

EFICIÊNCIA NO USO DA ÁGUA EM LEGUMINOSAS FORRAGEIRAS SUBMETIDAS A DEFÍCIT HÍDRICO ^{1/}

João Batista Teixeira ^{2/}
Marco Antonio Oliva ^{3/}
José Cambraia ^{4/}

1. INTRODUÇÃO

A redução da disponibilidade de água no solo pode induzir o fechamento parcial ou total dos estômatos, o que constitui importante mecanismo de defesa da planta contra a desidratação. Todavia, há, simultaneamente, redução na assimilação de dióxido de carbono. Dessa forma, mecanismos capazes de evitar tensão hídrica interna parecem ser incompatíveis com a produção primária. Esses mecanismos podem ser adaptações morfológicas, que evitam a transpiração excessiva, diminuindo a superfície foliar e, consequentemente, a superfície assimilatória, e/ou estômatos altamente sensíveis, que se fecham com desidratação moderada. Assim, a planta «evita ou previne» uma progressão da tensão hídrica, mantendo alto grau de hidratação nos tecidos.

^{1/} A presente publicação é parte do trabalho de tese do primeiro autor, apresentada à Universidade Federal de Viçosa para obtenção do Grau de Mestre em Fisiologia Vegetal.

Recebido para publicação em 31-8-83.

^{2/} Centro Nacional de Recursos Genéticos-CENARGEN, EMBRAPA, Caixa Postal 10.2373. 70770 Brasília, DF.

^{3/} Departamento de Biologia Vegetal da UFV. 36570 Viçosa, MG.

^{4/} Departamento de Biologia Geral da UFV. 36570 Viçosa, MG.

Eficiência no uso da água é a relação entre a fotossíntese líquida e a transpiração, isto é, a relação, numa mesma planta, entre a prevenção contra a perda de água e a tolerância do aparelho fotossintético à desidratação (8). Baixa relação fotossíntese/transpiração é característica de espécies consumidoras de água (7). O sucesso de algumas leguminosas em regiões de seca, no Nordeste do Brasil, e o desaparecimento total de outras durante os períodos de estiagem, na região do cerrado (4), permitem supor que apresentem mecanismos diferentes de tolerância e escape à seca. O objetivo deste trabalho foi avaliar a forma como seis espécies de leguminosas forrageiras compatibilizam a assimilação do dióxido de carbono e a perda de água, quando submetidos a déficit hídrico crescente.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de seis espécies de leguminosas forrageiras (*Galactia striata* D.C., *Cajanus cajan* (L.) Millsp., *Neonotonia wightii* (R. Grah. Ex. Wight & Arn.) Lackey cv. «Taiwan», *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Vit, *Centrosema brasiliense* (L.) Benth., *Centrosema pubescens* Benth.) foram cultivadas em casa de vegetação, de outubro de 1977 a janeiro de 1978.

Foram semeadas cinco sementes por vaso de 2 litros, que continha uma mistura de solo e areia, na proporção 3:1. Desenvolvida completamente a segunda folha, foram deixadas três plantas por vaso. O solo foi mantido perto da capacidade de campo até que cada uma das espécies apresentasse a quinta folha totalmente desenvolvida. Nesse estádio foi induzida desidratação progressiva, mediante a suspensão da rega.

O estado hídrico da planta durante esse período foi acompanhado pelo controle do teor relativo de água (ϕ), determinado segundo WEATHERLEY (12).

As medições de troca gasosa realizaram-se numa sala de cultivo com ambiente parcialmente controlado (temperatura de $25 + 1^\circ\text{C}$ e umidade relativa de 75%). A respiração no escuro e a fotossíntese foram determinadas mediante método potenciométrico desenvolvido por ZUNKER e KREEB (13) e adaptado para um sistema fechado de 1,85 litro. A transpiração foi determinada gravimetricamente, segundo o método descrito por STEUBING (10). A fotossíntese e a transpiração foram determinadas sob uma densidade de fluxo radiante de 34 mW.cm^{-2} .

A partir dos resultados das medições foram calculadas a taxa de fotossíntese líquida (P_n), a taxa respiratória (R_d) e a taxa transpiratória (T). Foi considerado ponto de compensação hídrica (PCH) o teor relativo de água (ϕ) em que P_n atinge o valor zero, ao passo que a eficiência no uso da água (P_n/T) foi calculada a partir das equações de regressão de P_n e T .

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A redução de P_n e T (Figuras 1 e 2), à medida que decresce o teor relativo de água (ϕ) da folha, parece mostrar que o mesmo mecanismo está influenciando a assimilação de CO_2 e a perda de água. A causa primária da redução da fotossíntese e da transpiração, diante do déficit hídrico, é o aumento da resistência estomática (2, 3).

No início do déficit observou-se maior redução de T , mas, com a progressão da deficiência, P_n passou a ser mais influenciada, atingindo o valor zero no ponto de compensação hídrica (PCH). Resultados semelhantes foram obtidos por SHIMSHI (9), com milho, e por ASTON (1), com feijão e girassol. A contribuição da resistência estomática à perda de água é maior, comparada aos processos de difusão

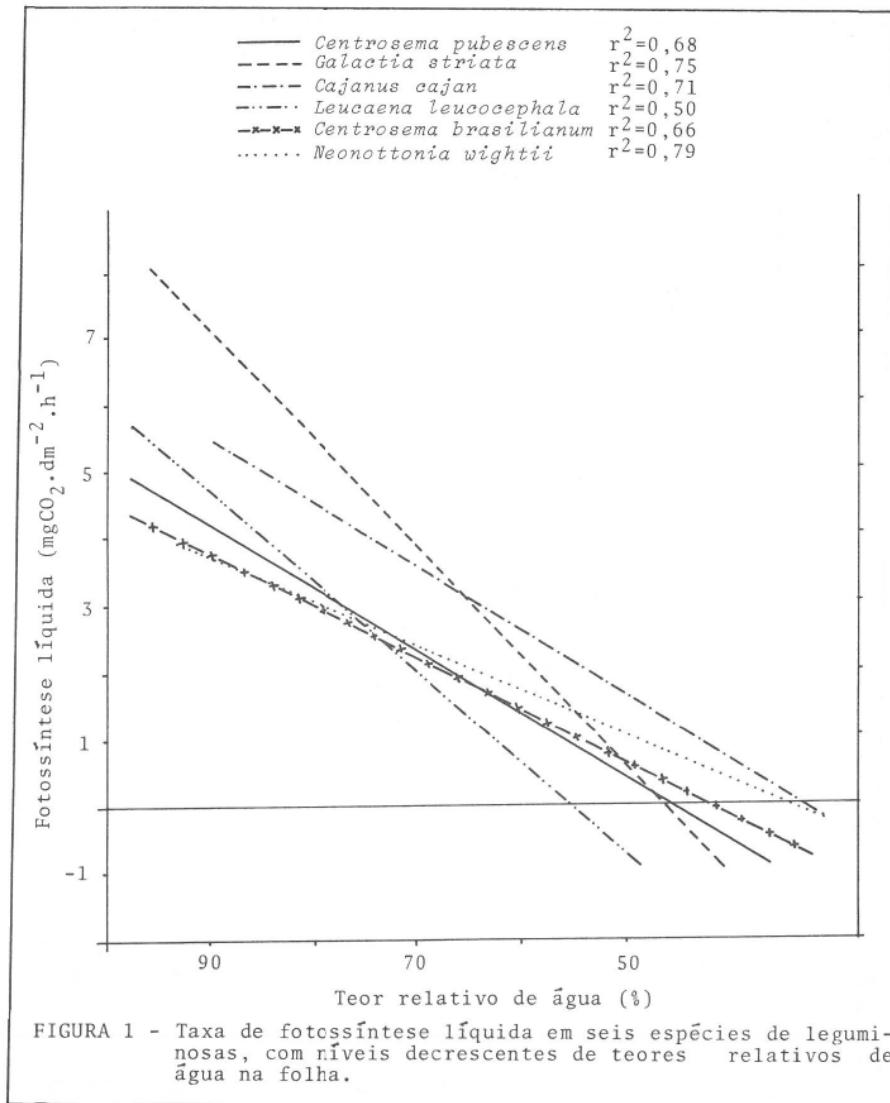
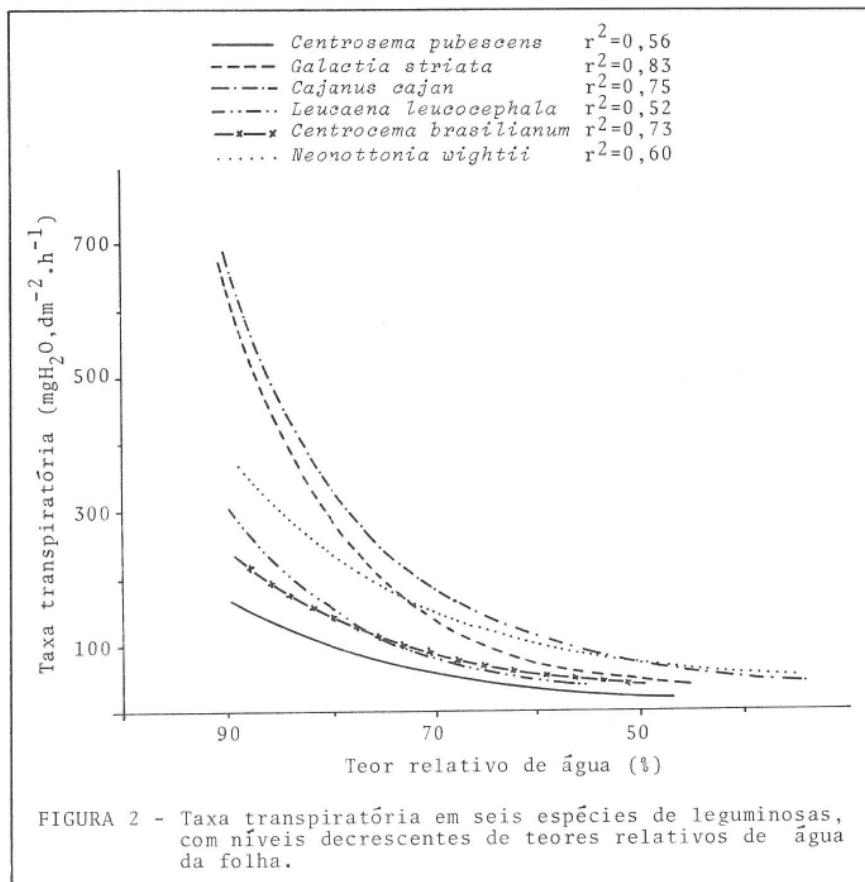


FIGURA 1 - Taxa de fotossíntese líquida em seis espécies de leguminosas, com níveis decrescentes de teores relativos de água na folha.

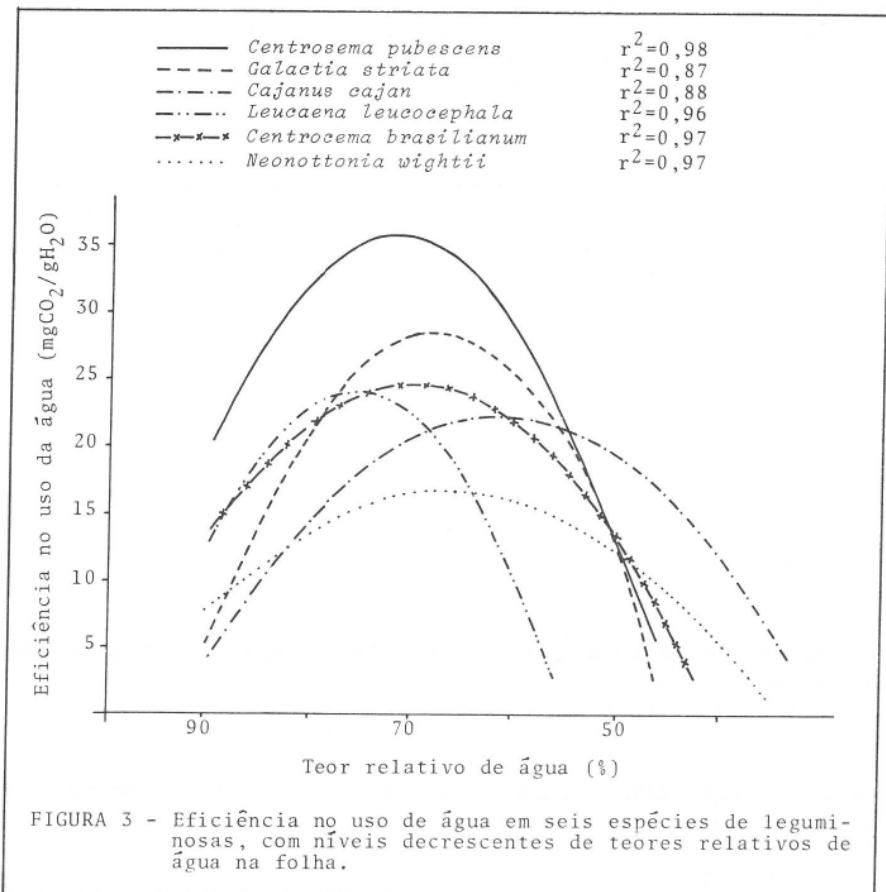
de CO_2 para o interior da folha, quando as condições do ambiente, principalmente a umidade relativa, a temperatura e o movimento do ar, são constantes (6). Isso se deve ao fato de que a difusão de CO_2 , no processo fotossintético, é controlada pelas resistências da camada de ar limítrofe, dos estômatos e do mesófilo ao passo que a transpiração está relacionada com as resistências difusivas da camada de ar limítrofe, dos estômatos e da cutícula ao vapor d'água. As duas últimas resistências atuam paralelamente sobre a difusão do vapor d'água, ao passo que, na fotossíntese, as três resistências atuam em série. Dessa forma, espera-se maior redução de T com o fechamento parcial dos estômatos. Com deficit acentuado, entretanto, tem sido verificado aumento na resistência do mesófilo, fator limitante de Pn (5), que passa a ser mais influenciada, comparativamente à transpiração.



Observou-se tendência de estabilização da taxa transpiratória com deficit acentuado, quando o ϕ da folha caiu de 50 a 60% (Figura 2). As diversas espécies apresentaram, nesse ponto, valores de T semelhantes, o que sugere que a resistência cuticular, provavelmente, passou a controlar a perda de água pela folha, sendo aproximadamente igual nas espécies estudadas.

A eficiência no uso da água (Pn/T), em todo o intervalo de desidratação estudado, vê-se na Figura 3. Para todas as espécies, a relação Pn/T aumentou inicialmente, alcançando valores máximos com diferentes ϕ . Esse aumento pode ser atribuído à maior redução de T no início do deficit hídrico. Atingindo o valor máximo de eficiência no uso da água, os valores novamente declinaram, até zero, no PCH, pela gradual redução de Pn . O início do declínio dos valores de Pn/T , quando relacionados com ϕ , mostram a sensibilidade dos estômatos ao deficit hídrico.

Os altos valores de eficiência no uso da água para *L. leucocephala*, *C. brasiliense* e *C. pubescens*, em plantas túrgidas, sugerem que, em condições de alto suprimento hídrico, essas espécies comportam-se como economizadoras de água. Por outro lado, *C. cajan*, *G. striata* e *N. wightii* parecem constituir espécies consumidoras, uma vez que apresentaram alta taxa transpiratória. Entretanto, à medida que diminuiu ϕ da folha, a relação Pn/T passou a apresentar comportamento



diferente. *G. striata* e *C. cajan* mostraram aumento aproximado de seis vezes na eficiência no uso da água, ao passo que para as outras espécies o aumento foi apenas de duas vezes. Como Pn foi maior nessas espécies em todo o intervalo de desidratação, o aumento da eficiência foi devido, provavelmente, à menor sensibilidade do aparelho fotossintético à desidratação.

A eficiência no uso da água alcançou valores máximos com ϕ diferentes (Quadro 1): *L. leucocephala* apresentou o valor máximo de eficiência com ϕ de 75%, ao passo que para *C. cajan* o valor máximo foi alcançado com ϕ de 61%. As outras espécies distribuíram-se entre esses valores.

O valor máximo de eficiência no uso da água corresponde ao ponto em que está ocorrendo máxima fixação de CO_2 e mínima transpiração. Dessa forma, o ϕ da folha correspondente à eficiência máxima no uso da água pode fornecer indicações da sensibilidade do aparelho fotossintético à desidratação. O menor ϕ , correspondente à máxima relação Pn/T, em *C. indicus* e *N. wightii* sugere maior tolerância do aparelho fotossintético à desidratação. Por outro lado, *L. leucocephala* e *C. pubescens*, provavelmente, são espécies de maior sensibilidade à redução no conteúdo hídrico foliar, evitando a desidratação mediante o fechamento dos estômatos, ainda com alto ϕ .

QUADRO 1 - Resultados referentes à taxa respiratória (RD), ponto de compensação hídrico (PCH), teor relativo de água correspondente à eficiência máxima no uso da água (ϕ) (Pn/T) máx; e eficiência máxima no uso da água, (Pn/T) max; em seis espécies de leguminosas forrageiras submetidas à desidratação

Espécies	(Rd*) (mgCO ₂ .dm ⁻² .h ⁻¹)	(PCH) (ϕ)	(ϕ)(Pn/T) máx. (ϕ)	(Pn/T)máx. (mgCO ₂ /gH ₂ O)
<i>L. leucocephala</i>	0,52 ± 0,07	56,1	75,7	23,8
<i>G. striata</i>	0,64 ± 0,09	46,4	68,1	28,3
<i>C. pubescens</i>	0,54 ± 0,05	46,2	72,2	36,7
<i>C. brasiliense</i>	0,42 ± 0,06	42,2	70,2	24,4
<i>N. wightii</i>	0,53 ± 0,07	35,5	66,4	16,6
<i>C. cajan</i>	0,55 ± 0,07	33,2	61,4	22,2

* Intervalo de confiança ($P \leq 0,05$), pelo teste de Tukey.

Em condições de baixo suprimento hídrico deve-se fazer o cultivo de espécies que tenham alta produtividade. Comparando as espécies estudadas, observa-se que *C. pubescens* apresentou os maiores valores de Pn/T em quase todo o intervalo de desidratação. Apresentou ainda, mesmo com ϕ de 50 a 55%, taxa de fixação de 20 mg CO₂/g H₂O transpirada, considerando que, mesmo em condições de ótimo suprimento hídrico, atingiu taxa transpiratória inferior a 200 mg H₂O. dm⁻². h⁻¹. Provavelmente, trata-se de espécie mais econômica no uso da água disponível no solo.

Os maiores valores de Pn/T para *C. pubescens*, *L. leucocephala* e *C. brasiliense* estão relacionados, principalmente, com as baixas taxas transpiratórias apresentadas em todo o intervalo de ϕ , o que sugere que essas espécies são mais adaptadas a condições de déficit hídrico, por exercerem maior controle da variação no conteúdo hídrico foliar.

Com relação a *G. striata*, os altos valores de Pn/T foram consequência, principalmente, das elevadas taxas de Pn, mesmo com baixos ϕ da folha.

L. leucocephala, *C. brasiliense* e *C. pubescens* devem constituir espécies que, preferencialmente, reduzem a perda de água mais sensivelmente, evitando desidratação mais profunda, o que seria danoso ao protoplasma. Essa sensibilidade do citoplasma à desidratação pode ser avaliada por meio do ponto de compensação hídrico (PCH), ou seja, o ϕ em que a taxa de fotossíntese líquida reduz-se a zero. No Quadro 1 observa-se que *L. leucocephala*, *G. striata*, *C. pubescens* e *C. brasiliense* apresentaram PCH superiores com 42% de ϕ , ao passo que para *N. wightii* e *C. cajan* o PCH chegou a 33 e 32%. Essas duas últimas espécies apresentaram taxa fotossintética positiva, mesmo com ϕ extremamente baixos. Esses dados constituem evidências de que são mais tolerantes à desidratação do protoplasma, considerando a atividade fotossintética como medida dessa tolerância. Dessa forma, os valores de Pn/T, relativamente altos, dessas espécies, mesmo com ϕ abaixo de 50%, devem estar relacionados mais com as taxas de fotossíntese nesse nível de desidratação, uma vez que a transpiração foi aproximadamente

igual para todas as espécies, em torno de $50\text{mg. dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, e processou-se principalmente pela cutícula da folha.

No intervalo de desidratação estudado não se observou efeito do deficit hídrico sobre a taxa respiratória em nenhuma das espécies estudadas (Quadro 1). Resultado semelhante, com *Trifolium repens* L., foi obtido por UPCHURCH *et alii* (11). BRIX (3), ao contrário, encontrou acentuados efeitos da desidratação sobre a taxa respiratória em tomateiro.

Das espécies analisadas, destaca-se *C. cajan*, leguminosa bem sucedida nas regiões de seca. Os resultados mostraram que, embora sendo altamente produtiva, suporta graus extremamente altos de desidratação, mantendo balanço positivo de CO_2 . Esses atributos fisiológicos, e outros não avaliados neste estudo conferem a *C. cajan* a possibilidade de ser a espécie mais recomendável para as áreas de seca.

4. RESUMO

A capacidade de tolerância e escape à seca foi estudada em plantas de *Galactia striata*, *Cajanus cajan*, *Neonotonia wightii*, *Leucaena leucocephala*, *Centrosema brasiliense* e *Centrosema pubescens*. Houve redução gradual na taxa fotossintética e transpiratória, conforme a queda do teor relativo de água da folha. Em todas as espécies estudadas, no início do deficit hídrico, a transpiração decresceu mais que a fotossíntese, aumentando os valores da eficiência no uso da água. Com deficit hídrico acentuado, a taxa fotossintética foi mais inibida, o que acarretou redução na eficiência no uso da água. As menores taxas transpiratórias e os maiores valores de eficiência no uso da água de *C. pubescens*, *C. brasiliense* e *L. leucocephala* indicam maior prevenção contra a perda de água. Os menores valores de ponto de compensação hídrica e os menores teores relativos de água, correspondentes à máxima eficiência no uso da água, de *C. cajan* e *N. wightii* constituem evidências de maior tolerância à desidratação. Os altos valores da taxa de fotossíntese líquida média de *C. cajan* e *G. striata* sugerem menor sensibilidade do aparelho fotossintético à redução no teor relativo de água da folha.

5. SUMMARY

In a greenhouse experiment, the drought resistance of *Galactia striata*, *Cajanus cajan*, *Neonotonia wightii*, *Leucaena leucocephala*, *Centrosema brasiliense* and *Centrosema pubescens* were compared. All species showed a progressive reduction of both photosynthesis and transpiration rates as a function of the relative water content of the leaves. Mild water stresses caused more pronounced effects on transpiration than on photosynthesis, while the severe ones had opposite effects. The lower transpiration rate the higher water use efficiency shown by *C. pubescens*, *C. brasiliense* and *L. leucocephala* indicated these species could withstand water deficiency probably by an avoidance mechanism. On the other hand, *C. cajan* and *N. wightii* had lower compensation points, which suggests desiccation tolerance. The species *C. cajan* and *G. striata* showed higher net photosynthesis and lower sensitivity of the photosynthetic apparatus to water stress.

6. LITERATURA CITADA

- ASTON, M.J. Changes in internal water status and the gas exchange of leaves in response to ambient evaporative demand. In: SLATYER, T.O. (ed.) *Plant. response to climatic factors*. Paris, Proc. Uppsala Simp, 1973. p. 243-247.

2. BOYER, J.S. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.*, 46:236-239. 1970.
3. BRIX, H. The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol Plant.*, 15:11-20. 1962.
4. CARVALHO, L.J.C.B. Aspectos do estabelecimento de pastagens consorciadas. *Inf. Agropec.*, 6:31-33, 1980.
5. COLLATZ, G.J. Influence of certain environmental factor on photosynthesis and photorespiration in *Sinmodia chinensis*. *Planta*, 134:127-132. 1977.
6. GAASTRA, P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landb. Hogesch. Wageningen*, 59:1-68, 1959.
7. LEVITT, J. *Responses of plants to environmental stress*. New York, Academic Press, 1980. p. 1-607.
8. NEALES, T.F.; TREHARNE, K.J. & WAREING, P.F. A relationship between net photosynthesis, diffusion resistance and carboxylation enzyme activity in bean leaves. In: HATCH, M.D., OSMOND, C.B. and SLATYER, R.O. (eds.) *Photosynthesis and photorespiration*. New York, Wiley-Interscience, 1971. p. 89-96.
9. SHIMSHI, D. Effect of soil moisture and phenylmercuric acetate upon stomatal aperture, transpiration, and photosynthesis. *Plant Physiol.*, 38:713-721. 1963.
10. STEUBING, L. *Pflanzenökologische Prakticum*. Berlin, P. Parey Verlag, 1965. p. 262.
11. UPCHURCH, R.P.; PETERSON, L. & HAGAN, R.M. Effect of soil moisture content on the rate of photosynthesis and respiration in ladino clover (*Trifolium repens* L.) *Plant Physiol.*, 30:297-303. 1955.
12. WEATHERLEY, P.E. Studies in the water relations of cotton plant. I. The fields measurement of water deficits in leaves. *New Phytol.* 49:81-97. 1950.
13. ZUNKER, E. & KREEB, K. Untersuchungen zur potentiometrischen Messung der Photosyntheserate. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 83:245-257. 1970.