram que M decresce linearmente com o aumento da idade e do tamanho das plantas. Em geral, plantas jovens apresentam relativamente maior teor de proteínas, maior taxa de síntese-degradação de proteínas e baixa porcentagem de polissacarídeos estruturais; conseqüentemente, têm alta relação tecidos ativos/tecidos inativos (Raven 1976, Lopes 1979, McCree 1983), e portanto, alto custo de manutenção. Hole & Barnes (1980) relataram que o custo de manutenção decresceu de 15 para 1% em relação à fitomassa seca acumulada durante o crescimento de frutos de ervilha, enquanto Lopes (1979)

encontrou, em raízes de rabanete, que M_R decresceu de 93 mg de CO_2 (g de fitomassa seca.d)⁻¹, aos sete dias, para 29 aos 35 dias de idade.

Os coeficientes de respiração de manutenção das raízes (M_R) e da parte aérea (M_A) foram da mesma ordem de grandeza nas cultivares de IAC-165 e IAC-899 de arroz. Em milho, M_A e M_R foram maiores em HS1227 em relação ao HS7777 (Tabelas 2 e 3). Tais diferenças não puderam ser explicadas com os dados aqui obtidos. No entanto, diferenças significativas nos coeficientes de manutenção também foram observadas por outros autores, tanto dentro da mesma espécie como entre espécies (Lambers 1979, Ruget 1981a).

Considerando os órgãos separadamente, observou-se que Y_A foi sempre maior que Y_R , enquanto M_R foi maior que M_A (Tabelas 2 e 3), evidenciando que para mesma quantidade

TABELA 3. Componentes do balanço de carbono (BC), eficiência de conversão (Y_R) e coeficiente de respiração de manutenção das raízes (M_R) de dois híbridos simples de milho e duas cultivares de arroz. Temperatura do ar = 29°C; umidade relativa do ar = 80%; subscrito 1 indica alta DFFF (1000 $\mu E/m^2.s$); e 2, baixa DFFF (arroz = 100 $\mu E/m^2$; milho = 85 $\mu E/m^2.s$).

Componentes do BC	Milho		Arroz	
	HS1227	HS7777	IAC-899	IAC-165
ΔP_{R1}^a (mgCO ₂ /raízes por vaso.dia)	32,5 ^b (9,7)	93,2 (17,7)	47,6 (6,2)	81,5 (3,4)
ΔP_{R2} (mgCO ₂ /raízes por vaso.dia)	-0,5 (3,3)	5,4 (3,8)	1,5 (1,7)	0,4 (1,3)
ΔS_{R1} (mgCO ₂ /raízes por vaso.dia)	82,7 (11,0)	163,7 (22,7)	124,9 (11,9)	176,6 (5,7)
ΔS_{R2} (mgCO ₂ /raízes por vaso.dia)	18,7 (2,9)	24,9 (5,3)	46,5 (0,2)	61,8 (6,6)
P_{R2} (g/raízes por vaso)	0,146	0,215	0,198	0,327
Y_R (mgCO ₂ /mgCO ₂)	0,52 (0,04)	0,63 (0,03)	0,59 (0,01)	0,71 (0,02)
M_R (mgCO ₂ /g fitomassa seca/dia)	134,6 (44,0)	76,1 (18,7)	222,0 (27,6)	186,9 (5,9)

^a ΔP_R , incremento de fitomassa nas raízes; ΔS_R , substrato fotossintetizado disponível para as raízes; P_{R2} , fitomassa seca das raízes

^b Número entre parênteses indicam o desvio padrão

de substrato a parte aérea cresce mais que as raízes. Resultados semelhantes foram encontrados com outras espécies (Hansen & Jensen 1977, Yamaguchi 1978, Szaniawski 1981). As diferentes funções metabólicas e fisiológicas dos diferentes órgãos podem influir na eficiência de utilização da energia gerada pela respiração. Com base somente no balanço de C, não é possível explicar quais processos são responsáveis pelo comportamento diferente entre parte aérea e raízes, porém algumas hipóteses podem ser postuladas e analisadas.

Hipótese 1: Penning de Vries et al. (1974) calcularam teoricamente a necessidade de substrato para prover esqueletos de C, redutores e ATP para síntese de cada componente da fitomassa, a partir do conhecimento detalhado das vias metabólicas de biossíntese. É possível determinar a quantidade de fitomassa formada por unidade de substrato utilizado para o crescimento, a partir do conhecimento da composição da planta. Tais autores sugeriram que a biossíntese ocorre com a máxima eficiência bioquímica, isto é, pela via metabólica mais econômica e com o máximo rendimento energético da respiração, ou seja, relação P:O igual a 3 (3 ATP formados por molécula de NADH oxidada). Dentre os processos de biossíntese, um dos mais dispendiosos, em termos energéticos para a célula, é o da proteína (Penning de Vries et al. 1974). Portanto, variações nos teores protéicos entre raízes e parte aérea poderiam, em parte, justificar as diferenças encontradas nas respectivas eficiências de conversão. Porém, nas plantas aqui analisadas, a concentração de N nas partes aérea e radicular foram semelhantes (ao redor de 4,5%), não justificando as diferenças obtidas entre Y_R e Y_A . Porém, para análise mais conclusiva, a composição de cada órgão deve ser conhecida.

Hipótese 2: Alguns autores (Lambers & Steingrover 1978b, Lambers et al. 1983) sugeriram que a baixa eficiência das raízes estaria relacionada à atividade da respiração resistente ao cianeto (CN). Tal processo é mais ativo em raízes que em folhas. A respiração resistente ao CN envolve o transporte de parte

dos elétrons (e^-) através de uma oxidase alternativa à principal via de transporte através dos citocromos da cadeia respiratória. Quando os e^- seguem via oxidase alternativa, dois sítios de produção de ATP da cadeia respiratória são sobrepassados e, teoricamente, a relação P:O seria igual a 1, enquanto que o transporte via cadeia respiratória a relação P:O seria igual a 3 (Siedow & Berthold, 1986). Conseqüentemente, quando a via alternativa é usada, maior será a necessidade de substrato para produzir a mesma quantidade de energia do que quando o transporte de e^- ocorre exclusivamente via cadeia respiratória. A variação da relação P:O de 3 para 1 provoca decréscimo de 20% na eficiência de conversão (Penning de Vries et al. 1974). Portanto, se tal processo for ativo nas plantas aqui analisadas, poderia justificar o menor valor de Y_R em relação a Y_A , conforme observado por Lambers & Steingrover (1978b).

Hipótese 3: As raízes tem a função de absorver íons para si e para outros órgãos da planta. Tal processo é ativo, havendo estreita relação entre absorção iônica e respiração (Hopkins 1956, Massimino et al. 1981). Desta forma, a energia gerada pela respiração deve ser utilizada no crescimento, na manutenção, e também no processo de absorção iônica. Pouco se conhece sobre a contribuição relativa da respiração para a absorção iônica. Veen (1981) relacionou a respiração das raízes com crescimento, manutenção e absorção iônica, estimando que a absorção iônica pode consumir, em função da atividade da planta, entre 15 e 60% da energia respiratória. Portanto, é possível que, com a metodologia aqui adotada, parte da respiração atribuída ao crescimento e à manutenção das raízes esteja realmente sendo utilizada na absorção iônica. Ou seja, na impossibilidade de separar-se o termo relacionado à absorção iônica, este fica imbutido nas estimativas de Y_R e M_R , com conseqüente decréscimo da eficiência global das raízes.

Hipótese 4: Raven (1976) sugeriu que ATP e redutores produzidos fotossinteticamente podem suprir diretamente energia para os processos de síntese e de manutenção da parte aé-

rea (folhas), reduzindo sua necessidade de respiração, aumentando, como conseqüência, a eficiência de conversão da parte aérea em relação às raízes.

As hipóteses 3 e 4 parecem mais viáveis para explicar os resultados aqui obtidos. Tais hipóteses são também aplicáveis para explicar as diferenças observadas entre M_R e M_A .

AGRADECIMENTOS

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

REFERÊNCIAS

- BEEVERS, H. Respiration in plants and its regulation. In: SETLIK, I. ed. **Prediction and measurement of photosynthetic productivity**. Wageningen, Pudoc, 1970. p.209-14.
- BEN-ZIONI, A.; VAADIA, Y.; LIPS, S.H. Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of shoots. **Physiol. Plant.**, **24**:288-90, 1971.
- 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.
- HOLE, C.C. & BARNES, A. Maintenance and growth components of carbon dioxide efflux from growing pea fruits. **Ann. Bot.**, **45**:295-307, 1980.
- HOPKINS, H.T. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. **Plant Physiol.**, **31**:155-61, 1956.
- LAMBERS, H. Efficiency of root respiration in relation to growth morphology and soil composition. **Physiol. Plant.**, **46**:194-202, 1979.
- LAMBERS, H. & STEINGROVER, E. Efficiency of root respiration of flood-tolerant and flood-intolerant *Senecio* species as affected by low oxygen tension. **Physiol. Plant.**, **42**:179-84, 1978a.
- LAMBERS, H. & STEINGROVER, E. Growth respiration of a flood-tolerant and a flood-intolerant *Senecio* species: Correlation between calculated and experimental values. **Physiol. Plant.**, **43**:219-24, 1978b.
- 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.
- LOPES, N.F. **Respiration related to growth and maintenance in radish (*Raphanus sativus* L.) plants**. Davis, University of California, 1979. 151p. Tese Ph.D.
- MACHADO, E.C. & PEREIRA, A.R. Um sistema para medidas dos fluxos de CO_2 em raízes e parte aérea em plantas intactas. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, **25**(6):935-44, jun. 1990.
- MASSIMINO, D.; ANDRÉ, M.; RICHAUD, C.; DAGUENET, A.; MASSIMINO, J.; VIVOLI, J. The effect of a day at low irradiance of a maize crop. I. Root respiration and uptake of N, P and K. **Physiol. Plant.**, **51**:150-5, 1981.
- MCCREE, K.J. Carbon balance as a function of plant size in sorghum plants. **Crop Sci.**, **23**:1173-7, 1983.
- MCCREE, K.J. An equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthetic rate, and temperature. **Crop Sci.**, **14**:509-14, 1974.
- MCCREE, K.J. An equation for the rate of respiration of white clover plants growth 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 rate. **Crop Sci.**, **22**:345-51, 1982.
- PENNING DE VRIES, F.W.T. The cost of maintenance processes in plant cells. **Ann. Bot.**, **39**:77-92, 1975b.
- PENNING DE VRIES, F.W.T. Use of assimilates in higher plants. In: COOPER, J.P. ed. **Photosynthesis and productivity in different**

- environments.** London, Cambridge University Press, 1975a. p.459-80.
- 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.
- RAVEN, J.A. The quantitative role of 'dark' respiratory processes in heterotrophic and photolithotrophic plant growth. *Ann. Bot.*, **40**:587-602, 1976.
- RUGET, F. Respiration de croissance et d'entretien du maïs dans différentes conditions artificielles de culture. *Agronomie*, **1**:845-52, 1981b.
- RUGET, F. Respiration de croissance et respiration d'entretien: methodes de mesure, comparaison des résultats. *Agronomie* **1**:601-10, 1981a.
- RYLE, G.L.A.; COBBY, J.M.; POWELL, C.E. Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unicultm barley and maize. *Ann. Bot.*, **40**:571-86, 1976.
- SIEDOW, J.N. & BERTHOLD, D.A. The alternative oxidase: A cyanide-resistant respiratory pathway in higher plants. *Physiol. Plant.*, **66**:569-73, 1986.
- SZANIAWSKI, R.K. Growth and maintenance respiration of shoot and roots in Scots Pine seedling. *Z. Pflanzenphysiol.* **101**:391-98, 1981.
- THORNLEY, J.H.M. Growth, energy and respiration. In: THORNLEY, J.H.M. **Mathematical models in plant physiology.** London, Academic Press, 1976. p.123-36.
- THORNLEY, J.H.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.
- YAMAGUCHI, J. Respiration and the growth efficiency in relations to crop productivity. *J. Fac. Hokkaido Univ.*, **59**:59-129, 1978.
- ZELICH, I. **Photosynthesis, photorespiration and plant productivity.** New York, Academic Press, 1971. 374p.