

EFEITO DO DÉFICIT HÍDRICO NO SOLO SOBRE O COMPORTAMENTO ESTOMÁTICO E POTENCIAL DA ÁGUA EM MUDAS DE SERINGUEIRA¹

ORIVALDO BRUNINI² e MÁRIO CARDOSO³

RESUMO - O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito do estresse hídrico sobre o potencial da água na folha da seringueira, a resistência estomática, e a recuperação do potencial de água na folha. Progenies de polinização aberta de seringueira (*Hevea* spp.), provenientes dos clones IAN 873, RRIM 600, IAN 713 e de pés francos de Hbr, foram cultivadas sob condições controladas e submetidas a déficits hídricos crescentes no solo pela suspensão da irrigação. Sob alta disponibilidade de água no solo, a resistência estomática dos clones IAN 713 e IAN 873 era similar, porém inferior à dos demais. A baixos valores de disponibilidade hídrica no solo, a resistência estomática aumentou consideravelmente em todas progenies, e houve uma inversão de posição entre o IAN 713 e o Hbr. Após vários dias de indução ao estresse hídrico, observou-se oscilação diária no potencial da água na folha, o que sugere alguma mudança nos mecanismos de transporte de água e transpiração. Observou-se que, mesmo sob déficit hídrico, as plântulas do híbrido Hbr e do clone IAN 713 eram mais túrgidas. A recuperação do potencial da água na folha após um estresse severo nunca atingiu valores iguais aos iniciais, o que indica algum ajuste osmótico.

Termos para indexação: ajuste osmótico, teor de água no solo, estresse hídrico do solo, potencial de água nas folhas, resistência estomática, umidade do solo.

EFFECT OF SOIL WATER STRESS ON STOMATAL RESISTANCE AND LEAF WATER POTENCIAL OF RUBBER TREE SEEDLINGS

ABSTRACT - The effect of soil water stress on leaf water potential, stomatal resistance and the recovery in leaf water potential after a severe water stress was studied for rubber tree seedlings (*Hevea* spp.), using open pollinated progenies of IAN 873, IAN 713, RRIM 600, and adult seedlings of Hbr. The seedlings were grown under controlled conditions and exposed to a gradual soil water deficit by withholding irrigation. At high values of soil water content, stomatal resistance for IAN 713 and IAN 873 were similar but lower than the stomatal resistances for RRIM 600 and Hbr. As soil water content decreased substantially stomatal resistance increased up to 10 times but an inversion in the stomatal resistance for IAN 713 and Hbr progenies was observed. After being exposed to water stress for a few days, leaf water potential showed a daily fluctuation suggesting some internal changes in the mechanisms of water transport and transpiration. It was observed that even under water stress leaves from IAN 713 and Hbr progenies kept higher values of leaf water potential. Leaf water potential recovery after a severe water stress was never complete indicating some osmotic adjustment for such plants.

Index terms: osmotic adjustment, soil water content, soil water deficit, plant water potential, stomatal resistance, soil moisture.

¹ Aceito para publicação em 3 de outubro de 1997.

Trabalho parcialmente financiado com recursos do convênio Ibama/IAC.

² Eng. Agr., Ph.D., Seção de Climatologia Agrícola, Instituto Agronômico (IAC), Caixa Postal 28, CEP 13001-970 Campinas, SP. E-mail: brunini@cec.iac.br

³ Eng. Agr., Programa Seringueira, DPI/IAC.

INTRODUÇÃO

Embora a seringueira (*Hevea* spp.) seja uma cultura originária de região de clima tropical e úmido (Bastos & Diniz, 1975), seu cultivo espalhou-se por todo o Brasil, ou seja, para áreas não tradicionais de cultivo, onde sua exploração comercial torna-se viá-

vel e com possibilidade de não sofrer efeito severo do ataque do fungo *Microcyclus ulei* (Ortolani et al., 1983). Contudo, as condições climáticas destas novas regiões, não tradicionais de cultivo da seringueira, apresentam períodos mais definidos e intensos de deficiência hídrica (Ortolani et al., 1983). Desta maneira, observa-se que para uma adequada produtividade os clones em exploração comercial devem apresentar certas características de tolerância à seca, principalmente na fase inicial de crescimento, de modo que as plantas possam apresentar desenvolvimento razoável e atingir a fase adulta com pleno vigor.

Os principais aspectos avaliados para análise da planta em tolerar déficit hídrico elevado, principalmente sob baixa disponibilidade de água no solo, referem-se à sensibilidade estomática à troca gasosa e à capacidade de manter alto teor hídrico na folha e suportar a desidratação imposta pelo ambiente adverso. Tais aspectos resumem-se à medida da resistência oferecida pelos estômatos a esta troca gasosa e pela análise do potencial da água na folha.

Em relação a culturas anuais e até mesmo a gramíneas, tem-se observado que a resistência estomática exerce grande influência na taxa fotossintética e na transpiração, e que esta resistência afeta diretamente não só pelo déficit hídrico no solo mas também pelas condições de ambiente – como luminosidade, umidade relativa e temperatura do ar (Denmead & Miller, 1976; Muchow et al., 1980; West & Gaff, 1980; Stone et al., 1985) –, e pelas condições hídricas na rizosfera, com possível efeito direto sobre o comportamento estomático (Zhang et al., 1987).

Medidas do potencial da água na folha têm-se apresentado como importante instrumento para quantificação do estresse hídrico a que os vegetais são submetidos, e ainda permite observar e determinar a resistência ao transporte de água no sistema solo-planta (Newman, 1969; Faiz & Weatherley, 1978; Taylor & Klepper, 1978; Brunini, 1979).

O efeito do estresse hídrico sobre o vegetal é muito variado e depende principalmente da intensidade a que a planta está submetida. Uma redução na condutância estomática afeta uma série de interações planta-ambiente, uma vez que os estômatos são os

pontos de controle de vapor d'água e balanço de energia entre o vegetal e o ambiente. Embora a redução na taxa de perda de água possa representar uma vantagem imediata para prevenir a desidratação do tecido, ela, no entanto, pode afetar diretamente o balanço de calor sensível sobre o vegetal, e, ainda, a absorção de CO₂, e, conseqüentemente, a taxa fotossintética.

A exposição ao estresse hídrico em vegetais pode induzir não só alterações biofísicas como as acima mencionadas, mas também alterações metabólicas ou mesmo acúmulo de produtos assimilados. No tocante a plantas de Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*), a indução ao estresse hídrico causou mudanças no potencial da água e resistência estomática, mas o conteúdo de ácido abscísico aumentou com o aumento do déficit hídrico, como indicado pelo decréscimo da umidade do solo ou pela diminuição do potencial da água no xilema (Blake & Ferrell, 1977).

Outro aspecto muito importante, que diversos vegetais apresentam quando submetidos ao estresse hídrico progressivo, é o ajuste osmótico, ou seja, acumulação ativa de produtos fotossintetizados no interior da célula, devido ao déficit hídrico (Hsiao et al., 1976). Ajuste osmótico em conseqüência do déficit hídrico foi observado em gramíneas tropicais (Wilson & Ludlow, 1983), assim como para sorgo e girassol (Turner et al., 1978) e trigo (Morgan, 1980).

Com relação à seringueira, poucos trabalhos existem procurando avaliar a resposta deste vegetal ao déficit hídrico (Conceição et al., 1986). Estudos desenvolvidos por Rocha Neto et al. (1983) indicaram que plantas jovens originadas de polinização aberta do clone IAN 873 apresentaram menor tolerância ao déficit hídrico. Foi observado, também (Conceição et al., 1985), que o potencial da água na folha desta cultura decresce linearmente com a diminuição do potencial da água no solo, da mesma maneira que a taxa fotossintética e a condutância estomática.

O presente trabalho teve por fim avaliar o efeito do déficit hídrico sobre o potencial de água nas folhas da seringueira, a resistência estomática da planta, e a posterior recuperação da água pelas folhas.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizadas progênies originárias de polinização aberta dos clones IAN 713, IAN 873, RRIM 600 de pés francos adultos de seringueira e híbridos HBr, crescidas em recipientes de plástico de 35 cm de altura por 15 cm de diâmetro. Estes recipientes eram enchidos com solo previamente adubado.

As mudas cresceram em ripado próprio da Seção de Plantas Tropicais da Divisão de Plantas Industriais do IAC, onde nenhum controle existia sobre as condições ambientais. Quatro a cinco dias antes das medidas biológicas, as mudas foram transferidas para uma sala de temperatura controlada do Laboratório da Seção de Climatologia Agrícola do IAC, para adaptá-las às novas condições ambientais. O fotoperíodo era de doze horas, com temperatura de $25 \pm 1^\circ\text{C}$ durante o período diurno, e intensidade luminosa 250 W m^{-2} , medida a 0,60 m acima do topo da muda. Nenhum controle existia sobre a umidade do ar, que variou de 40 a 80%.

As mudas usadas no experimento possuíam, no mínimo, três pares de lançamentos totalmente desenvolvidos, e as medições fisiológicas foram feitas nas folhas do lançamento superior plenamente desenvolvido.

O potencial da água na folha foi monitorado com higrômetro de ponto de orvalho (Neumann & Thurtell, 1972), no lançamento superior mais desenvolvido, nos quatro clones de seringueira, durante todo o período a que as plantas eram submetidas ao estresse hídrico, até a apresentação de sintomas de murcha. Adotou-se o método descrito por Neumann (1973). Após a irrigação foi acompanhada a recuperação hídrica nas folhas.

O potencial da água na folha era medido após as plantas estarem submetidas no mínimo quatro horas às condições estáveis de intensidade luminosa. Desta maneira, somente um valor diário de potencial da água na folha era apresentado.

Somente na progênie de pés francos de HBr não foi possível a determinação do potencial da água desde o início da imposição do déficit hídrico, devido a problemas com o higrômetro.

O comportamento estomático das folhas foi monitorado com um porômetro de equilíbrio dinâmico (Steady State Porometer - LI-1600). As medições foram feitas na face dorsal das folhas. Para evitar efeito do ambiente interno do porômetro nas medidas de resistência estomática, esse parâmetro permanecia no interior da câmara climática, de maneira que as condições microclimáticas do porômetro eram similares àquelas às quais estavam submetidas as plântulas.

Foram feitas três leituras por folha, a intervalos aproximados de 1,5 a 2 horas, desde imediatamente antes de

as luzes serem acesas, até logo após serem desligadas. A variação da resistência estomática foi monitorada continuamente desde o início da imposição do estresse hídrico, até quando as mudas apresentassem sinais visíveis de murcha.

A umidade do solo foi determinada pelo método gravimétrico. Amostras de solo eram coletadas diariamente, após as luzes estarem acesas por no mínimo três horas.

As amostras eram coletadas às profundidades de 0; 15 e 30 cm de profundidade. Para determinação da umidade média do laminado, calculou-se a água armazenada em todo o perfil (Reichardt, 1985), e posteriormente a umidade foi obtida pela relação:

$$\theta = \frac{M}{30} \dots \dots \dots (1),$$

sendo θ a umidade média do perfil ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$), e M , o armazenamento em mm. A densidade global do solo era de $1,1 \text{ g cm}^{-3}$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O comportamento diferenciado dos clones de seringueira, causado pela indução ao estresse hídrico no solo, era apresentado seqüencialmente à medida que o déficit hídrico aumentava.

Sob condições de alta umidade do solo, observou-se uma ligeira flutuação na resistência estomática ao longo do dia (Fig. 1), sendo, porém, que no tocante às progênies do IAN 873 e IAN 713, as resistências estomáticas eram cerca de 150 a 200% inferiores às do RRIM 600 e do pé franco de HBr. Os valores médios diários de resistência estomática foram $6,0 \text{ s cm}^{-1}$ nos clones IAN 713 e IAN 873 e $15,0 \text{ s cm}^{-1}$ e $18,0 \text{ s cm}^{-1}$ nos pés francos de HBr e RRIM 600, respectivamente.

Contudo, sob condições de déficit hídrico acentuado no solo (Figs. 2, 3 e 4), as resistências estomáticas apresentaram-se extremamente elevadas, particularmente nos clones IAN 873 e RRIM 600, enquanto sob estresse moderado o valor médio diário da resistência estomática nos clones IAN 713 e HBr era de 15 e 10 s cm^{-1} , respectivamente; para o IAN 873, houve um aumento progressivo nesta resistência estomática durante o dia, passando de 15 s cm^{-1} para 80 s cm^{-1} , já para o clone RRIM 600 observou-se um aumento abrupto de 30 s cm^{-1} até 160 s cm^{-1} , com ligeira oscilação após este valor, e terminando o dia com valores seme-

lhantes à do clone IAN 873. Sob condições de estresse hídrico elevado (Fig. 4), mesmo plântulas de HBr e IAN 713 apresentaram valores elevados de resistência estomática, e os valores apresentados pelo IAN 713 foram inferiores à do HBr. Por outro lado, as plântulas de RRIM 600 e IAN 873 apresentaram valores extremamente altos da resistência estomática, acima de 150 s cm^{-1} , o que indica com

certeza que os estômatos das folhas destes clones estavam completamente fechados.

As diferenças observadas na sensibilidade estomática indicam que os clones estudados possuem diferentes respostas com relação ao déficit hídrico no solo, sugerindo que mesmo sob condições adversas os clones IAN 713 e HBr absorvem água do solo e mantêm, mesmo que de forma incipiente, uma taxa de transpiração. Os valores aqui observados de resistência estomática, referentes a IAN 873, são coincidentes com os encontrados com referência a este mesmo clone por Rocha Neto et al. (1983) sob condições de estresse hídrico moderado.

Os dados apresentados (Figs. 1 a 4) indicam também uma oscilação diária na resistência estomática, e isto foi mais evidente à medida que o estresse hídrico progredia. É provável que a oscilação diária esteja relacionada ao acúmulo de CO_2 nas raízes, ou mesmo a mudanças na resistência ao transporte interno de água na planta (Kramer, 1950; Parsons & Kramer, 1974; Brunini, 1979), à medida que a planta é afetada pelo déficit hídrico.

Embora as medidas diárias de resistência estomática sejam bem distintas entre os clones, ob-

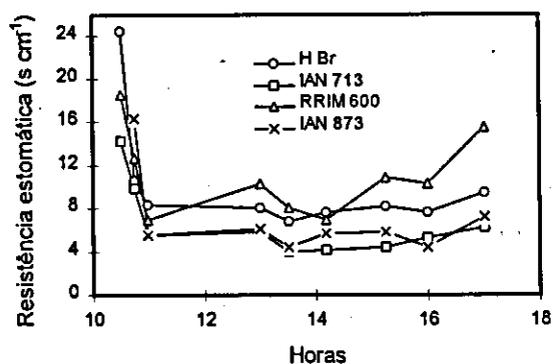


FIG. 1. Variação horária da sensibilidade estomática a trocas gasosas dos clones de seringueira com alta disponibilidade de água no solo.

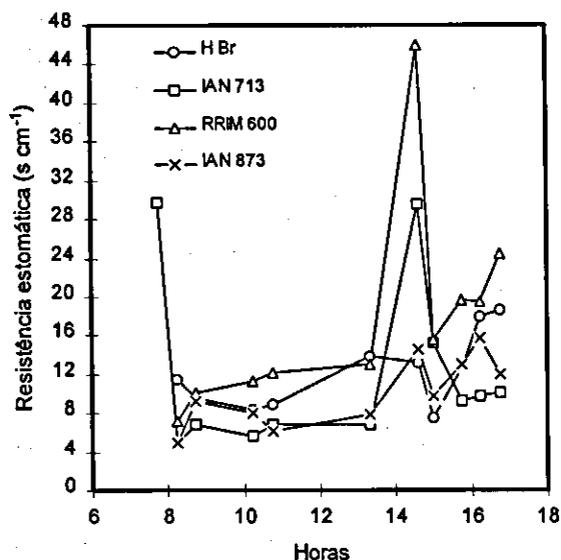


FIG. 2. Variação horária da sensibilidade estomática a trocas gasosas dos clones de seringueira com média disponibilidade de água no solo (em estresse hídrico por quatro dias).

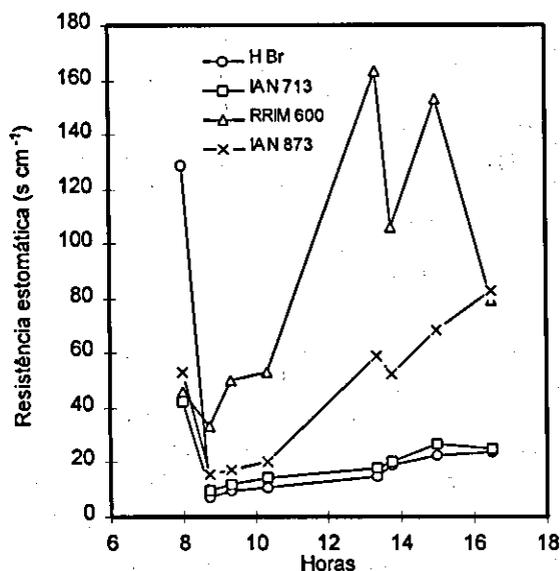


FIG. 3. Variação horária da sensibilidade estomática a trocas gasosas dos clones de seringueira com baixa disponibilidade de água no solo (em estresse hídrico por sete dias).

serva-se que existe um aumento substancial à medida que a umidade do solo decresce (Fig. 5). Ressaltam-se, neste aspecto, os clones IAN 713 e Hbr, nos quais, para o mesmo valor de umidade do solo a resistência estomática média do dia é substancialmente inferior à dos outros clones, indicando, sem dúvida, algum mecanismo de adaptação ao déficit hídrico; neste caso, a resistência estomática média do dia corresponde à média aritmética dos valores da resistência estomática medida somente sob condições de luminosidade.

Com relação ao potencial da água na folha, os resultados indicam um decréscimo contínuo à medida que o estresse progredia (Fig. 6). Observam-se também flutuações no potencial da água, não indicando uma taxa constante de diminuição até cinco dias após a indução ao estresse hídrico. Isto pode estar relacionado às oscilações diárias da resistência estomática como descrito anteriormente e as medições do potencial da água terem sido feitas num período em que os estômatos estavam fechados, induzindo a uma maior turgescência no tecido vegetal. Isto é corroborado pelo fato de esta oscilação em potencial da água na folha ter ocorrido princi-

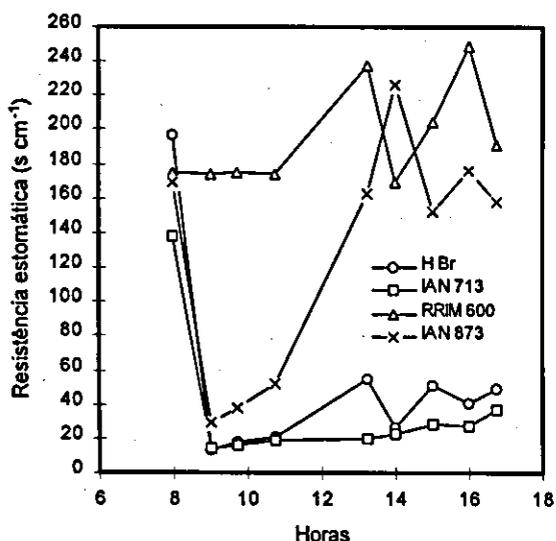


FIG. 4. Variação horária da sensibilidade estomática a trocas gasosas dos clones de seringueira com reduzida disponibilidade de água no solo (em estresse hídrico por dez dias)

palmente nos clones IAN 873 e RRIM 600, como observado com relação à resistência estomática. Deve-se ressaltar que o valor apresentado de potencial da água na folha corresponde a uma única medida diária, conforme exposto anteriormente, resultante de três medidas no mesmo ramo.

A recuperação do potencial da água na folha após o estresse hídrico só foi possível nas plântulas de HBr e IAN 713, visto que nas demais ocorreu senescência. Observou-se (Fig. 7) que mantidas sob condições de regime hídrico adequado no solo (irrigação diária) as folhas das progênies do pé franco de HBr e do clone IAN 873 apresentaram uma rápida recuperação, elevando o potencial da água na folha de -6,0 a -2,0 e de -5,0 a -1,5 MPa para o pé franco de HBr e clone IAN 713, respectivamente. Observa-se, também, que o HBr mantém um valor mais estável de potencial da água na folha, ao passo que o IAN 713 apresenta maiores oscilações com tendência a um decréscimo constante no potencial da água na folha, mesmo com o solo constantemente úmido.

Medidas "in situ" do potencial da água na folha em seringueira são raras na literatura; muitos dos trabalhos avaliam o potencial da água no xilema através da câmara de pressão; este método tem o inconveniente de alterar o equilíbrio dinâmico do transporte de água na planta, porém os resultados são comparáveis e aceitáveis. Os valores aqui apresentados são similares aos obtidos por Conceição et al.

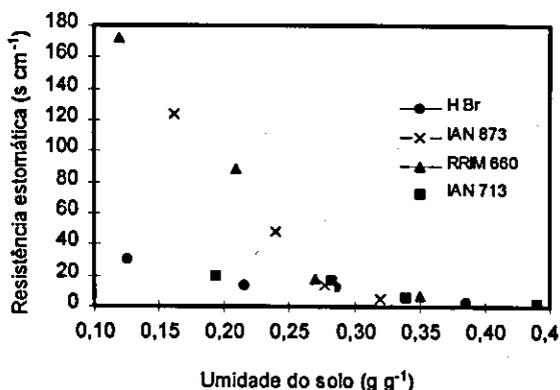


FIG. 5. Relação entre resistência estomática e umidade do solo, para os clones RRIM 600, IAN 713, IAN 813 e pé franco de HBr sob condições controladas.

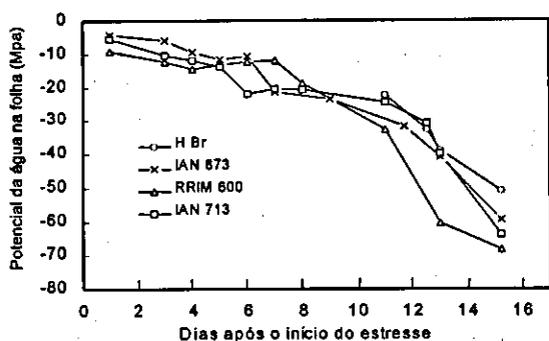


FIG. 6. Variação diária do potencial da água na folha em mudas de seringueira em função dos dias sendo submetidas ao estresse hídrico.

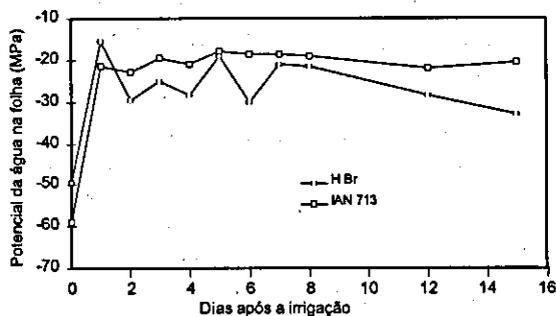


FIG. 7. Recuperação e posterior variação diária no potencial da água na folha para o clone IAN 713 e pé franco de HBr sob condições controladas.

(1985), embora estes autores tenham trabalhado com clones submetidos a um estresse hídrico menos severo.

A correlação entre potencial da água na folha e umidade do solo mostra que em todos os clones, o potencial da água decresce linearmente até certo limite de umidade do solo, e que após este valor o decaimento é exponencial (Fig. 8).

Por outro lado, observa-se certa oscilação no potencial da água na folha sob condições de estresse moderado. Isto poderia estar relacionado aos mecanismos internos de variação na resistência da planta ao transporte de água, sendo mais apropriado uma

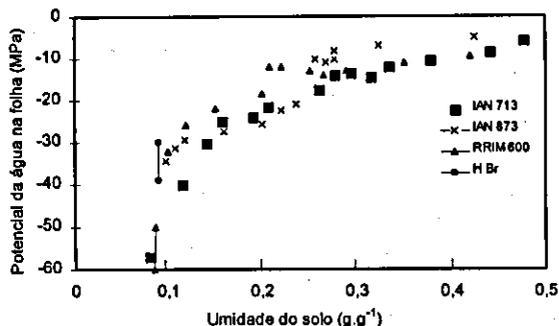


FIG. 8. Relação entre potencial da água na folha e umidade do solo, para os clones RRIM 600, IAN 713, IAN 873 e pé franco de HBr sob condições controladas.

analogia com um sistema de resistência capacitiva (Cowan, 1965; Molz & Ikenberry, 1974) e não simplesmente uma analogia à lei de Ohm (Van Den Honert, 1948). Outra possibilidade é o ajuste osmótico nas células dos tecidos vegetais à medida que o estresse hídrico foi-se acentuando (Hsiao et al., 1976; Ike, 1978). Esta parece ser uma evidência plausível, principalmente porque as medidas de potencial da água na folha, sob condições de alta umidade do solo (Fig. 7), após a planta ter sido submetida a um déficit hídrico elevado, nunca foram superiores a $-1,5$ MPa, o que indica que a componente osmótica poderia estar apresentando grande importância relativa após o estresse hídrico ter sido imposto.

CONCLUSÕES

1. Dos clones estudados, as progênies IAN 713 e HBr apresentam maior tolerância à desidratação; são capazes de manter altos valores de potencial de água na folha.
2. As progênies de RRIM 600 são as mais afetadas pelo déficit hídrico.

REFERÊNCIAS

BASTOS, T.X.; DINIZ, T.D.A.S. Clima típico da seringueira. Belém: Embrapa-CPATU, 1975. 12p.

- BLAKE, J.; FERRELL, W.K. The association between soil and xylem water potential, leaf resistance, and abscisic acid content in droughted seedlings of douglas-fir (*Pseudotsuga menziesis*). *Physiologia Plantarum*, v.39, p.106-109, 1977.
- BRUNINI, O. New devices for in situ measurements of soil and root water potentials and transport of water in the soil - plant - system. Guelph: University of Guelph, 1979. 144p. Ph.D. Thesis.
- CONCEIÇÃO, H.E.O. da; OLIVA, M.A.; LOPES, N.F. Resistência à seca em seringueira II. Crescimento e partição de assimilados em clones submetidos a déficit hídrico. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.21, n.2, p.141-153, fev. 1986.
- CONCEIÇÃO, H.E.O. da; OLIVA, M.A.; LOPES, N.F.; ROCHA NETO, O.G. da. Resistência à seca em seringueira I. Balanço hídrico e produção primária em seis clones submetidos a déficit. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.20, n.9, p.1041-1050, set. 1985.
- COWAN, I.R. Transport of water in the soil - plant - atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, v.2, p.221-239, 1965.
- DENMEAD, O.T.; MILLER, B.O. Field studies of the conductance of wheat leaves and transpiration. *Agronomy Journal*, v.6, n.8 p.307-311, 1976.
- FAIZ, S.M.A.; WEATHERLEY, P.E. Further investigations into the location and magnitude of the hydraulic resistances in the soil plant system. *New Phytologist*, v.81, p.19-28, 1978.
- HSIAO, T.C.; ACCEVEDO, E.; FERERES, E.; HENDERSON, D.W. Stress metabolism - Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B: Biological Sciences*, n.273, p.479-500, 1976.
- IKE, I. Water relations of indoor grown cassava (*Manihot* spp.). Guelph: University of Guelph, 1978. p.107. Ph.D. Thesis.
- KRAMER, P.J. Effects of wilting on the subsequent intake of water by plants. *American Journal of Botany*, v.37, p.280-284, 1950.
- MOLZ, F.J.; IKENBERRY, E. Water transport through plant cells and cell walls: Theoretical development. *Soil Science Society of America. Proceedings*, v.38, n.5, p.699-704, 1974.
- MORGAN, J.M. Osmotic adjustment in the spikelets and leaves of wheat. *Journal of Experimental Botany*, v.31, n.121, p.655-665, 1980.
- MUCHOW, R.C.; FISHER, M.J.; LUDLOW, M.M.; MYERS, R.J.K. Stomatal behaviour of kenaf and sorghum in a semiarid tropical environment II. During the day. *Australian Journal of Plant Physiology*, v.7, p.621-628, 1980.
- NEUMANN, H.H.; THURTELL, G.W. A Peltier cooled thermocouple dew point hygrometer for in situ measurement of water potential. In: BROW, R.W.; VAN HAVEREN, B.B. (Eds.). *Psychrometry in water relations research*. Logan, UT: Utah State University, Utah Agricultural Experimentation Station, 1972. p.103-112.
- NEUMANN, H.H. Water potential relationship in plant tissue measured by new dew point hygrometer technique. Guelph: University of Guelph, 1973. 117p. Ph.D. Thesis.
- NEWMAN, E.I. Resistance to water flow in soil and plant I. Soil resistance in relation to amount of roots: theoretical estimates. *Journal of Applied Ecology*, v.6, p.1-12, 1969.
- ORTOLANI, A.A.; PEDRO JÚNIOR, M.J.; ALFONSI, R.R.; CAMARGO, M.B.P.; BRUNINI, O. Aptidão agroclimática para regionalização da heveicultura no Brasil. In: SEMINÁRIO BRASILEIRO PARA RECOMENDAÇÕES DE CLONES DE SERINGUEIRA, 1., Brasília, 1983. *Anais...* Brasília: Embrapa - DDT, 1983. p.19-28.
- PARSONS, L.R.; KRAMER, P.J. Diurnal cycling in root resistance to water movement. *Physiologia Plantarum*, v.30, p.19-23, 1974.
- REICHARDT, K. *Processos de transferência no sistema solo-planta-atmosfera*. 4.ed. Campinas: Fund. Cargill, 1985. 445p.
- ROCHA NETO, O.G. da; CANO, M.A.O.; TIEBAUT, J.T.L. Eficiência no uso da água em plântulas de seringueira submetidas a déficit hídrico. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.18, n.4, p.363-369, abr. 1983.
- STONE, J.F.; ERICKSON, P.I.; ABDUL-JABBAR, A.S. Stomatal closure behavior induced by row spacing