

UM SISTEMA PARA MEDIDAS DE FLUXOS DE CO₂ EM RAÍZES E PARTE AÉREA DE PLANTAS INTACTAS¹

EDUARDO CARUSO MACHADO² e ANTONIO ROBERTO PEREIRA³

RESUMO - Desenvolveu-se um sistema aberto para medidas contínuas dos fluxos de CO₂ sob condições controladas, tanto em plantas intactas como em seus órgãos separadamente, parte aérea e raízes. Testes efetuados com dois híbridos de milho (*Zea mays* (L.)), HS7777 (tipo dentado) e HS1227 (tipo duro) mostraram que tal sistema é adequado para medidas do balanço diário de carbono. No HS7777, 51% da produção fotossintética bruta foi incorporada à fitomassa da parte aérea, e 16% nas raízes; os 33% restantes foram consumidos pela respiração, sendo 21% pela parte aérea e 12% pelas raízes. No outro híbrido (HS1227), 53% foram incorporados à fitomassa da parte aérea e 10% nas raízes; a respiração da parte aérea consumiu 23%, e a das raízes, 14%. A taxa de respiração específica das raízes foi maior que a da parte aérea. Fotossíntese, respiração e crescimento foram quantitativamente interrelacionados.

Termos para indexação: câmara de trocas gasosas, fotossíntese, respiração, crescimento, milho.

A SYSTEM FOR MEASURING THE CO₂ FLUXES IN ROOTS AND TOP OF INTACT PLANTS

ABSTRACT - An open system for measuring continuously fluxes of CO₂ under controlled conditions in whole plants and in their organs, top and roots was developed. Tests carried out with two hybrids of maize (*Zea mays* (L.)), HS7777 (dent) and HS1227 (flint), showed that this system is suitable for measuring the daily carbon balance. In HS7777, 51% of the gross photosynthesis was incorporated as phytomass in the top, and 16% in the roots; the remaining 33% was consumed by respiration, being 21% in the top and 12% in the roots. In HS 1227 53% was incorporated in the top and 10% in the roots phytomass; respiration of the top used 23% and the roots 14%. Specific respiration rate was higher for roots than for top. Photosynthesis, respiration and growth were quantitatively related.

Index terms: gas exchange chamber, photosynthesis, respiration, growth, maize.

INTRODUÇÃO

A determinação do balanço de carbono (C) é importante na elucidação dos mecanismos fisiológicos envolvidos no crescimento e produção das plantas (Long 1982). O crescimento é proporcional ao balanço de C, podendo ser quantificado através de medidas contínuas do

influxo fotossintético e do efluxo respiratório de CO₂, em plantas intactas. O balanço de C pode também ser quantificado separadamente para órgãos em plantas intactas, sendo, neste caso, necessário conhecer a quantidade de substrato translocado para cada órgão.

Técnicas de medida de CO₂ no ar permitem a detecção de pequenas variações na sua concentração, sendo estas utilizadas na estimativa dos fluxos tanto em pedaços de folhas como em órgãos e até plantas inteiras. Em geral, o material vegetal é encerrado em câmara hermética, sendo o fluxo de CO₂ determinado pela variação na concentração de CO₂ na at-

¹ Aceito para publicação em 13 de fevereiro de 1990. Parcialmente financiado pela Fundação Cargill.

² Eng. - Agr., Dr., Seção de Fisiol., Inst. Agron. de Campinas (IAC), Caixa Postal 28, CEP 13001 Campinas, SP. Bolsista do CNPq.

³ Eng. - Agr., Ph.D., Seção de Climatol. Agríc. e CCIAC, IAC.

mosfera da câmara (Sestak et al. 1971, Long 1982).

Como tanto a fotossíntese como a respiração variam com a condição ambiente (McCree 1970, Zelich 1971), tais processos são quantificados em câmaras com controle interno de temperatura, umidade e irradiância. Medidas sob condições controladas permitem o efeito de cada fator do ambiente, bem como de suas interações, sobre os processos fisiológicos, além de serem reprodutíveis em diferentes locais e épocas.

Este trabalho teve como objetivos desenvolver um sistema para determinar os fluxos de CO_2 , em condições controladas, tanto em plantas intactas como em raízes e parte aérea separadamente; apresentar um modelo matemático para cálculo do balanço de C tanto para planta inteira como para seus órgãos, raízes e parte aérea; testar o sistema e o modelo, quantificando-se o balanço de C em dois híbridos simples de milho.

MATERIAL E MÉTODOS

Descrição e operação do sistema

Um sistema aberto para medidas de fluxos de CO_2 em plantas intactas foi montado em laboratório com temperatura ambiente controlada e constante. Tal sistema consta de quatro partes (Fig. 1): 1) câmara de trocas gasosas (CTG); 2) sistema de iluminação; 3) sistema de suprimento, condicionamento, controle e medida do fluxo de ar; 4) sistema de amostragem, medida de CO_2 e registro.

Construiu-se um conjunto de três CTGs, compatibilizando-as ao sistema de amostragem e medidas descrito no item 4.

Câmaras de trocas de CO_2

Cada CTG é composta de duas unidades conjugadas e independentes (Fig. 2): uma para as trocas gasosas da parte aérea (CTG_A) e outra para as raízes (CTG_R). Os gases das duas câmaras não se misturam, sendo amostrados separadamente.

A CTG_A consta de um cilindro de PVC de 25 cm de diâmetro e 65 cm de altura, correspondendo a 32 l de volume interno, sendo pintada externamente com tinta alumínio para diminuir o aquecimento interno. A CTG_A é fechada com uma tampa

circular de acrílico translúcido (diâmetro de 27 cm, espessura de 3 mm) e fixada por seis parafusos. A penetração de luz na CTG_A só se dá através da tampa de acrílico. A vedação da superfície de contacto entre a borda da câmara e a tampa de acrílico foi feita com massa de calafetação.

O ar fornecido à CTG_A é distribuído homogeneamente, através de um tubo de PVC com extremidade inferior fechada e com orifícios (0,5 mm de diâmetro) distribuídos em toda sua extensão (Fig. 2). A saída do ar da CTG_A ocorre através de duas aberturas (diâmetro de 1 cm), uma na parte superior e outra na inferior da câmara, para evitar aumento da pressão interna da câmara.

A CTG_R consta de um cilindro de PVC de 15 cm de diâmetro e 18 cm de altura, com capacidade para 3 l de solução nutritiva. Internamente, a CTG_R foi pintada com neutrol, e externamente, com tinta alumínio, impedindo a penetração de luz no sistema radicular. Foi adaptado um indicador do nível de solução nutritiva na CTG_R.

Durante as medidas, a CTG_R foi fechada com uma tampa de acrílico (17 cm de diâmetro, 3 mm de espessura) e fixada por seis parafusos. No centro dessa tampa há um orifício para fixação da planta. Para maior número de plantas, basta aumentar o número de orifícios de sustentação na tampa. Tanto a fixação da planta no orifício, como a vedação da superfície de contacto tampa-bordo da câmara são feitas com massa de calafetação.

A entrada de ar na CTG_R é através de um tubo (0,6 cm de diâmetro) contendo uma pedra porosa na extremidade para borbulhamento e distribuição uniforme de ar para as raízes. A saída do ar ocorre por uma abertura maior (0,8 cm de diâmetro) para evitar aumento de pressão na CTG_R. Durante as medidas, a CTG_R permaneceu no interior da CTG_A. Este conjunto (CTG_A + CTG_R) foi fixado dentro de um cilindro de PVC com 40 cm de diâmetro e 63 cm de altura, aberto na parte superior. O espaço entre as paredes do cilindro e da CTG foi preenchido com 45 l de água, cuja temperatura foi controlada por um conjunto de resistência e termostato de precisão. A jaqueta de água tem a finalidade de controlar a temperatura interna das câmaras (Figs. 1 e 2).

Sistema de iluminação

A irradiância para as plantas no interior da CTG é fornecida por um conjunto de três lâmpadas de mercúrio, tipo HPL-400W, com fotoperíodo controlado e regulável por um conjunto de chave magnética e um temporizador.

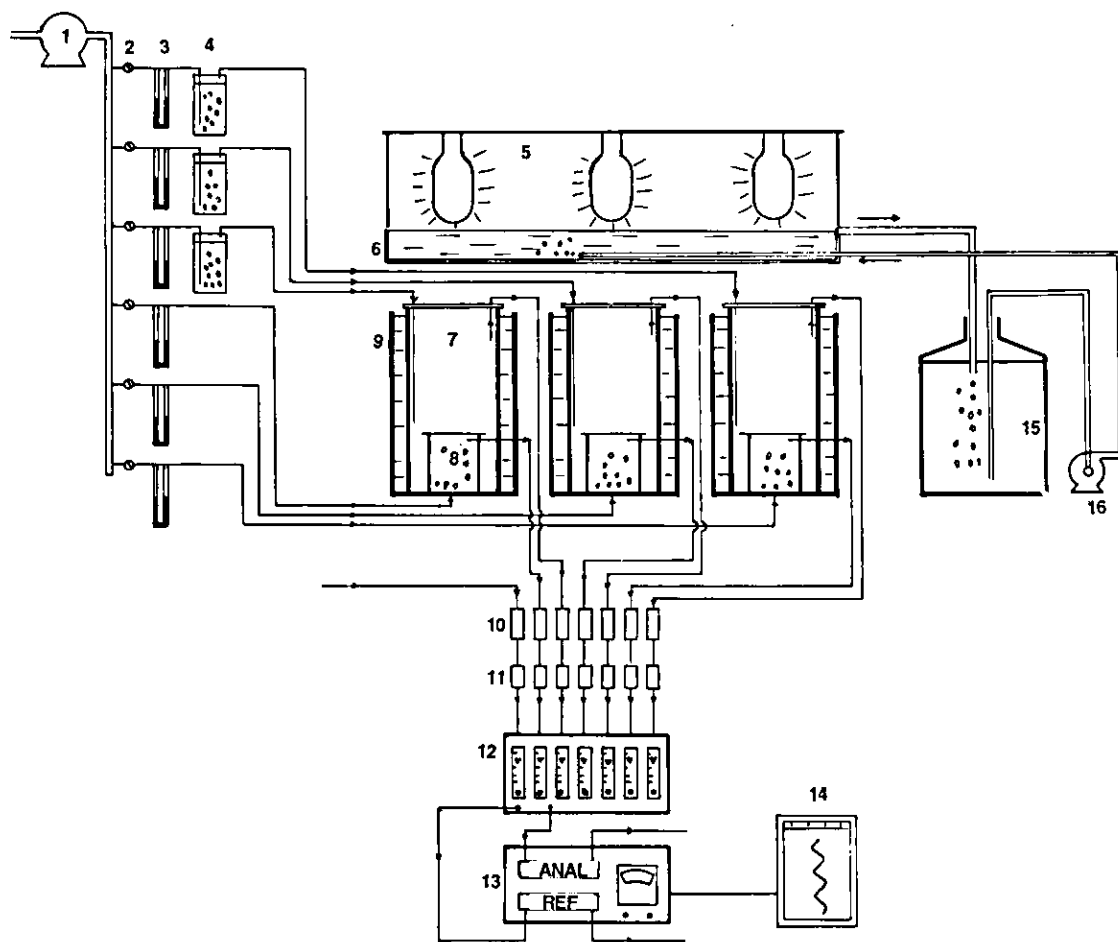


FIG. 1. Sistema aberto para medidas de trocas de CO₂ em plantas intactas. 1. Bomba de ar tipo diafragma; 2. Válvula agulha; 3. Fluxômetro tipo manômetro; 4. Umidificador; 5. Sistema de iluminação; 6. Filtro de água para atenuação da radiação infravermelha; 7. Câmara de trocas de CO₂ da parte aérea; 8. Câmara de trocas de CO₂ das raízes; 9. Banho-maria com controle de temperatura; 10. Filtros com CaCl₂; 11. Filtros de pó; 12. Sistema de amostragem; 13. IRGA (ANAL., célula de análise, REF., célula referência); 14. Registrador; 15. Recipiente de água (50 litros); 16. Bomba d'água.

As lâmpadas foram fixadas num refletor construído com chapas de alumínio (125 cm de comprimento x 30 cm de largura x 30 cm de altura), de forma a refletir a maior parte da luz para as CTGs.

Com esse sistema obteve-se densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF) máxima de $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$, no topo da CTG. Maiores DFFF podem ser obtidas utilizando-se maior número de lâmpadas ou lâmpadas de maior capacidade. Menores DFFF, podem ser obtidas utilizando-se camadas de

sombrite, até atingir o valor desejado, ou ajustando-se a distância entre o refletor e as câmaras.

Entre o sistema de iluminação e o topo da CTGs há uma bandeja de acrílico translúcido (130 cm de comprimento x 30 cm de largura x 10 cm de altura) contendo uma lâmina de 8 cm de água circulante (32 l) cuja função é absorver a radiação térmica (infravermelha) emitida pelas lâmpadas, evitando aumento da temperatura interna nas câmaras. Uma bomba mantém a circulação contínua de água entre a

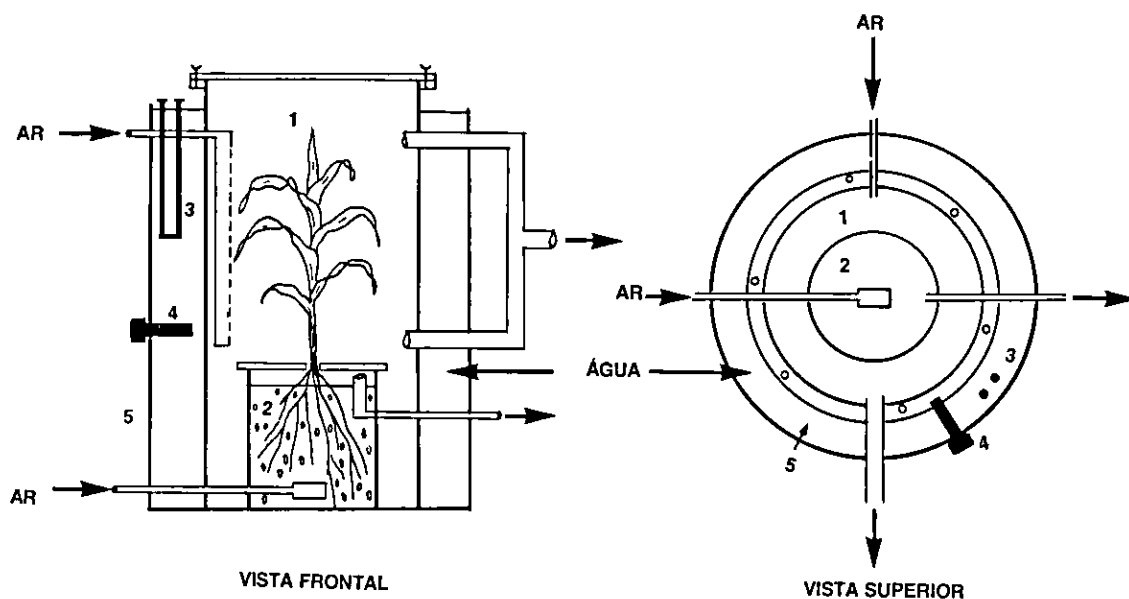


FIG. 2. Câmara de trocas de CO₂ em vista frontal e superior. 1. Câmara de trocas de CO₂ parte aérea; 2. Câmara de trocas de CO₂ raízes; 3. Resistência; 4. Termostato; 5. Banho-maria.

bandeja e um depósito de 50 l de água (Fig. 1). Essa bandeja de acrílico foi pintada com tinta alumínio, deixando-se, entretanto, três áreas translúcidas, circulares (30 cm de diâmetro), para que o fluxo de luz passe de forma dirigida para cada CTG.

Sistema de suprimento, condicionamento, controle e medida de fluxo de ar

Ar natural foi coletado na parte externa do laboratório por um compressor tipo diafragma, e distribuído, a pressão constante, através de seis canais. Cada canal contém uma válvula agulha e um fluxômetro tipo manômetro, pelos quais controlam e se medem os fluxos de ar destinados às três CTGRs e três CTGAs (Fig. 1).

Os fluxômetros foram construídos num corpo principal de acrílico (4 cm x 2 cm x 2 cm) conectado, através de dois orifícios com um tubo de vidro (1,5 mm de diâmetro interno) em forma de U (haste de 30 cm), com aproximadamente a metade de seu

volume, contendo mercúrio (Fig. 3). No corpo principal há uma abertura tubular com diâmetro de 0,6 cm, seguida de uma constricção a 0,5 mm de diâmetro, voltando depois ao diâmetro original. O fluxo de ar entra pelo corpo principal do fluxômetro e, em consequência da constricção, sua velocidade aumenta causando um diferencial de pressão entre as duas hastas do manômetro. O diferencial de pressão causa um deslocamento da coluna de mercúrio, proporcional ao fluxo de ar. A pressão do ar na entrada do fluxômetro deve ser mantida constante.

Os fluxômetros foram calibrados com um padrão, para fornecerem fluxos de ar variando entre 8×10^{-5} (4,8 l/min) e $2 \times 10^{-4} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (12 l/min), para as GTGAs, e entre $1,5 \times 10^{-5}$ (0,9 l/min) e $3 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$ (1,8 l/min), para as CTGR.

A umidificação e padronização do ar fornecido às CTGAs são feitas borbulhando-se o ar numa coluna de água pura com temperatura controlada. Todo sistema de condução de ar foi feito com tubo de nylon com 6 mm de diâmetro interno.

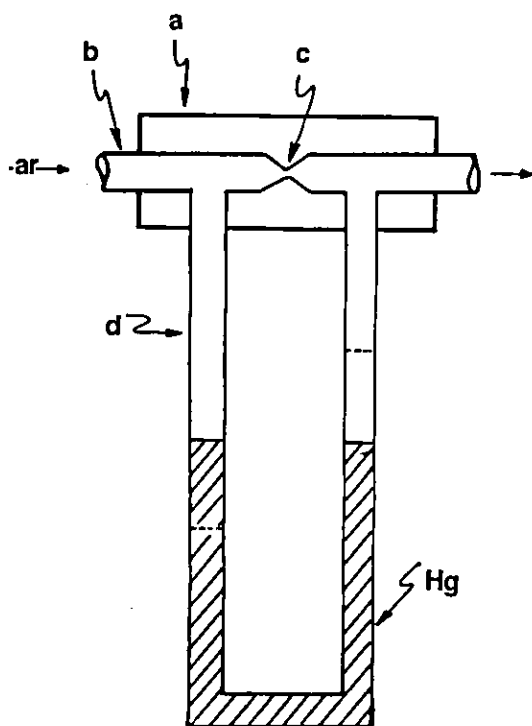


FIG. 3. Fluxômetro tipo manômetro. a. Corpo principal do fluxômetro; b. Entrada de ar (diâmetro 0,6 cm); c. Constrição do diâmetro de entrada de ar para 0,5 mm; d. Manômetro de mercúrio (Hg).

Sistema de amostragem, análise de CO₂ e registro das medidas

Passando-se um fluxo conhecido de ar continuamente através das CTGs, a diferença em sua concentração de CO₂, antes e após sua passagem pelas câmaras, foi medida por um IRGA (Infra Red Gas Analyser - Analytical Development Co. Ltd., modelo 225 Mk-II), ajustado para detectar diferenças menores que 50vpm (volume por milhão) de CO₂. Um amostrador automático, com seis canais (Gas Handling Unit, modelo WA-165, Analytical Development Co. Ltd.) coleta subamostras de ar (0,3 l/min) das CTG_As e CTG_Rs, em intervalos consecutivos de um minuto. As amostras passam por um filtro desumidificador e um filtro de pó antes de serem enviados para a célula análise do IRGA, pois vapor d'água altera as medidas em função de seu teor. A amostra de ar referência, isto é, antes de passar pela CTG, é

coletada continuamente e também desumidificada e filtrada antes de ser enviada à célula referência do IRGA. O desumidificador consiste de um tubo de PVC de 3 cm de diâmetro e 70 cm de comprimento, repleto com CaCl₂ puro e granulado. O CaCl₂ foi trocado diariamente para evitar empedramento. Todas as medidas foram registradas continuamente por um registrador potenciométrico conectado ao IRGA.

Modelo matemático para cálculo do balanço de carbono

Os fluxos de CO₂ (Q) entre o ambiente e a planta, ou seus órgãos, expressos, respectivamente, em mgCO₂ (planta por vaso . tempo)⁻¹, mgCO₂ (raízes por vaso . tempo)⁻¹ e mgCO₂ (parte aérea por vaso . tempo)⁻¹, são calculados por

$$Q = (w_{ar} \cdot \Delta CO_2 \cdot Z) / X, \quad (1)$$

onde w_{ar} é o fluxo de ar para a CTG (m³ de ar.tempo⁻¹); ΔCO_2 é a diferença entre a concentração de CO₂ no ar antes e após sua passagem pela CTG em volume por milhão (vpm); $Z = 1,78 \text{ mgCO}_2/\text{m}^3$ de ar, é o fator aproximado de conversão de m³ de CO₂ para mg de CO₂ à temperatura de 29°C; X representa ou planta, ou raízes ou parte aérea por vaso.

Para determinar a taxa específica de respiração (mgCO₂/g de fitomassa seca.tempo) ou de fotossíntese (mgCO₂/área foliar.tempo), substituiu-se X (equação 1), respectivamente, pela fitomassa seca ou pela área foliar.

Para quantificação do balanço diário de C são feitas medidas dos fluxos de CO₂ em períodos de luz e escuro, variando-se a duração de cada um de acordo com o fotoperíodo adotado.

No período luz (L), mede-se o influxo efetivo de CO₂ na parte aérea (ΔS_L) e o efluxo respiratório de CO₂ das raízes (R_{RL}). No período escuro (E), medem-se os efluxos respiratórios de CO₂ das raízes (R_{RE}) e da parte aérea (R_{AE}). O balanço diário de C na planta inteira é dado diretamente por

$$\Delta P_p = \Delta S_L - (R_{RL} + R_{RE} + R_{AE}), \quad (2)$$

onde ΔP_p representa o incremento de fitomassa da planta em mgCO₂(planta.d)⁻¹. A incorporação efetiva de CO₂ na planta é equivalente ao incremento de fitomassa se considerarmos que 1g de CO₂ é equivalente a 0,682 g de sacarídeos. Como a fitomassa é composta principalmente por carboidratos, essa conversão é razoavelmente precisa (Tieszen 1982).

ΔS_L representa a diferença entre o influxo fotossintético de CO_2 e o efluxo respiratório de CO_2 na parte aérea, no período luz. Conceitualmente, a fixação fotossintética bruta de CO_2 (ΔS_P) é dada por

$$\Delta S_P = \Delta S_L + R_{AL}, \quad (3)$$

onde R_{AL} representa a respiração da parte aérea à luz.

Na prática é difícil quantificar R_{AL} através de medidas de trocas gasosas, visto que fotossíntese e respiração envolvem fluxos opostos dos mesmos gases. Para estimar ΔS_P , tal problema tem sido contornado pressupondo-se que a taxa de respiração da parte aérea no período luz e no escuro são iguais (McCree 1974), embora haja controvérsia quanto à existência de respiração nas folhas na presença de luz (Rugé 1981a). Em vários experimentos com incorporação fotossintética de $^{14}CO_2$ não se detectou ^{14}C nos intermediários do ciclo de Krebs, durante o período luz (Benson & Calvin 1950, Graham & Walker 1962), supondo-se que a respiração na folha seja inibida pela luz (Herber 1974). Contrariamente, Chapman & Graham (1974a, b) verificaram que o ciclo de Krebs é ativo à luz na mesma intensidade que no escuro, embora haja, na passagem do escuro para a luz, inibição temporária da respiração.

A despeito das incertezas, a maioria dos autores adota para o balanço de C, $R_{AL} = R_{AE}$ (Rugé 1981a). Portanto,

$$\Delta S_P = \Delta S_L + R_{AE}. \quad (4)$$

O incremento de fitomassa na planta pode também ser representado pela soma dos incrementos de fitomassa na parte aérea (ΔP_A) e nas raízes (ΔP_R),

$$\Delta P_P = \Delta P_A + \Delta P_R, \quad (5)$$

onde ΔP_A e ΔP_R são estimados por

$$\Delta P_A = f_A \cdot \Delta P_P, \quad (6)$$

$$\Delta P_R = f_R \cdot \Delta P_P, \quad (7)$$

sendo f_A e f_R , respectivamente, os coeficientes de distribuição de fitomassa para parte aérea e para raízes, determinados para o mesmo intervalo de tempo em que se quantifica o balanço de C.

O substrato fotossintetizado disponível para a parte aérea (ΔS_A) e para as raízes (ΔS_R) são estimados através das relações

$$\Delta S_A = \Delta P_A + R_A, \quad (8)$$

$$\Delta S_R = \Delta P_R + R_R, \quad (9)$$

onde R_A e R_R representam, respectivamente, a respiração diária da parte aérea e das raízes, sendo

$$R_A = 2 R_{AE}, \quad (10)$$

$$R_R = R_{RL} + R_{RE}. \quad (11)$$

A respiração da planta inteira (R_P) é dada por

$$R_P = R_A + R_R. \quad (12)$$

Medidas dos fluxos de CO_2

Objetivando testar o sistema desenvolvido, quantificou-se o balanço de C em dois híbridos simples de milho, HS7777 (tipo dentado) e HS1227 (tipo duro), sob duas condições de irradiância.

Sementes foram germinadas em papel toalha embebido em água, à temperatura de 29°C. Após germinação (quatro dias), as plântulas foram transferidas para recipientes contendo solução nutritiva, permanecendo em câmara de crescimento, com temperatura de $29 \pm 1^\circ C$, fotoperíodo de 12 h, densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF) de $400 \mu E m^{-2} s^{-1}$ e umidade relativa do ar de 50/60%, até o 15º dia após a germinação (DAG).

A composição da solução nutritiva, modificada de Furlani & Hanna (1984), foi (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 de P; 0,178 de B; 1,5 de Fe; 0,139 de Mn; 0,052 de Mo; 0,160 de Zn; 0,025 de Cu.

No 15º DAG, as plantas foram transferidas para as CTGs (1 planta/CTG), onde permaneceram por quatro dias, a fim de se quantificar os fluxos de CO_2 , com seis repetições.

Nos dois primeiros dias, as condições nas CTGs foram: DFFF = $1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (alta DFFF); fotoperíodo de 12 h; temperatura do ar constante de 29°C; umidade relativa do ar 80%. Nos terceiro e quarto dias, a DFFF foi diminuída para $85 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (baixa DFFF), e as demais condições permaneceram as mesmas. As medidas dos fluxos de CO_2 foram feitas no segundo e quarto dias, após um dia de adaptação às novas condições.

Simultaneamente às medidas dos fluxos de CO₂, foram coletadas plantas crescidas em câmaras de crescimento para determinação da fitomassa seca das raízes (P_R) e da parte aérea (P_A), após secagem em estufa a 70°C com circulação forçada de ar. Os valores da fitomassa seca, de 52 plantas/coleta, foram utilizados para estimar os coeficientes de distribuição de fitomassa para as raízes (f_R) e para parte aérea (f_A),

$$f_A = (P_{Af} - P_{Ai}) / (P_{Pf} - P_{Pi}), \quad (13)$$

$$f_R = (P_{Rf} - P_{Ri}) / (P_{Pf} - P_{Pi}), \quad (14)$$

onde P_P representa a fitomassa seca da planta, e os subíndices f e i, respectivamente, tempo inicial e final do balanço de C.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os valores dos fluxos diários de CO₂ da planta e de suas partes, aérea e radicular, separadamente, sob duas condições de irradiância, alta DFFF = 1000 μE m⁻²s⁻¹ e baixa DFFF = 85 μE m⁻²s⁻¹, são apresentados na Tabela 1. No período de alta DFFF, o balanço de C da planta foi positivo, isto é, o influxo fotossintético bruto de CO₂ (ΔS_P) foi maior que o efluxo respiratório (R_P), com consequente incremento de fitomassa. O substrato disponível, através da translocação, para cada parte da planta, foi maior que as respectivas respirações, ocorrendo incremento de fitomassa tanto nas raízes como na parte aérea.

TABELA 1. Balanço de carbono em dois híbridos simples de milho, HS7777 e HS1227, em duas condições de irradiância: alta DFFF = 1000 μE m⁻² s⁻¹ e baixa DFFF = 85 μE m⁻² s⁻¹. Fotoperíodo = 12 horas; temperatura = 29°C; umidade relativa do ar = 80%.

Parâmetros	Híbridos			
	HS7777		HS1227	
	Alta DFFF	Baixa DFFF	Alta DFFF	Baixa DFFF
	mgCO ₂ (planta.d) ⁻¹			
ΔS _L ¹	524,9 ± 83,0	62,6 ± 17,5	308,1 ± 65,7	33,5 ± 20,5
R _P	192,3 ± 28,8	60,0 ± 5,6	130,3 ± 11,5	62,3 ± 4,5
ΔP _P	393,5 ± 74,8	22,9 ± 16,1	218,0 ± 65,2	-3,2 ± 2,2
ΔS _P	585,8 ± 87,9	82,9 ± 18,7	348,3 ± 65,7	59,1 ± 21,0
	mgCO ₂ (raízes.d) ⁻¹			
R _{RL}	36,4 ± 3,9	11,2 ± 1,9	26,4 ± 2,0	8,9 ± 1,6
R _{RE}	34,1 ± 3,4	8,2 ± 2,0	23,8 ± 2,4	10,3 ± 2,2
R _R	70,5 ± 6,2	19,4 ± 3,7	50,2 ± 4,0	19,2 ± 3,6
ΔP _R	93,2 ± 17,7	5,4 ± 3,8	32,5 ± 9,7	-0,5 ± 3,3
ΔS _R	163,7 ± 22,8	24,9 ± 5,3	82,7 ± 11,0	18,7 ± 2,9
	mgCO ₂ (parte aérea.d) ⁻¹			
R _{AE}	60,9 ± 12,1	20,3 ± 2,1	40,1 ± 4,1	21,6 ± 1,8
R _A	121,8 ± 24,2	40,6 ± 4,2	80,2 ± 8,1	43,2 ± 3,6
ΔP _A	300,3 ± 57,1	17,5 ± 12,3	185,5 ± 55,5	-2,7 ± 1,9
ΔS _A	422,1 ± 65,5	58,1 ± 14,7	265,6 ± 55,0	40,4 ± 19,9

¹ ΔS_L, influxo líquido de CO₂ na parte aérea; ΔS_P, ΔS_A, ΔS_R, substrato fotossintetizado disponível, respectivamente, para planta inteira, parte aérea e raízes; ΔP_P, ΔP_A, ΔP_R, incremento de fitomassa seca, respectivamente, na planta, parte aérea e raízes; R_R, R_{RE}, R_{RL}, respiração das raízes, respectivamente, diária, no período escuro e no período luz; R_A e R_{AE}, respiração da parte aérea, respectivamente, diária e no período escuro; R_P, respiração diária da planta inteira.

Da produção fotossintética bruta do híbrido HS7777 51% ($\Delta P_A/\Delta S_P$), foi incorporada a fitomassa da parte aérea e 16% ($\Delta P_R/\Delta S_P$) nas raízes; 21% ($R_A/\Delta S_P$) foi consumido pela respiração da parte aérea e 12% ($R_R/\Delta S_P$) pelas raízes. No híbrido HS1227, 53% foi incorporado na parte aérea e 10% nas raízes; 23% foi consumido pela respiração da parte aérea e 14% pelas raízes. Ou seja, 67% e 63% de todo substrato fotossintetizado foram convertidos em fitomassa, respectivamente, em HS7777 e HS1227 e o restante consumido pela respiração. Esses resultados estão de acordo com os obtidos por outros autores, também em milho (Yamaguchi 1978, Ruget 1981b).

A capacidade fotossintética do HS7777 foi cerca de 1,7 vez maior que do HS1227, com correspondente incremento de fitomassa. O HS7777, além de possuir maior capacidade fotossintética, sua respiração consome menor fração dos fotossintetizados disponíveis que o HS1227 (Tabela 2). Comportamento semelhante ocorreu quando as partes da planta foram analisadas separadamente, isto é, o incremento de fitomassa na parte aérea e raízes foi maior em HS7777 (Tabela 1), enquanto sua respiração consumiu menor fração do substrato disponível a cada órgão, quando comparados ao HS1227 (Tabela 2).

Independentemente do híbrido, a respiração das raízes consumiu, relativamente, fração maior do substrato a elas disponíveis do que a parte aérea, apresentando assim maior taxa de respiração específica (Tabela 3). Isto mostra que, a partir da mesma quantidade de substrato, houve maior incremento de fitomassa na parte aérea que nas raízes. Tais resultados estão de acordo com os observados por Yamaguchi (1978), o que mostra que as necessidades energéticas para o crescimento e manutenção das raízes de milho são maiores que as da parte aérea.

Nos dois híbridos, tanto a taxa de fotossíntese como a taxa de respiração decresceram no período de baixa DFFF (Tabela 1), de forma semelhante à observada por Massimino et al. (1981), também em milho. Em baixa DFFF,

TABELA 2. Consumo relativo de substrato disponível pela respiração de dois híbridos simples de milho, HS7777 e HS1227, em DFFF de 1000 $\mu E m^{-2}s^{-1}$, fotoperíodo = 12 h, temperatura = 29°C e umidade relativa = 80%.

Parâmetros	Híbridos	
	HS7777	HS1227
$(R_P/\Delta S_P).100^1$	32,8	37,4
$(R_R/\Delta S_R).100$	43,1	60,7
$(R_A/\Delta S_A).100$	28,9	30,2

¹ R_P , R_R , R_A , representam, respectivamente respiração diária da planta inteira, das raízes e da parte aérea; ΔS_P , ΔS_R , ΔS_A , representam, respectivamente, substrato disponível para planta inteira, para as raízes e parte aérea.

TABELA 3. Respiração específica da planta, das raízes e da parte aérea em dois híbridos simples de milho, HS7777 e HS1227, medidas em DFFF = 1000 $\mu E m^{-2}s^{-1}$, fotoperíodo = 12 h, temperatura = 29°C, umidade = 80%.

Híbridos	Respiração específica		
	Parte aérea	Raízes	Planta inteira
	$mgCO_2 (g \text{ fitomassa.h})^{-1}$		
HS7777	7,7	14,7	9,3
HS1227	6,9	14,7	9,0

ΔS_P foi aproximadamente 85% menor que alta DFFF, sendo que a respiração, praticamente, contrabalançou os ganhos fotossintéticos; isto é, todo material fotossintetizado foi consumido pela respiração somente para manter a planta, não havendo crescimento (Tabela 1). Porém, a respiração decresceu relativamente menos (69% e 52%, respectivamente, para HS7777 e HS1227) que a fotossíntese

bruta (85% em ambos híbridos). Este comportamento está de acordo com a hipótese de McCree (1970), de que a taxa de respiração é proporcional à taxa de fotossíntese e à quantidade de fitomassa existente. Comportamento semelhante ocorreu na parte aérea e nas raízes, ou seja, a taxa de respiração de cada órgão decresceu com a diminuição na quantidade de substrato disponível, no período de baixa DFFF.

Nas condições experimentais com temperatura constante, a respiração das raízes no período luz e escuro foi aproximadamente igual (Tabela 1), o que indica que reservas são formadas no período luz, assegurando estabilidade metabólica no escuro, mesmo sem produção contínua de fotossintetizados. Porém, em baixa DFFF (baixo suprimento de fotossintetizados), a respiração das raízes diminuiu nos dois períodos. Isto indica que, a curto prazo, a respiração das raízes é controlada pelo nível de reservas, e que estas, a longo prazo, são proporcionais à taxa de produção de fotossintetizados, como sugerido por vários autores (Massimino et al. 1980, Saglio & Pradet 1980, Frossard 1985, Farrar & Jones 1986).

CONCLUSÕES

1. O sistema desenvolvido foi adequado para medidas de balanço de C em plantas intactas e de suas partes, aérea e radicular, separadamente, sob condições controladas.

2. O modelo matemático apresentado permitiu quantificar o balanço de C nos diferentes órgãos da planta. Tal quantificação é fundamental ao estudo e à compreensão da eficiência de alocação dos substratos disponíveis aos diferentes órgãos, permitindo avaliar as diferenças de comportamento e desempenho de diferentes plantas e cultivares.

3. O balanço de C indicou que as raízes consomem relativamente mais substrato por unidade de fitomassa acumulada, isto é, seus custos respiratórios são maiores que os da parte aérea.

4. Tanto para parte aérea como para as raízes, suprimentos de fotossintetizados, respiração e crescimento são quantitativamente inter-relacionados, indicando que estudos desta natureza devam ser efetuados em plantas intactas, considerando cada órgão individualmente.

AGRADECIMENTOS

Aos professores Drs. Nilson Augusto Villa Nova, Luis Roberto Angelocci e Epaminondas S.B. Ferraz, do Departamento de Física e Meteorologia, ESALQ-USP, pela colaboração e incentivo, e à Fundação Cargill, pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

- BENSON, A.A. & CALVIN, M. The path of carbon in photosynthesis. VII. Respiration and photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 1:63-8, 1950.
- CHAPMAN, E.A. & GRAHAM, D. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. I. Relative rates of the cycle in the dark and the light. *Plant Physiol.*, 53:879-85, 1974a.
- CHAPMAN, E.A. & GRAHAM, D. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. II. Intermediary metabolism and the location of control points. *Plant Physiol.*, 53:886-92, 1974b.
- FARRAR, J.F. & JONES, C.L. Modification of respiration and carbohydrate status of barley roots by selective pruning. *New Phytol.*, 102:513-21, 1986.
- FROSSARD, J.S. L'éclairage du feuillage, facteur de régulation du rythme nyctéméral de la respiration des racines. *Physiol. Vég.*, 23:163-73, 1985.
- 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.
- GRAHAM, D. & WALKER, D.A. Some effect of light on the interconversion of metabolites in green leaves. *Biochem.*, 82:554-60, 1962.

- HERBER, U. Metabolite exchange between chloroplast and cytoplasm. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 25:393-421, 1974.
- LONG, S.P. Measurement of photosynthetic gas exchange. In: COOMBS, J. & HALL, D.O., eds. **Technique in bioproductivity and photosynthesis**. Oxford, Perganum Press, 1982. p.25-36.
- MASSIMINO, D.; ANDRÉ, M.; RICHAUD, C.; DAGUENET, A.; MASSIMINO, J.; VIVOLI, J. Évolution horaire au cours d'une journée normale de la photosynthèse, de la transpiration, de la respiration foliaire et de la nutrition N.P.K. chez *Zea mays*. *Physiol. Plant.*, 48:512-18, 1980.
- 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 the uptake of N, P and K. *Physiol. Plant.*, 51:150-5, 1981.
- 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 grow under controlled conditions. In: SETLIK, I. ed. **Prediction and measurement of photosynthetic productivity**. Wageningen, PUDOC, 1970. p.221-30.
- 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: méthodes de mesure, comparaison des résultats. *Agronomie*, 1:601-10, 1981a.
- SAGLIO, P. & PRADET, A. Soluble sugar, respiration, and energy charge during aging of excised maize roots tips. *Plant Physiol.*, 66:516-19, 1980.
- SESTAK, Z.; CATSKY, J.; JARVIS, P.G. **Plant Photosynthesis production; manual of methods**. Dr. Junk: the Hague, 1971. 818p.
- TIESZEN, L.L. Biomass accumulation and primary production, In: COOMBS, J. & HALL, D.A., eds. **Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis**. Oxford. Perganum Press, 1982. p.16-20.
- YAMAGUCHI, J. Respiration and growth efficiency in relation to crop productivity. *J. Fac. Hokkaido Univ.*, 59:59-129, 1978.
- ZELICH, I. **Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity**. New York, Academic Press, 1971. 374p.