

LUIZ ROBERTO ANGELOCCI

Professor Assistente do Departamento de Física e
Meteorologia da Escola Superior de Agricultura
"Luiz de Queiroz" - USP

RESPOSTAS DE PLANTAS JOVENS DE *Coffea arabica* L. E
DE *Coffea canephora* PIERRE ÀS VARIAÇÕES DO FLUXO DE
ÁGUA NO SISTEMA SOLO-PLANTA-ATMOSFERA

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas, para a obtenção do
título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. ANTONIO CELSO N. DE MAGALHÃES

CAMPINAS
Estado de São Paulo - Brasil
- 1983 -

UNIVERSIDADE
BIBLIOTECA CENTRAL

À memória do meu
saudoso pai,
MINHA HOMENAGEM

À minha mãe,
Aos meus irmãos,
DEDICO

À minha esposa
Claudeti,
OFEREÇO

AGRADECIMENTOS -

- Ao Prof. Antonio C.N. de Magalhães, pela orientação apoio e amizade.
- Ao Pesquisador-Científico Orivaldo Brunini, pela colaboração na parte metodológica, pelas sugestões e revisão crítica deste trabalho.
- Ao Professor Nilson A. Villa Nova, pelo apoio e sugestões na elaboração deste trabalho.
- Ao Professor Paulo L. Libardi, pela colaboração na obtenção dos dados de características físicas do solo e pelo incentivo.
- A Eng^a Agr^a Sidneide Manfredini, pela colaboração na obtenção dos dados de características físicas do solo.
- Aos Pesquisadores-Científicos Altino A. Ortolani, Rogério R. Alfonsi, Mário J. Pedro Jr. e ao Eng^o Agr^o Marcelo B. P. de Camargo, pelo apoio e incentivo e à Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas, pelas facilidades oferecidas durante a realização dos cursos e deste trabalho.
- Aos Professores Epaminondas S.B. Ferraz, José C. Ometto, Afonso Decico, Klaus Reichardt e Vírgilio F. do Nascimento, pelo apoio e incentivo, e ao Departamento de Física e Meteorologia da E.S.A. "Luiz de Queiroz" - USP, pelas facilidades colocadas à nossa disposição durante a realização deste trabalho.

- Ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, pela oportunidade da realização do Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e aos professores do curso, pelos ensinamentos e amizade.
- Ao Professor Hilton S. Pinto, pela colaboração na parte metodológica deste trabalho.
- A Seção de Genética e a Seção de Café do Instituto Agrônomo de Campinas, pelo auxílio na formação das plantas utilizadas.
- A Eng^ª Agr^ª Heloísa H. Sala, pela colaboração na obtenção dos dados.
- Ao Professor Fernando R. Martins, pela revisão crítica deste trabalho.
- Aos Srs. Luiz A. Macedo, Adamastro Polastro e José C. Fabri, pela colaboração na formação das plantas.
- A Sra. Sônia Novaes Rasera e ao Sr. Ayrton Rasera, pelos serviços de datilografia e impressão, e a Srta. Lillian Sotha, pela confecção dos desenhos deste trabalho.
- A minha esposa Claudete V. Angelocci, um agradecimento especial, tanto pela colaboração nas diversas fases da elaboração deste trabalho, como pelo incentivo, compreensão e sacrifício demonstrados, os quais foram fundamentais para que o nosso treinamento e esta tese fossem realizados.

ÍNDICE

	<u>página</u>
I. INTRODUÇÃO	1
II. REVISÃO DE LITERATURA	6
1. Conceituação e terminologia nas relações hí- dricas no sistema solo-planta-atmosfera	6
2. Movimento da água no sistema solo-planta-at- mosfera	11
3. Estudos sobre o transporte de água no siste- ma solo-planta-atmosfera em cafeeiros	49
III. MATERIAIS E MÉTODOS	60
1. Plantas	60
2. Solo	60
3. Câmara de crescimento e monitoração das con- dições ambientais	61
4. Determinação das resistências ao fluxo hídr- co e das relações entre potenciais da água e taxas de transpiração	66
4.1. Teoria	66
4.2. Medida do potencial da água no solo e na folha	67
4.3. Medida da taxa de transpiração	76
4.4. Estimativa do potencial da água na su- perfície da raiz	79
4.5. Determinação da condutividade hidrâuli- ca e da umidade do solo	81
4.6. Comportamento estomático	82
4.6.1. Medidas com o porômetro	84

4.7. Sequência experimental de medições de transpiração de potencial da água e de resistência estomática	84
4.8. Acompanhamento da recuperação de déficit hídrico nas folhas	86
IV. RESULTADOS E DISCUSSÃO	87
1. Características físico-hídricas do solo	87
2. Testes de utilização e de respostas dos higrômetros de solo e de folhas	90
3. Características de crescimento do sistema radicular e da parte aérea	94
4. Comportamento estomático	99
4.1. Variação da resistência estomática no período luminoso	99
4.2. Variação da resistência estomática à difusão de vapor com a variação do potencial da água a folha	113
5. Relações entre potenciais da água no solo, na superfície radicular e nas folhas	120
5.1. Relação entre potenciais da água no solo e na superfície das raízes	120
5.2. Relação entre potenciais da água na superfície das raízes e nas folhas	135
6. Relação entre taxas de transpiração e potencial da água no sistema solo-planta	137
7. Resistência da planta ao fluxo hídrico	140

8. Recuperação das plantas após estresse hídrico	160
V. CONCLUSÕES	167
VI. RESUMO	171
VII. SUMMARY	174
VIII. BIBLIOGRAFIA	176

LISTA DE QUADROS

Quadropágina

1. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico, com a alteração do fluxo, encontrada pelos diversos autores, com as respectivas espécies, meio de suprimento hídrico e faixas de valores de fluxo utilizadas 47
2. Densidades de fluxo energético total (ET) nas faixas do visível (V) e do infra-vermelho (IV), em $W.m^{-2}$ e em valor porcentual do total, para planos situados às distâncias de 30 e 45 cm do plano das lâmpadas 62
3. Erro médio e desvio-padrão na medida da variação de peso (numa faixa de 0,4 a 9,0 g) através de balanças "Ohaus", em relação à balança de precisão "Mettler" 77
4. Comprimento total, raio médio e área superficial do sistema radicular das plantas utilizadas de *Coffea arabica* cv. Catuai e de *Coffea canephora* cv. Robusta 95
5. Densidade de raízes (d_r), área foliar (A.F.) e relação entre área das raízes e área foliar (A.R./A.F.) para as plantas utilizadas de *Coffea arabica* cv. Catuai e de *Coffea canephora* cv. Robusta. Em cada planta o primeiro valor de A.F. e A.R. / A.F. refere-se ao primeiro ciclo de secamento, e o segundo ao final do segundo ciclo. Ver detalhes no texto 96

6. Valores de condutividade hidráulica do solo
 $(K_{(w)})$, taxa de fluxo de água nas raízes (q) ,
diferença $(\Delta\psi)$ e gradiente $(\Delta\psi/\Delta Z)$ de potencial
da água entre a superfície radicular e o solo
para três densidade de raízes (L_v) , a diversos
valores de potencial da água do solo (ψ_s) , na
variedade Catuai de *Coffea arabica* 122
7. Valores de condutividade hidráulica do solo
 $(K_{(w)})$, taxa de fluxo de água nas raízes (q) ,
diferença $(\Delta\psi)$ e gradiente $(\Delta\psi/\Delta Z)$ de potencial
da água entre superfície radicular e solo para
três densidades de raízes (L_v) , a diversos valores
de potencial da água do solo (ψ_s) na varie-
dade Robusta de *Coffea canephora* 123

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>	<u>página</u>
1. Variações temporais típicas da temperatura do ar em seis pontos diferentes dentro da câmara de crescimento. 1A: durante o fotoperíodo; 1B: durante o período noturno	65
2. Diagrama do sistema de medida do potencial da água pelo método de higrometria de par termoeletrico. Ch= chromel; Ct = constantan; Cu = cobre; <u>a</u> = junção de medida; <u>b</u> e <u>c</u> = junções de referência	69
3. Curvas da relação entre a corrente de resfriamento fornecida e a força eletromotriz gerada nos diferentes higrômetros de par termoeletrico, para câmaras em equilíbrio com ambiente "seco" - (curvas "secas")	75
4. Comparação entre as pesagens nas balanças "Ohaus" e na balança "Mettler", esta tomada como padrão	78
5. Diagrama de equipamento de medida do avanço da frente de molhamento no solo em função do tempo.	83
6. Curva de retenção da água no solo utilizado	88
7. Variação da distância percorrida pela frente de molhamento do solo em função do tempo	89

FiguraQuadro

8. Tempo de resposta dos higrômetros de par termo-elétrico para entrada em equilíbrio com o solo. Os sensores encontravam-se anteriormente em equilíbrio com solo seco quando foram instalados em solo úmido e vice-versa 91
9. Tempo de resposta dos higrômetros de par termo-elétrico para a entrada em equilíbrio com a folha 92
10. Variação temporal da resistência estomática à difusão de vapor d'água, da temperatura do ar na câmara do porômetro (—•), da temperatura da folha (•---) e do déficit de saturação de vapor d'água na câmara do porômetro para três plantas da cultivar Catuai de *Coffea arabica*. A, B e C representam medidas em plantas diferentes; D, E e F representam medidas, numa outra condição de ψ_s , para as plantas A, B e C, respectivamente. As barras nos valores de resistência estomática representam erros-padrões das médias em diferentes folhas 100
11. Variação temporal da resistência estomática à difusão de vapor d'água, da temperatura do ar na câmara do porômetro (—•) e na câmara de crescimento (•...•), da temperatura da folha (•---), do déficit de saturação de vapor d'água medido com o porômetro (—•) e com o psicrômetro instalado na câmara de crescimento (•...•),

- para três plantas da cultivar Robusta de *Coffea canephora*. A, B e C representam medidas em plantas diferentes; D, E e F representam medidas, numa outra condição de ψ_s , para as plantas A, B e C, respectivamente. As barras nos valores de resistência estomática representam erros-padrões das médias em diferentes folhas 101
12. Variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água em função da variação do potencial da água na folha, na cultivar Catuai de *Coffea arabica* e na cultivar Robusta de *Coffea canephora*. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento 114
13. Relação entre potenciais da água na folha e na superfície da raiz para a cultivar Catuai de *Coffea arabica* e para a cultivar Robusta de *Coffea canephora*. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento .. 134
14. Relação entre taxa de transpiração e diferença máxima entre potenciais da água na superfície radicular e na folha, na cultivar Catuai de *Coffea arabica* e na cultivar Robusta de *Coffea canephora*, para diferentes faixas de valores de potencial da água do solo. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento 138

Figura

15. Variação da taxa de transpiração em função da relação $\Delta\psi/\psi_s$, sendo $\Delta\psi$ a diferença de potencial da água entre o solo e a folha e ψ_s o potencial da água no solo. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento. 141
16. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico nas duas cultivares, em função do potencial da água no solo. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento. As setas assinalam pontos relativos à planta número 03 de Catuai 143
17. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico nas duas cultivares, em função do potencial da água na folha. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento. As setas assinalam pontos relativos à planta número 03 de Catuai 144
18. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico nas duas cultivares, em função do valor médio entre os potenciais da água na folha e na superfície da raiz. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos fechados: 2º ciclo de secamento. As setas assinalam pontos relativos à planta número 03 de Catuai 145

Figura

19. Curvas de recuperação dos potenciais da água na folha e no solo na cultivar Catuai de *Coffea arabica*, após o fornecimento de água às raízes de plantas com diferentes graus de estresse hídrico. Cada curva, com o respectivo símbolo, representa uma planta 161
20. Curvas de recuperação dos potenciais da água na folha e no solo na cultivar Robusta de *Coffea canephora*, após o fornecimento de água às raízes de plantas com diferentes graus de estresse hídrico. Cada curva, com o respectivo símbolo, representa uma planta 162

I. INTRODUÇÃO

A importância fundamental da água para o metabolismo vegetal tem estimulado o desenvolvimento de estudos sobre fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, os quais visam não somente a aumentar o conhecimento científico básico desse processo de transporte, mas também a fornecer subsídios para sua eventual aplicação prática. Exemplo disso são as investigações sobre o comportamento de espécies e de materiais genéticos vegetais quanto ao consumo de água e a resistência à seca. Nessas investigações, são pontos fundamentais os estudos relacionados à absorção de água pelas raízes e à transpiração, já que o balanço entre esses dois processos estabelece o nível de hidratação ou de déficit hídrico dos diferentes órgãos vegetais, o qual determinará o grau de atividade metabólica e de crescimento da planta.

TAYLOR (1980) afirmou que nos estudos sobre absorção de água do solo pelo sistema radicular e naqueles sobre fatores modificadores desse processo, devem considerar-se as seguintes variáveis: a) estado de energia e quantidade de água na rizosfera; b) superfície total do sistema radicular; c) resistência radial ao fluxo de água desde o solo até a interface solo-raiz e ao longo das células do córtex até o lume dos vasos do xilema; d) resistência axial ao fluxo hídrico nos elementos do xilema; e) taxa de transpiração. A partir da última década intensificaram-se as investigações que dão ênfase a essas variáveis, envolvendo também aspectos

adicionais como modelos de fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, relações entre taxa de transpiração ou de evapotranspiração e estado de energia da água nas diversas partes componentes do sistema, resposta dos estômatos ao déficit hídrico, manutenção de turgescência por ajuste osmótico, relações entre o teor e o potencial da água em folhas, sendo os trabalhos desenvolvidos em condições de ambiente controlado ou em condições naturais.

O avanço das pesquisas sobre relações hídricas no sistema solo-planta-atmosfera, quanto ao aspecto qualitativo, está bastante associado ao desenvolvimento de equipamentos e técnicas que permitiram a evolução dos métodos ligados a essa área. O próprio desenvolvimento metodológico constitui-se uma importante linha de pesquisa, que permitiu, nos últimos quinze anos, o aperfeiçoamento de equipamentos para medida de transpiração, de comportamento estomático e de potencial da água, bem como para monitoração de ambientes de crescimento vegetal.

Além de possibilitar a evolução das investigações na área, passando-as de um aspecto puramente estático (como o das determinações de teor de água em folhas) para aspectos dinâmicos quanto ao transporte hídrico, pode dizer-se que o desenvolvimento desses equipamentos, conjuntamente com a natural diversidade de abordagens metodológicas, tem levado à diferenciação das linhas de pesquisa e até de grupos científicos que se caracterizam por áreas de investigação muito variadas de relações hídricas no sistema solo-planta-atmosfera.

Um ponto sob intensa investigação atualmente é

aquele referente à modelos de fluxo hídrico, envolvendo estimativas de resistência ao transporte de água nos diferentes componentes do sistema. Outro aspecto bastante investigado refere-se à relação entre taxa de transpiração e variação do potencial da água no solo e na planta, que permite caracterizar espécies ou variedades quanto ao comportamento frente às alterações da disponibilidade hídrica. Um terceiro aspecto estudado com frequência nos últimos anos está ligado ao ajuste osmótico em diversos órgãos das plantas, que permite seja mantido um processo importante na tolerância à seca, isto é, a turgescência dos tecidos através do mecanismo de variação do potencial de pressão da água. Ao lado desses aspectos, um outro ligado ao fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera, e que merece atenção dos pesquisadores há mais tempo, é aquele relativo ao controle estomático da perda de água. Atualmente, nas investigações sobre esse mecanismo de controle, é dada ênfase às relações funcionais entre condutância estomática, potencial da água na folha e déficit de saturação, bem como ao ajuste da resposta dos estômatos durante o estresse hídrico para diversas espécies.

Essa multiplicidade de aspectos tem sido investigada utilizando quase que exclusivamente plantas de ciclo anual, dando-se pouca atenção à plantas perenes, em consequência, principalmente das dificuldades de manipulação dessas últimas em condições controladas de ambiente, pelo seu crescimento mais lento e pelas dificuldades para a aplicação dos resultados a plantas em estágios de crescimento diferentes daquelas do estudo. O cafeeiro está incluído nesse caso de plantas em que o aspecto dinâmico do transporte de água no

sistema solo-planta-atmosfera necessita de investigações adicionais, em vista do pequeno número de pesquisas realizadas, voltadas para estudos de resposta estomática às variáveis do meio ambiente, com resultados não totalmente esclarecedores. Pouco foi pesquisado quanto às relações entre potenciais da água do solo e da planta, quanto ao fluxo transpiratório e quanto às resistências ao transporte hídrico. Contribui para isso, o fato de o cafeeiro ser, além de uma planta perene, uma cultura sem aptidão climática (portanto, sem interesse econômico imediato) nos países onde os estudos citados estão mais desenvolvidos. A constatação desse fato levou a realização da presente pesquisa, que tem por objetivos principais:

a) avaliar as resistências ao fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera (SSPA) de duas espécies do gênero *Coffea*, em condições controladas;

b) estudar as variações das resistências associadas às variações do fluxo e do estado de energia da água no SSPA;

c) estudar as relações entre taxa de transpiração e o estado de energia da água no sistema solo-planta-atmosfera (SSPA) para as duas espécies em estudo, nas condições do experimento;

d) verificar possíveis padrões de comportamento estomático dessas espécies, em condições controladas, quando do desenvolvimento de défices hídricos;

e) testar a aplicabilidade, em mudas de cafeeiro, de equipamentos e de métodos desenvolvidos mais recente

mente para estudos de relações hídricas no SSPA;

f) sugerir possíveis linhas de pesquisa em es
tudos de relações hídricas no SSPA para cafeeiros.

II. REVISÃO DE LITERATURA

1. CONCEITUAÇÃO E TERMINOLOGIA NAS RELAÇÕES HÍDRICAS NO SISTEMA SOLO-PLANTA-ATMOSFERA

Um ponto importante nos estudos sobre a dinâmica da água no sistema solo-planta-atmosfera é aquele referente aos trabalhos básicos sobre conceituação e terminologia envolvidas nos mesmos. Ao longo de várias décadas neste século, pesquisadores procuraram mudar o aspecto puramente estático da conceituação e terminologia empregadas nas investigações das relações hídricas no SSPA para um aspecto dinâmico, embora nem sempre atuando de modo coordenado, voltados que estavam para análise da parte componente do sistema que cabia à sua especialização específica. Assim, o solo seria o principal objetivo para o físico de solos, a planta para o fisiologista vegetal e a atmosfera para o meteorologista. Disso resultou que certos conceitos, fundamentalmente idênticos para todo o SSPA, fossem expressos em terminologia diferente para cada parte do mesmo, principalmente no solo e na planta. Este fato resultou na dificuldade de entendimento dos processos de transferência, até o momento em que os pesquisadores compreenderam que o sistema, sob o ponto de vista de transporte hídrico, deveria ser considerado como um contínuo físico.

Embora alguns parâmetros como umidade do solo e da folha com base em peso seco, déficite de saturação de água da folha (STOCKER, 1928) e turgescência relativa ou con-

teúdo relativo de água (WEATHERLEY, 1950) ainda venham sendo usados em estudos de relações hídricas no sistema solo-planta-atmosfera desde a segunda década deste século, ficou evidenciado que tais parâmetros tornaram-se insuficientes para explicarem o processo de transporte hídrico no SSPA, exigindo serem complementados e até substituídos por uma conceituação que se baseasse no estado de energia da água no sistema.

PENNER (1915, apud TAYLOR & SLATYER, 1962), in introduziu o termo "força de sucção de água" da planta, utiliza do também por URSPRUNG & BLUM (1916). De modo correlato, THO DAY (1918) sugeriu o termo "poder de absorção de água", STI LES (1922) criou "pressão de sucção" e BECK (1928) "tensão de sucção". SHULL (1930) e CURTISS & SCHOFIELD (1933) propuse ram, respectivamente, "pressão osmótica" efetiva" e "pressão de turgescência". Para o solo, BUCKINGHAM (1907) introduziu o termo "potencial capital", popularizado após RICHARDS (1928) e SCHOFIELD (1935) propôs o conceito de pF.

Essa desuniformidade na conceituação e nos ter mos relativos à avaliações do estado de energia da água no SSPA, que trazia dificuldades e confusões para o intercâmbio científico, começou a ser eliminada por EDLEFSEN (1941), que propos terminologia baseada em conceitos termodinâmicos, usan do a "energia livre específica da água" com as componentes de vidas à pressão hidrostática, concentração osmótica, campo gravitacional e tensão interfacial.

Físicos de solo como DAY (1942), EDLEFSEN & AN DERSON (1943), GARDNER & CHATELAIN (1947) e GARDNER *et al.* (1951) começaram a aplicar os conceitos termodinâmicos e a

terminologia deles derivadas ao movimento da água no solo. Porém os fitofisiologistas continuaram a utilizar, por apreciável período, conceitos e termos que, embora ligados à energia da água no SSPA, não se baseavam especificamente na Termodinâmica. O mais empregado foi o "défice de pressão de difusão" (DPD) proposto por MEYER (1945), definido como a quantidade pelo qual a pressão de difusão da água numa solução é menor do que aquela da água pura a mesma temperatura e pressão, sendo expressa numericamente pela diferença algébrica entre pressão osmótica e pressão de turgescência. Excessão, na época, entre os fisiologistas foi BROYER (1947), o qual sugeriu que se aplicasse a conceituação e terminologia termodinâmicas baseadas em energia livre, propondo o termo "energia livre líquida específica do influxo" (NIF) como sendo a diferença entre a soma algébrica das energias livres específicas que causam movimento de água para dentro e para fora do sistema (no caso a célula). Esse valor poderia ser calculado como a diferença entre a somatória da energia livre específica dos solutos osmóticos e da energia livre específica hidrostática. Aquele mesmo autor sugeriu também um componente de energia livre específica não metabólica (atualmente potencial matricial). Embora aparentemente idêntidos, DPD e NIF se diferenciavam pelo fato de que o primeiro é conceitualmente mais restrito, por aplicar-se somente às componentes de pressão osmótica e de pressão de turgescência, enquanto o segundo descreve esses fatores e outros responsáveis pelo movimento da água no sistema, como adsorção e embebição. As propostas de BROYER (1947) não tiveram grande aceitação, e o DPD continuou a ser muito usado nas investigações sobre relações hídricas na planta.

A uniformização de termos e conceitos em bases termodinâmicas nos estudos sobre transporte de água no SSPA começou a se concretizar através dos trabalhos de TAYLOR & SLATYER (1960, 1962), respectivamente físico de solo e fitofisiologista. Os autores demonstraram a propriedade do uso da energia livre de Gibbs por unidade de massa (ou por volume específico) para expressar o estado da água num sistema composto por sólidos, soluções e gases como o SSPA, com a denominação de potencial químico da água, ou apenas potencial da água. Tais trabalhos vem sendo tomados como referência em relação à conceituação e terminologia a serem empregadas em estudos de relações hídricas no SSPA (TAYLOR, 1968; SLAVIK, 1974). Após isso, alguns autores tentaram propor termos, baseados nos conceitos termodinâmicos, para o potencial total da água, como hidropotencial (SHMUELI & COWEN, 1964, apud SLAVIK, 1974), mas essas denominações não tiveram maior aceitação.

A aplicação da função energia livre de Gibbs no estudo do estado de energia da água no SSPA permitiu a TAYLOR & SLATYER (1960, 1962) definirem o conceito de potencial de pressão, potencial osmótico e potencial matricial, como componentes mais importantes do potencial total da água no SSPA.

SLAVIK (1974) definiu potencial de pressão como o acréscimo no potencial total da água devido à pressão hidrostática, sendo positivo na maior parte das células e negativo nos vasos do xilema, e potencial osmótico como a diminuição do potencial total da água devida aos compostos dissolvi-

dos na água de soluções (por exemplo, seiva celular e solução do solo) assumindo valores negativos. Segundo aquele autor, o potencial matricial representa a componente da energia livre específica da água associada com o estado energético desse líquido nos limites de interface de estruturas coloidais do citoplasma e micelares das paredes das células, bem como de sistemas capilares no solo. O papel que esses componentes desempenham, individualmente, no estabelecimento do potencial total da água em cada segmento do SSPA é variável e depende da estrutura desses segmentos.

O desenvolvimento dessa conceituação em bases termodinâmicas, das teorias do movimento da água do solo e de técnicas experimentais mais precisas, permitiram concluir que o conceito de capacidade de campo utilizado inicialmente por ISRAELSEN & WEST (1922, apud GARDNER, 1968) e por VEIHMEYER & HENDRICKSON (1927), pode ser considerado como arbitrário e não como uma propriedade intrínseca do solo (REICHARDT, 1975). A definição de VEIHMEYER & HENDRICKSON (1927) de que a capacidade de campo é a "quantidade de água retirada pelo solo após a drenagem de seu excesso, quando a velocidade do movimento cessa, o que usualmente ocorre dois a três dias após a chuva ou irrigação em solos permeáveis de estrutura e textura uniformes" é bastante criticada. É demonstrado (REICHARDT, 1975) que valores distintos de umidade e de potencial da água na chamada "capacidade de campo" podem ser encontrados para um mesmo solo, dependendo da forma de aplicação da água e da determinação em condições de campo ou de laboratório. Do mesmo modo, o conceito de ponto de murchamento permanente, definido por VEIHMEYER e HENDRICKSON (1945, 1948) a partir do con

ceito de coeficiente de murchamento de BRIGGS & SHANTZ (1911, apud GARDNER, 1968), e a adoção para seu valor de umidade do solo correspondente a um potencial da água de $-1,5$ MPa é bastante aproximada.

A falta de uma definição física adequada para esses dois conceitos tem criado dificuldades quanto ao exato significado do conceito de disponibilidade de água para as plantas, mesmo porque a quantidade de água disponível aos vegetais depende de uma série de fatores do solo, da planta e das raízes, tornando difícil a descrição completa do fenômeno, pela complexidade de suas relações espaço-tempo (REICHARDT, 1975). Apesar disso, os conceitos de capacidade de campo e ponto de murchamento permanente tem se mantido como base de um critério prático e aproximado de determinação da água disponível do solo, e seu uso deve ser acompanhado das necessárias cautelas devido às limitações de tais conceitos.

2. MOVIMENTO DA ÁGUA NO SISTEMA SOLO-PLANTA-ATMOSFERA

Analogamente ao caso da conceituação e da terminologia nas relações hídricas, o estudo do movimento da água no SSPA tem sido feita de modo fragmentado, pois a complexidade dos problemas que se apresentam exige a contribuição de especialistas em diversas áreas, o que dificulta a conjugação das conclusões. Dentro do assunto proposto à discussão neste ítem, podem ser diferenciadas várias áreas de pesquisas, como movimento da água no solo, transporte da água até as raízes, processo de absorção pelas raízes, movimento

através da planta, comportamento estomático e transpiração.

Toda a teoria do movimento da água no solo é baseada na extensão da lei de Darcy ao fluxo saturado de água no solo, proposta por BUCKINGHAM (1907). Numa forma generalizada desta lei, pode-se afirmar que a quantidade de água que passa por unidade de área perpendicular ao fluxo é proporcional ao gradiente de carga hidráulica, com um coeficiente de proporcionalidade denominado condutividade hidráulica.

A preocupação de se estudar o aspecto dinâmico da absorção de água pelas raízes e o transporte na planta foi enfatizada por LIVINGSTON & KOKETSU (1920), que propuseram um método para medida do "poder de suprimento hídrico" do solo às raízes, sendo estas simuladas por cones de porcelana colocados nos solos em estudo. Trabalhando com doze solos diferentes, cultivados com *Coleus blumei* e trigo, os autores mediram a taxa de água transportada para os cones, através da pesagem dos mesmos, no estágio em que as plantas apresentavam "murchamento permanente". O trabalho demonstra a evolução da filosofia de pesquisa nessa área, e a preocupação com estudos sobre dinâmica da água no SSPA, como ressaltam os autores no início ao afirmarem que, "*o poder de suprimento hídrico do solo depende, naturalmente, de um complexo de condições estáticas como tipo, tamanho e arranjo das partículas de solo, e teor de água por unidade de volume do solo*". "Entretanto", afirmam, "*é impossível derivar desses aspectos estáticos do solo ... qualquer expressão numérica simples para o poder de suprimento hídrico de uma dada massa de solo*".

RICHARDS (1931) assumiu a aplicabilidade da lei de Darcy ao fluxo insaturado de água no solo, fato confirmado experimentalmente por CHILDS & COLLIS-GEORGE (1950), YOUNGS (1957) e GARDNER & MAYHUGH (1958). CHILDS & COLLIS-GEORGE (1950) demonstraram que a lei se aplica desde que se assuma ser a condutividade hidráulica uma função do teor volumétrico de água do solo. A aplicação da lei de Darcy e da equação da continuidade (CHILDS & COLLIS-GEORGE, 1950; KLU-TE, 1952) permitiu estudos relacionados as variações do teor do potencial da água no solo com o tempo.

KRAMER (1933) desenvolveu estudos sobre absorção de água por sistemas radiculares vivos e mortos, concluindo que a maior resistência ao fluxo de água nas raízes encontra-se nas células corticais. WILSON & LIVINGSTON (1937), ao procurarem explicar a defasagem que ocorre entre a absorção de água pelas raízes e a transpiração pelas folhas, através do cotejo de seus dados com os de LIVINGSTON & HAWKINGS (1915, apud KRAMER, 1938) e os de KRAMER (1937), sugeriram que essa defasagem seria devida à existência de resistências ao movimento de água em três pontos ao longo do caminho de transporte desde o solo até às folhas: o primeiro seria no movimento a partir do solo, ou da solução adjacente, através das células vivas da raiz até o xilema; o segundo seria no movimento ascensional através do xilema das raízes às folhas; o terceiro localizar-se-ia nos locais de transporte do xilema das folhas, até as superfícies evaporantes, passando pelas células do mesófilo. KRAMER (1938) comprovou experimentalmente em tomate e em girassol que a defasagem entre a transpiração e a absorção era causada pela resistência existente nas raí-

zes, da ordem de várias dezenas de vezes maior do que aquela do caule. Aquelas verificações foram feitas em experimentos simples e engenhosos de medida da absorção de água com plantas sob condições diversas de taxa de transpiração, utilizando sistemas radiculares intactos ou excisados, com suprimento abundante de água.

VAN DEN HONERT (1948), num trabalho que se tornou clássico, e que hoje é motivo de controvérsias, desenvolveu uma análise das resistências relativas ao fluxo transpiratório considerando que, numa condição de equilíbrio dinâmico ("steady-state"), a taxa de transporte de água é a mesma em todas as partes do sistema e obedece a lei análoga à lei de Ohm. Sendo dm/dt a taxa de transporte de água, R_r , R_x , R_f e R_g as resistências nas células das raízes, do xilema, das folhas e da parte gasosa, respectivamente, e P_0 , P_1 , P_2 , P_3 e P_4 os valores de D.P.D. em cada posição específica do sistema, VAN DEN HONERT propôs a equação:

$$\frac{dm}{dt} = \frac{P_1 - P_0}{R_r} = \frac{P_2 - P_1}{R_x} = \frac{P_3 - P_2}{R_f} = \frac{P_4 - P_3}{R_g} \dots\dots\dots (1)$$

Embora tal trabalho seja frequentemente citado como ponto de partida para estudos dos aspectos energéticos do equilíbrio hídrico na planta, RICHTER (1973) afirmou que o mérito dessa formulação deve ser creditado a HUBER, que em 1924 publicou trabalho sobre o estabelecimento de uma equação para a estimativa do potencial total da água na planta, utilizando a terminologia de "pressão de sucção", segundo o conceito adotado na época. Entretanto, a formulação de VAN DEN

HONERT (1948), adaptada por SLATYER (1967) à terminologia termodinâmica adotada atualmente, vem sendo empregada com bastante frequência nos estudos sobre resistências ao fluxo hídrico no SSPA, embora merecendo reparos e críticas de alguns autores, como ainda será discutido nesta revisão.

Outro trabalho considerado como clássico nos estudos de transporte de água no SSPA foi desenvolvido por GARDNER (1960), sobre os aspectos dinâmicos da disponibilidade de água para as plantas. Tratando do fluxo radial de água do solo para as raízes, o autor considerou que o potencial da água na interface solo-raiz (ψ_{SR}) é a principal característica que controla a disponibilidade de água à planta, e que o valor de ψ_{RS} é influenciado pelo potencial da água na massa do solo e pelo gradiente de potencial entre solo e raiz. Com base nisso, aquele autor propôs um modelo baseado na resolução da equação de fluxo para o movimento da água entre o solo e uma raiz. Assumiu uma geometria determinada, onde a raiz foi tomada como um cilindro infinitamente longo e de raio uniforme, que absorve água radialmente e em condições de absorção numa taxa constante por unidade de comprimento da raiz (q). Para uma raiz de raio a , a solução da equação de fluxo, considerando-se um tempo t e um potencial da água uniforme, para valores k de condutividade hidráulica e D de difusividade hidráulica, leva à equação seguinte, onde $\tau - \tau_0$ é a diferença de potencial da água entre a superfície da raiz e um ponto numa distância infinita dentro do solo:

$$\tau - \tau_0 = \frac{q}{4\pi k} \left(\ln 4 \frac{Dt}{a^2} - 0,57722 \right) \dots\dots\dots (2)$$

Para uma distância b entre o ponto no solo e a superfície radicular considerada, GARDNER (1960) propôs uma equação similar, para uma situação de equilíbrio dinâmico:

$$\tau - \tau_o = \frac{q}{4\pi k} \ln \left(\frac{b^2}{a^2} \right) \dots\dots\dots (3)$$

Utilizando essas equações com dados correspondentes a três tipos de solo, GARDNER (1960) verificou que poderia ocorrer uma acentuada redução de potencial de água na superfície da raiz em relação ao solo quando a umidade deste era baixa, enquanto que para o solo úmido, esse decréscimo de potencial deveria ser pequeno.

GARDNER & EHLIG (1962a) fizeram algumas observações sobre o movimento de água para as raízes vegetais em experimentos com trevo, pimenteira, algodoeiro e sorgo. Assumindo que a taxa de absorção fosse proporcional à diferença de potencial da água do solo e da planta e inversamente proporcional às impedâncias ao movimento da água na planta e no solo, os autores observaram que a impedância do solo limita a disponibilidade hídrica em solos secos e é maior que a impedância ao movimento da água nas raízes, mesmo em solos relativamente úmidos. Concluíram, também, que o movimento de água dentro da zona radicular não pode ser considerado desprezível, mesmo com teor de água no solo abaixo daquele da "capacidade de campo". Num trabalho posterior, GARDNER & EHLIG (1962b), fizeram medidas do potencial da água do solo e da folha, e da transpiração de plantas de pimenteira, com aplicação da proporcionalidade entre taxa de absorção e diferença de potencial da água, visando a estimar as impedâncias do so-

lo e das plantas de pimenteira. Verificaram que, para potenciais da água do solo maiores que $-0,06$ MPa (ou sucções do solo abaixo de $0,06$ MPa, na terminologia dos autores) a impedância maior ocorreu na planta, enquanto que para valores de potencial menores que -1 ou -2 bar, o solo tornou-se o fator limitante.

Posteriormente, GARDNER (1964) fez um desenvolvimento da teoria matemática, descrita em seu trabalho de 1960, considerando a absorção de água por sistemas radiculares completos e não-uniformes. Sabendo que a impedância do solo é inversamente proporcional à condutividade hidráulica insaturada e à densidade de raízes, o citado autor propôs equações relacionando o fluxo hídrico com o potencial da água no solo e na raiz, com a condutividade hidráulica, com o comprimento do sistema radicular e com a densidade de raízes. Assumindo várias distribuições hipotéticas do sistema radicular em camadas discretas de solo e taxas altas de absorção de água (da ordem de 10 a 20 mm/dia), GARDNER (1964) fez previsões sobre os padrões de absorção para um solo com características físico-hídricas conhecidas e concluiu que as características principais dos padrões de absorção são determinadas principalmente pela distribuição relativa do sistema radicular e pelas propriedades de condução hídrica do solo, sendo relativamente insensíveis à taxa de absorção total de água e à extensão total das raízes. Para comprovar o método, aquele autor comparou os padrões de absorção previstos com aqueles determinados para plantas de sorgo crescendo em vasos com 120 cm de altura. Houve uma concordância muito grande entre os padrões estimados e os observados de absorção hídrica (varia-

ção da umidade e do potencial da água do solo com o tempo). Por outro lado, ao pretender comparar a estimativa da densidade de raízes em cada camada estudada com aquela medida, o autor não encontrou boa concordância entre os dois tipos de valores para as camadas mais profundas, o que o levou a especular ser isso devido a aproximação adotada, no tratamento teórico, da uniformidade do diâmetro do sistema radicular no perfil, o que, na prática não ocorre, já que nas camadas mais profundas predominariam raízes mais finas. Além disso, aquele autor concluiu sobre a maior importância da densidade de raízes em comparação ao comprimento total, para a absorção de água, com a provável exceção de plantas muito jovens.

COWAN (1965) propôs uma solução da equação de difusão para o fluxo radial de água para uma raiz cilíndrica, em condições de fluxo em equilíbrio dinâmico, que permite a estimativa do teor de água na superfície da raiz ($\bar{\theta}_r$) e, por conseguinte, do potencial da água nessa superfície. Assumindo que toda água que entra na raiz origina-se de um "cilindro equivalente" de raio r_2 , sendo $r_2 = 1/(\pi L)^{1/2}$ e L a densidade de raízes (comprimento de raízes por volume de solo), o autor propôs duas equações, ligeiramente modificadas por PASSIOURA & COWAN (1968), para permitir o trabalho com um teor médio de água no solo $\bar{\theta}$. Essas equações permitem estimar θ_1 (umidade do solo na superfície da raiz) em função da difusividade hidráulica do solo (D), da taxa de absorção de água Q , do raio da raiz (r_1), e de r_2 e $\bar{\theta}$, sendo as seguintes:

Para fluxo em equilíbrio dinâmico:

$$\theta_1 = \bar{\theta} - \frac{Q}{2D} (r_2^2 - r_1^2) \left[\frac{r_2^2 \ln(r_2/r_1)}{r_2^2 - r_1^2} - \frac{1}{2} \right] \dots\dots (4)$$

Para fluxo em condições de taxa constante ("steady-rate"):

$$\theta_1 = \bar{\theta} - \frac{Q}{2D} \left[\frac{r_2^4}{r_2^2 - r_1^2} \ln\left(\frac{r_2}{r_1}\right) - \frac{3}{4} \frac{r_2^2 - r_1^2}{r_2^2 - r_1^2} \right] \dots (5)$$

PHILIP (1966), embora tenha criticado as soluções aproximadas apresentadas por GARDNER (1960) e por COWAN (1965), explica que o único meio de testar a acuracidade das soluções aproximadas seria compará-las com as soluções numéricas exatas, embora estas últimas fossem bastante complicadas e trabalhosas, exigindo o auxílio de computador. Assim procedendo, PASSIOURA & COWAN (1968) concluíram que as soluções aproximadas concordam bem com as soluções numéricas para muitas condições biologicamente possíveis, sendo que o método do fluxo à taxa constante é um pouco mais preciso que o método de fluxo em equilíbrio dinâmico.

MACKLON & WEATHERLEY (1965) mediram o potencial da água da folha, a taxa de transpiração e a abertura estomática em mamoneiras, verificando que o potencial da água de plantas com raízes colocadas diretamente em água não foi afetado por mudanças grandes no fluxo transpiratório, tendo este variado através da modificação da umidade relativa do ar. Quando as raízes foram imersas em meio osmótico, o poten

cial da água da folha aproximou-se daquele do meio. Por outro lado, quando as plantas foram cultivadas em solo, o potencial da água da folha diminuiu com o aumento da taxa de transpiração, mas aumentou até chegar aos valores originais, anteriores ao aumento da taxa de transpiração, quando esta voltou a ser diminuída. Os autores sugerem a hipótese de que a maior resistência ao fluxo hídrico localiza-se no solo e não nas raízes, sendo o fator principal no estabelecimento dos níveis de déficit hídrico nas folhas. A maior resistência do solo seria consequência do secamento do mesmo em torno das raízes, com diminuição acentuada da condutividade hidráulica do solo, com reflexo no potencial da água da folha. A recuperação da folha ocorreria somente quando a taxa de transpiração se tornasse baixa, de maneira que a taxa de suprimento hídrico para as raízes se tornaria superior à taxa de transpiração pelas plantas.

ANDREWS & NEWMAN (1969), trabalhando com trigo, fizeram estimativas das resistências do solo e da planta ao fluxo hídrico, através do modelo proposto por VAN DEN HONERT (1948). Para isso, o potencial da água na superfície das raízes foi estimado através da fórmula de GARDNER (1960), sendo medidos os potenciais da água no solo e na folha. Aqueles autores concluíram que a resistência do solo é desprezível em relação à da planta, em qualquer condição de potencial da água no solo e a qualquer taxa de transpiração. Verificaram também que a poda do sistema radicular reduziu significativamente a transpiração em condições de solo na "capacidade de campo", mas a diferença na transpiração entre plantas, com ou sem poda, diminuía à medida que o solo secava. Aqueles

resultados conflitavam com a conclusão de COWAN (1965) de que, na "capacidade de campo", a densidade de raízes não afetaria a transpiração, mas quando o solo estivesse em processo de secamento, plantas com densidade de raízes diferentes divergiriam quanto à taxa de transpiração. Além disso, em desacordo com a verificação de ANDREWS e NEWMAN (1969) sobre a pequena resistência do solo em relação à da planta, em qualquer condição de umidade do solo, COWAN (1965) propôs que o aumento apreciável da resistência do solo quando este perde água, está associado à crescente influência da densidade de raízes. ANDREWS & NEWMAN (1969) tentaram explicar essas discrepâncias como sendo devidas a pequena resistência do solo ao fluxo hídrico em qualquer estado de hidratação, e também pelos diferentes tipos de relação entre taxa de transpiração e potencial da água na folha, encontrados nos dois trabalhos. Entretanto, sugeriram que outros fatores poderiam estar envolvidos nos efeitos descritos, como possíveis mudanças na resistência da planta ao fluxo hídrico e influência de citocininas sobre a taxa de transpiração, e finalizaram reafirmando que os seus resultados experimentais confirmariam a pequena magnitude da resistência da rizosfera.

KIRKHAM *et al.* (1969) realizaram medidas de fluxo de água em plantas de feijão e de cevada com sistemas radiculares divididos, sendo metade colocada em solução salina e a outra metade em solução não salina, verificando também o efeito do potencial osmótico sobre o crescimento da parte aérea. Observaram que plantas de feijão e de cevada absorveram, respectivamente, 3,5 e 1,8 vezes mais água da solução não-salina a que estava exposta o sistema radicular do que da

solução salina. Concluíram que o grau de ajuste osmótico e a taxa de crescimento estiveram relacionadas à proporção do sistema radicular exposto às condições salinas. Calcularam as resistências totais ao fluxo de água das plantas das duas espécies, nas plantas-controle (sem sistema radicular dividido e sem salinidade), nas porções da planta em soluções salinas e não-salinas, e nas da planta com sistema radicular inteiro em solução salina. A resistência foi cerca de duas a três vezes maior nas plantas com sistema radicular dividido e cerca de onze a quinze vezes maior nas plantas com sistema radicular inteiro em solução salina, em relação as plantas controle. Os autores sugeriram que a alta resistência nas plantas com sistema radicular inteiro em soluções salinas seria devida à redução da permeabilidade das membranas das raízes.

BOYER (1969) verificou que em plantas de girassol crescendo em solo úmido, a resistência da planta ao fluxo hídrico foi 30 vezes maior do que a do solo e que as resistências totais da raiz, caule e folha estiveram numa proporção de 2:1:1, respectivamente, embora as resistências da raiz e da folha fossem iguais, quando consideradas por caminho unitário de fluxo hídrico.

BOYER (1971) determinou as resistências ao fluxo hídrico em plantas de soja, feijão e girassol, utilizando o método de fluxo transiente. Nesse método, as resistências da planta intacta ou de partes da mesma são estimadas através do tempo exigido para a recuperação do potencial da água a partir de certo déficit hídrico. Considerando-se a resistência total da planta como resultado da somatória de uma série de

resistências em série (resistências radial e vascular nas raízes, resistência do caule e resistência da folha), a resistência de cada segmento da planta pode ser calculada por diferenças nas medidas sequenciais quando da remoção de cada segmento. Assumindo ser a resistência do solo desprezível, pelo fato de estarem os potenciais da água acima de $-0,01$ MPa, aquele autor comparou os valores de resistência para a planta toda, determinados pelo método do fluxo transiente, e pelo método que emprega a analogia com a lei de Ohm, tendo verificado que ambos forneceram valores similares para as espécies utilizadas (soja, feijoeiro e girassol). As plantas de soja apresentaram resistência total ao fluxo hídrico duas vezes maior do que as plantas de feijão e girassol, sendo essa diferença devida, principalmente, à alta resistência do tecido externo ao sistema vascular nas raízes (resistência radial). Nas três espécies, a resistência radicular total (resistência radial e resistência do feixe vascular) representou o maior valor em relação à resistência da folha e do caule.

STOKER & WEATHERLEY (1971) realizaram uma investigação com plantas de algodão e girassol em solução nutritiva, com a finalidade de verificar se a resistência ao fluxo hídrico é constante e independente dos outros termos (fluxo hídrico e diferença de potencial da água) da equação proposta por VAN DEN HONERT (1948), como ocorre com a resistência elétrica, quando se aplica a lei de Ohm. Verificaram ser constante a relação entre a taxa de transpiração (na faixa de $0,4$ a $2,4$ g. $\text{dm}^{-2} \cdot \text{hora}^{-1}$) e potencial da água na folha, sendo o valor deste último denominado de depressão do potencial da água na folha e representativo da diferença de energia livre $\Delta\psi$ na plan

ta, pois o potencial da água foi considerado igual a zero na superfície radicular. Na análise daqueles autores, essa constância na relação foi tomada como uma prova da variação da resistência ao fluxo hídrico na planta com o aumento da transpiração. Na citada faixa de taxas de transpiração o potencial da água da folha permaneceu em torno do valor de $-0,9$ MPa e diminuiu a partir de taxas mais elevadas de fluxo transpiratório. A relação entre o fluxo e a diferença de potencial da água variou linearmente para valores de taxa de transpiração entre $2,5$ e $4,0 \text{ g.dm}^{-2}.\text{hora}^{-1}$, indicando quase nenhuma variação na resistência da planta com valores de potencial inferiores a $-0,9$ MPa.

Para confirmarem que a fonte de variação da resistência da planta se encontra nas raízes, aqueles mesmos autores realizaram estudos sobre a relação entre a taxa de transpiração e o potencial da água nas folhas de plantas com o sistema radicular inativado por água em ebulição. Foi verificado que, nesse caso, a relação se mantinha linear na faixa de fluxo transpiratório entre 0 e $2,4 \text{ g.dm}^{-2}.\text{hora}^{-1}$, indicando agora uma constância nos valores de resistência da planta ao fluxo hídrico. Observaram, também que a taxas superiores a $2,4 \text{ g.dm}^{-2}.\text{hora}^{-1}$ os valores estimados de resistências da raiz foram iguais para plantas intactas e plantas com sistemas radiculares inativados. Os autores concluíram que o mecanismo da redução da resistência radicular com o aumento do fluxo hídrico permaneceria desconhecido e que esse mecanismo deveria ocorrer somente com o sistema radicular intacto.

Comparando os resultados obtidos nos estudos citados anteriormente, sobre relações entre taxa de transpira

ção e potencial da água, e sobre resistências ao fluxo hídrico, HAILEY *et al.* (1973) afirmam que três tipos de respostas foram encontradas nos diversos trabalhos. Uma, que sugeria uma resistência variável com o aumento do fluxo de água. Outra, em que a linearidade das relações entre fluxo hídrico e $\Delta\psi$ sugeria uma invariabilidade da resistência. Uma terceira, em que haveria uma combinação das duas respostas acima, existindo uma variação na resistência a taxas baixas de transpiração e uma constância a taxas mais elevadas. Visando a esclarecer os resultados conflitantes e a validade do uso da analogia da lei de Ohm para descrever o fluxo hídrico em plantas, os citados autores realizaram experimentos com *Vigna sinensis* L. (Endl.) em condições controladas, em solução nutritiva com potencial osmótico igual a -0,11 MPa. Os resultados mostraram uma relação linear entre taxas variáveis de transpiração (de 0 a 3,5 g.dm⁻².hora⁻¹) e potencial da água da folha, nos estádios de crescimento vegetativo e reprodutivo das plantas, o que os levou a concluir sobre a validade da aplicação da analogia da lei de Ohm. Verificaram, também, um aumento na resistência da planta ao fluxo hídrico com a idade, justificado pelo fato de a amostragem ter sido feita sempre na folha superior plenamente expandida, o que fez variar a folha-amostra em plantas com idades diferentes, com consequente diferença sistemática no potencial da água, devida as diferenças de energia livre existente entre as folhas. Os autores finalizaram sugerindo que a aplicação da analogia da lei de Ohm poderia ser usada para a estimativa, no campo, de potenciais da água da folha, como um indicador de necessidade de irrigação, desde que as resistências ao fluxo para cada está-

dio de crescimento fossem conhecidas "a priori", e que as taxas de transpiração fossem estimadas através de dados meteorológicos. Além disso, o conhecimento desses parâmetros seria útil como subsídio ao estabelecimento de modelos de crescimento e de produtividade vegetal.

LAWLOR (1973) estudou o crescimento vegetativo e o transporte de água em plantas com sistema radicular dividido em partes iguais, colocadas em soluções de potenciais osmóticos diferentes. Observou que o crescimento das raízes diminuiu com o decréscimo do potencial osmótico da solução, tornando-se nulo a $-1,0$ MPa. Estimando as resistências ao fluxo hídrico através da analogia com um circuito resistivo elétrico, aquele autor verificou que as resistências de cada parte do sistema radicular e a da planta inteira aumentaram de modo aproximadamente linear com o decréscimo do potencial da água da folha entre $-0,4$ e $-1,7$ MPa.

RICHTER (1973) fez uma avaliação crítica sobre o emprego da analogia da lei de Ohm nos estudos de resistência ao fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera. Afirmou que o termo "resistência" não é rigorosamente definido nesses estudos, demonstrando que a utilização do conceito de densidade de fluxo (volume de água por unidade de área foliar e por unidade de tempo), na equação de VAN DEN HONERT (1948) representa um erro e uma deturpação do conceito original, havendo necessidade do emprego de fluxo transpiratório (volume de água transpirada por unidade de tempo). Fazendo um retrospecto histórico sobre o assunto aquele autor citou o trabalho de JANES (1970) como exemplo da aplicação incorreta da densidade de fluxo na equação de VAN DEN HONERT (1948). RICHTER

(1973), afirmou também, que as monografias que tratam do assunto, como a de SLATYER (1967), além de incorrerem naquele erro, sugeririam ainda que a equação se aplica a qualquer segmento do sistema. Isto não seria válido, já que a analogia da lei de Ohm se aplicaria à planta como um todo e fazendo parte de um sistema mais amplo. No caso das estimativas em segmentos da planta, RICHTER (1973) propôs uma equação revisada, que necessitaria de dados de "redução do potencial da água por distância percorrida pelo fluxo" e potenciais mínimos baseados em valores, ainda escassos, de velocidade de fluxo e de condutividade em tecidos lenhosos.

HANSEN (1974b) estudou a influência dos decímetros hídricos e da demanda transpiratória sobre o teor relativo de água, a resistência ao fluxo hídrico no solo e na planta, a resistência estomática e a transpiratória de *Lolium multiflorum*, em condições controladas. Do mesmo modo como já havia verificado para mudas de trigo (HANSEN, 1974a), esse autor concluiu que a resistência do solo seria muito pequena, comparada à resistência da planta, sendo esta última variável com a transpiração, dependente das taxas de fluxo e decrescente com o aumento do potencial da água da folha. Encontrou também uma relação não linear entre a redução do potencial da água no sistema e a taxa de transpiração. A resistência estomática aumentou rapidamente em potenciais da água da folha inferiores a $-1,1$ MPa, havendo uma correlação linear positiva entre condutância estomática e a taxa relativa de transpiração (relação entre taxa real e a taxa máxima de transpiração). Aquele autor propôs que um modelo de simulação de transporte de água deve conter parâmetros como resistência variável das

plantas e resistência estomática. Para o caso de trabalho em condições de campo, o modelo deveria incluir a mudança do teor de água no perfil e a distribuição do sistema radicular, por ser esta última desuniforme.

BOYER (1974) estudou o mecanismo das mudanças aparentes na resistência ao fluxo durante a absorção de água por planta de girassol, em condições ambientais controladas. Para isso, aquele autor considerou que em situações de equilíbrio dinâmico, o fluxo de absorção deveria ser numericamente igual à somatória do fluxo transpiracional e do fluxo usado irreversivelmente no crescimento. Através das medidas desses fluxos, concluiu que haveria pequena diferença entre a resistência total ao fluxo hídrico de plantas intactas e a resistência em folhas destacadas, sendo que essas resistências diminuiriam não-linearmente com o aumento da absorção. A pequena diferença entre as resistências indicaram que a variação principal na resistência do fluxo localiza-se na folha, sendo pequena a variação no complexo solo-raiz-caule. Ao comparar os valores de resistência na planta toda, com aqueles encontrados no segmento solo-raiz-caule, o citado autor verificou que, no primeiro caso, a resistência a taxas baixas de fluxo foi cerca de trinta vezes maior do que a resistência a altas taxas, enquanto que no segundo caso a variação na resistência ocorreu por um fator de 2,5, quando da variação do fluxo. Tentando explicar a natureza dessas mudanças na resistência, BOYER (1974) estimou as resistências ao fluxo através de um modelo baseado em circuito elétrico, similar ao descrito por COWAN (1972), consistindo de duas malhas dentro da folha, uma associada ao fluxo de transpiração e outra ao fluxo de cresci

mento. A estimativa das resistências nesse circuito, com base em medidas de fluxo de absorção quando o fluxo transpiratório era zero (fluxo de absorção igual ao fluxo de crescimento) e quando era alto (portanto, fluxo de crescimento desprezível), mostrou que a resistência protoplasmática era cerca de trinta vezes maior do que a soma das outras resistências no caminho de transporte (solo, raiz, caule e xilema).

WILLIAMS (1974) verificou que o modelo de GARDNER (1960) e o de COWAN (1965) concordavam bem entre si nas estimativas do potencial matricial da água na superfície da raiz e da diferença de potencial da água entre solo e raiz. Entretanto, como são modelos em que as estimativas dependem da densidade de raízes e da taxa de absorção de água, aquele autor ponderou que as grandes diferenças de potencial da água entre solo e raiz previstas pelas equações de GARDNER (1960) e COWAN (1965) seriam decorrentes das baixas densidades de raízes e de altas taxas de absorção de água utilizadas por esses últimos autores, normalmente não encontradas em sistemas naturais. Os dados de densidade de raízes e taxa de extração de água de *Pinus caribaea* obtidos por WILLIAMS (1974) permitiram confirmar que os dois modelos, quando utilizados com valores encontrados na natureza para aqueles dois parâmetros, estimariam pequenas diferenças de potencial de água entre a matriz do solo e a superfície das raízes.

FISCUS & KRAMER (1975), afirmaram que a crescente utilização da analogia da lei de Ohm nos estudos das relações hídricas no sistema solo-planta-atmosfera tornou a "resistência ao fluxo hídrico" um dos termos mais amplamente usa

dos e ambíguos na literatura pertinente ao assunto. Fazendo uma análise crítica da teoria aplicada ao transporte de água na planta, aqueles autores afirmam que nesse sistema há dois processos simultâneos de transporte (de água e de solutos), um dependente do outro, devendo-se descrevê-los através do formalismo da termodinâmica irreversível. Quando dois fluxos e suas forças conjugadas operam num sistema, além dos coeficientes relacionando cada fluxo à sua força conjugada (condutividade e resistividade), existem coeficientes interativos relacionando os fluxos às forças não conjugadas. Demonstraram os autores que, para caracterizar adequadamente o fluxo de água através das raízes, seria necessário conhecer não somente os níveis de energia total de cada fase do sistema, mas a contribuição de cada componente (potencial matricial, potencial osmótico e potencial de pressão) bem como a natureza da interface. Concluíram afirmando que a analogia com a lei de Ohm traria confusão, especialmente quanto a força motora fosse medida em pontos amplamente separados dentro de um sistema, sem o reconhecimento da natureza das barreiras intervenientes. Interpretações errôneas poderiam acontecer, quando se estimasse a resistência total da planta ao fluxo hídrico, através da razão entre a diferença de potencial da água medida entre folha e meio radicular e a taxa de transpiração. Nesse caso, tal procedimento não levaria em conta o acoplamento entre os fluxos de água e de solutos nas raízes, e não reconheceria a existência de outras interfaces, fazendo com que a aplicação muito rígida da analogia com a lei de Ohm produzisse resultados confusos. Aquelos autores sugeriram que a mesma seja substituída por um tratamento físico mais adequado.

TAYLOR & KLEPPER (1975) conduziram experimentos com algodão com o objetivo de verificar a validade das suposições, adotadas nos modelos matemáticos de PHILIP (1957), GARDNER (1960) e COWAN (1965), de que a absorção de água pelo sistema radicular estaria relacionada à densidade de raízes, à condutividade hidráulica do solo, e à diferença de potencial da água entre a superfície da raiz e o solo. Através da medida da variação do potencial da água e da condutividade hidráulica do solo, da absorção de água e da densidade de raízes em função da profundidade no solo e em relação ao tempo, bem como da estimativa do potencial da água da planta, verificaram ser válida a suposição de que a absorção de água seria proporcional à densidade de raízes. Entretanto, como houve uma grande resistência ao fluxo hídrico da epiderme ao xilema da raiz, aqueles autores sugeriram que as outras duas suposições dos modelos deveriam ser modificadas para incluir essa resistência. Essa modificação permitiu-lhes concluir, então, que a absorção da água seria proporcional à condutividade hidráulica do segmento combinado solo-raiz e à diferença de potencial da água entre o xilema radicular e o solo. Assumiram, em seus cálculos, que a resistência do solo em relação à planta, fosse desprezível para as taxas de extração verificadas, até um teor de água no solo de $0,18 \text{ cm}^3$ de $\text{H}_2\text{O}/\text{cm}^3$ de solo.

REICOSKY & RITCHIE (1976) utilizaram milho e sorgo, crescendo, respectivamente, em casa-de-vegetação e no campo. Utilizaram a analogia com a lei de Ohm na estimativa das resistências ao fluxo hídrico, usando o modelo de GARDNER (1960) para a avaliação do potencial da água na superfície da raiz. Compararam a importância relativa das resistências do

solo e da planta na absorção de água. No experimento em casa-de-vegetação, foram utilizados tanto solução de Hoagland como solo areno-barrento. No campo o trabalho foi desenvolvido em solo argiloso. Nos casos de uso de solo, foram feitos dois tratamentos de umidade: um mantendo o potencial da água alto e outro permitindo a perda de água sob as condições ambientais do experimento. As resistências da planta ao fluxo de água foram maiores do que as do solo quando a densidade de raízes era da ordem de 3 cm/cm^3 solo, até que o valor de condutividade hidráulica do solo atingisse uma faixa entre 10^{-6} a $10^{-7} \text{ cm.dia}^{-1}$, correspondente a valores de ψ_s de $-0,1$ a $-0,8 \text{ MPa}$ para o solo arenoso e o argiloso, respectivamente. Aqueles autores enfatizaram a necessidade de se considerar a resistência da planta nos estudos de absorção de água pela raiz, e de se realizarem-se estudos sobre a fonte de grande resistência da planta toda e particularmente do seu sistema radicular. Deve ressaltar-se naquele trabalho, a aplicação do conceito de resistência ao fluxo hídrico na planta em trabalhos de campo.

DENMEAD & MILLAR (1976a) afirmaram que, devido à simplificação matemática e ao limitado conhecimento dos caminhos percorridos pela água na planta, os modelos físico-matemáticos que descrevem o transporte hídrico no sistema solo-planta-atmosfera têm-se baseado num modelo de vegetal simples, no qual a água se move do solo até sua passagem à fase gasosa, através de uma "raiz" e de um sistema vascular simplificado. Para uma previsão do comportamento transpiratório de plantas reais, possuidoras de um sistema vascular ramificado, seria necessário relacionar os potenciais da água da folha às funções que envolvam os fluxos nos vários segmentos do cami-

nho de transporte hídrico. Para as plantas de trigo, aqueles autores desenvolveram equações que descrevem estas relações, a partir do conhecimento anatômico das plantas e das diversas vias que o fluxo de água pode tomar. Os valores previstos e os medidos de diferença de potencial da água entre o solo e as folhas mostraram boa concordância entre si. Tais estudos demonstraram que o transporte hídrico, em trigo, poderia ser tratado como um processo catenário, no qual o fluxo através dos segmentos apropriados do sistema seria diretamente proporcional à redução de potencial da água entre eles, utilizando-se um modelo que assumia serem as resistências independentes da taxa de fluxo. Os estudos explicaram, também, como a perda de água de uma parte da planta influencia a variação do potencial da água noutra parte, dificultando a interpretação dos resultados obtidos através de modelos simplificados de plantas, como aqueles em que se verificaram variações da resistência da planta com sua idade e com o próprio fluxo hídrico.

Para complementarem os resultados do trabalho anterior, MILLAR & DENMEAD (1976) realizaram estudos sobre o potencial de turgescência (pressão), o potencial osmótico, o potencial total da água e abertura estomática (expressa quantitativamente pela resistência difusiva das folhas). O fechamento dos estômatos foi induzido num potencial de turgescência (P) de aproximadamente 0,8 MPa, em folhas localizadas em qualquer posição na planta. DENMEAD & MILLAR (1976b) fizeram estudos no campo sobre as relações entre a condutância difusiva das folhas e a transpiração em plantas de trigo. Concluíram que: a) a condutância difusiva dependeria primariamente da irradiação, quando os potenciais de água estivessem acima dos

seus valores críticos; b) quando um estresse hídrico moderado fosse induzido por alta demanda evaporativa, a condutância difusiva decresceria e limitaria a transpiração, numa extensão suficiente para evitar a diminuição do potencial da água a valores abaixo dos níveis críticos; c) em estresses severos de água, o controle estomático seria muito acentuado, com fechamento dos estômatos inicialmente nas folhas inferiores. Aqueles autores afirmaram que as investigações por eles realizadas objetivaram mostrar a importância da geometria nos estudos das relações hídricas em culturas, e que o progresso do entendimento nessa área, que poderia auxiliar as previsões dentro da exploração agrícola, requer análises mais detalhadas de todas as partes da cobertura vegetal.

HERKELRATH *et al.* (1977a) afirmaram que tem havido concordância entre os experimentos, quanto ao fato de que a resistência total ao fluxo aumenta com o decréscimo no potencial da água do solo, mas que não se tem alcançado um consenso sobre as causas desse aumento: seria ele devido ao aumento da resistência do solo, da planta ou de ambos? Verificando que os problemas experimentais, decorrentes de métodos e técnicas insatisfatórias, não permitiam testar definitivamente o modelo de extração de água do solo proposto por GARDNER (1960), aqueles autores tentaram melhorar os dados obtidos em condições ambientais controladas, com medidas "in situ" de todas as variáveis envolvidas no modelo, utilizando plantas de trigo. Os dados obtidos indicaram que, enquanto a resistência ao fluxo entre raízes e folhas foi pequena, aquela entre solo e o xilema radicular foi grande. As taxas de absorção de água pelas raízes decresceram rapidamente quando o potencial da água diminuiu abaixo de $-0,01$ MPa, o que estaria em con

flito com a teoria de GARDNER (1960) e de COWAN (1965), que prevê pequeno efeito do secamento do solo sobre a absorção hídrica a altos potenciais da água.

Num trabalho subsequente, HERKELRATH *et al.* (1977b) compararam os dados de absorção de água pelas raízes obtidos da teoria a partir de observações experimentais. Verificaram que os valores previstos eram várias vezes maiores do que os medidos. Valores idênticos só eram obtidos quando, nos cálculos teóricos, se utilizavam valores de densidade de raízes cem vezes menores do que as medidas em condições experimentais. Aqueles autores examinaram a hipótese de que o decréscimo acentuado na taxa de absorção, que ocorreu quando o solo estava a potenciais da água abaixo de $-0,01$ MPa seria devido a um decréscimo na superfície de contacto entre a raiz e a água, deixando áreas da superfície radicular sem água disponível. A partir dessa hipótese, propuseram um modelo que leva em conta o contacto raiz-solo, considerando a condutividade de um segmento da raiz proporcional à fração úmida da área superficial daquele segmento. Introduziu-se, assim, um fator modificador da estimativa do fluxo pela membrana da raiz, considerando a permeabilidade dessa membrana e a diferença de potencial da água entre a superfície da raiz e a parte interna da membrana. O modelo assim proposto produziu estimativas mais próximas aos dados observados de absorção de água, levando os autores a concluir que, embora houvesse necessidade de maiores estudos para testar a validade da hipótese, a formulação proposta conduziria à relações empíricas entre a absorção de água e fatores do solo e da planta, que são superiores às do modelo padrão baseado na umidade e na difusividade do solo.

FAIZ & WEATHERLEY (1977), ao discutirem a localização da resistência ao movimento da água do solo fornecida às raízes de plantas transpirantes, sugeriram, através de evidências surgidas nos trabalhos sobre relação entre a depressão do potencial da água da folha e taxa de transpiração, a existência de dois tipos de resistência. A primeira seria uma resistência "peri-rizal" (em torno de cada raiz) e a segunda, uma resistência "para-rizal" (entre a zona radicular e a zona adjacente fornecedora de água livre de raízes). Os dados desses autores, em experimentos com plantas de girassol, permitiram concluir que a resistência "peri-rizal" seria predominante, dando apoio aos modelos de GARDNER (1960) e COWAN (1965), baseados no fluxo radial de água numa zona adjacente a cada raiz.

SEATON *et al.* (1977) apresentaram resultados de um estudo com trigo, realizado em pequenos lisímetros, dentro de casa de vegetação, com temperatura do ar controlada. Foram medidas as taxas de transpiração, os potenciais da água do solo e da planta, e a resistência estomática. Visaram a examinar o conceito de potencial da água crítico para o fechamento de estômato, e conseguir informações sobre os padrões de absorção de água por sistemas radiculares bem definidos e sobre a resistência da planta ao fluxo hídrico. O valor mínimo que o potencial da água atingiu em cada dia decresceu progressivamente através do ciclo de secamento, mas houve evidência de que a resistência estomática não estaria relacionada ao potencial da água da folha (ψ_F), já que o fechamento dos estômatos ocorreu em valores de ψ_F variáveis de -1,1 a -2,5 MPa quando o secamento progrediu. Aqueles autores sugerem que es

se mecanismo adaptativo estaria relacionada às mudanças no potencial osmótico das folhas. As resistências da planta inteira ao fluxo, estimadas a partir dos potenciais da água da folha e fluxos através dos segmentos individuais do feixe vascular, conforme proposto por RICHTER (1973), decresceram de forma não linear com o aumento do fluxo transpiratório. Aqueles autores sugeriram que a fonte dessa variação se encontraria nas raízes, porque a variação de resistência ao fluxo hídrico no caule foi pequena. Explicaram que os valores maiores de resistência significariam uma série de vantagens, em termos de conservação da água e de adaptação a seca para a planta.

BURCH (1979) realizou um estudo sobre a absorção de água pelo sistema radicular de *Trifolium repens* L. e de *Festuca arundinacea* Schreb. Constataram que valores altos e constantes de resistência da planta influenciaram no padrão de absorção de água, até que a resistência do solo fosse da ordem de $1,5 \cdot 10^3 \text{ MPa.s.cm}^{-3}$, correspondente a uma extração de quase 80% da água disponível. Não houve evidências de uma resistência substancial ao fluxo de água no xilema da raiz. Mas em solos úmidos, o movimento até a raiz e através desta foi influenciado por uma grande resistência radial ao fluxo ao longo dos tecidos exteriores ao xilema. Os dados mostraram que, para um certo número de espécies citadas na literatura, a resistência radial à absorção de água por unidade de comprimento da raiz seria idêntica para todo o sistema radicular, devendo haver uma resistência de contacto, decorrente da contração do solo, ou da raiz, ou de ambos.

BLIZZARD & BOYER (1980), trabalhando com soja

em condições de ambiente controlado, obtiveram dados sobre as resistências do solo e da planta ao fluxo hídrico, através da medida do potencial da água nas folhas, nas raízes e no solo, bem como da transpiração em condições de equilíbrio dinâmico. Na determinação das resistências, os dados foram obtidos em condições em que o fluxo hídrico para crescimento era nulo, conforme o trabalho de BOYER (1974). A resistência do solo - considerada como aquela existente desde o solo até uma posição intermediária localizada entre a superfície e o xilema da raiz - foi sempre menor do que a resistência da planta - considerada desde aquela posição na raiz até as folhas - numa proporção que variou entre 1,5 e 2,5 vezes, de acordo com o potencial da água do solo. Essa proporção diminuiu com o decréscimo no potencial da água do solo até -1,1 MPa. Ambas as resistências variaram exponencialmente com o potencial da água do solo. Através da estimativa da relação entre a distribuição radial do potencial da água na raiz, da superfície até o xilema, e a relação entre o raio da raiz e o do xilema, aqueles autores avaliaram que 41% do volume da raiz foram incluídos no cálculo da resistência da planta e 59% na resistência da raiz mais solo (resistência do "solo"). Por outro lado, quando o solo secou, a taxa de fluxo de água através do sistema reduziu-se a 1/10 da taxa máxima, com o aumento da resistência nas duas partes do sistema.

BLIZZARD & BOYER (1980) concluíram, também, que nos trabalhos de GARDNER e EHLIG (1962a) e de COWAN (1965), a resistência do solo foi considerada maior do que a da planta porque se ignorou a variação crescente da resistência no vegetal e porque foram usadas densidades de raí-

zes muito baixas, quando comparadas com aquelas obtidas no trabalho com soja ($9,78 \text{ cm raiz.cm}^{-3} \text{ solo}$), mais próxima dos valores relatados na literatura.

BRUNINI (1979) realizou estudos em milho, sobre a relação entre o estado de energia da água e a taxa de transpiração no sistema solo-planta, com medidas do potencial da água no solo, nas raízes e nas folhas. Através da analogia com a lei de Ohm, foram estimadas as resistências ao fluxo entre a epiderme e o xilema da raiz (resistência radial), entre o xilema da raiz e a folha, entre a epiderme da raiz e a folha e entre o solo e a folha, durante ciclos de secamento. A resistência no sistema solo-planta aumentou durante o dia, com um acréscimo mais pronunciado quanto mais severo fosse o estresse hídrico. A resistência radial na raiz foi maior do que a resistência entre o xilema radicular e a folha. Relações lineares passando através da origem foram encontradas entre as taxas de transpiração e as diferenças de potencial da água no solo e no córtex da raiz, no córtex e no xilema da raiz, e neste último e na folha, desde que as taxas de transpiração fossem corrigidas devido ao fluxo hídrico usado para crescimento. Foram encontradas relações não lineares entre a resistência de cada um dos segmentos e o potencial médio da água entre os limites do segmento correspondente, bem como entre a resistência de cada segmento do sistema solo-planta considerado e o potencial da água no solo. A resistência ao fluxo hídrico do solo foi menor do que aquela das raízes e da planta, somente até um valor crítico de potencial da água do solo, tornando-se maior quando ψ_s caiu a um potencial abaixo do valor crítico ($-0,35 \text{ MPa}$ no caso).

SÁNCHEZ-DÍAZ & MOONEY (1979) investigaram as relações hídricas de três espécies de arbustos nativos do Vale da Morte (Califórnia), examinando a resistência da planta ao fluxo hídrico, tanto em condições naturais como em laboratório, e o comportamento estomático frente ao estresse hídrico. Através da relação linear encontrada entre as taxas de transpiração e os potenciais da água no xilema, aqueles autores concluíram que a resistência da planta ao fluxo hídrico permaneceu constante à temperatura de 35°C. Uma das espécies combinou forte regulação da perda de água pelos estômatos com baixa eficiência de transporte, mostrando-se inapta a evitar a depressão do potencial da água na planta quando do aumento da transpiração. Uma outra espécie mostrou pequena regulação e um sistema de transporte hídrico altamente eficiente, sustentando altas taxas de transpiração sem decréscimos significativos do potencial da água da planta.

RUNNING (1980) realizou medidas de resistências ao fluxo de água nas raízes e no xilema de *Pinus contorta*, em condições de campo, através de uma técnica de excisão da raiz, utilizada anteriormente por LANDSBERG *et al.* (1976) e ROBERTS (1976). Foram feitas medidas de fluxo hídrico, de potencial da água e de resistência estomática. No cálculo das resistências ao fluxo hídrico, aquele autor sugeriu uma modificação na equação de cálculo de resistência total do SSPA, utilizando a relação entre potencial da água da folha e taxa de transpiração, através de uma diferença de potencial da água na folha e $\psi = 0$ e não da diferença entre ψ_F e ψ_S . Segundo aquele autor, isso representaria melhor o gradiente exigido para movimentar a água através do solo e da planta

combinadamente, pois ao utilizar-se ($\psi_F - \psi_S$) assumir-se-ia que a água disponível na superfície da raiz estivesse num potencial igual ao potencial da água no solo, quando na verdade um gradiente adicional seria exigido para levar-se a água até a raiz. As resistências dos segmentos solo + raiz, e a do segmento representado pelos feixes vasculares, representaram 52% e 33%, respectivamente, da resistência total, a taxas altas de fluxo; e 74% e 12%, respectivamente, a taxa reduzidas de fluxo. Isso mostra a importância da resistência combinada solo-raiz, havendo evidências através de trabalho paralelo de que a maior resistência estaria localizada na raiz.

BOYER (1971), ao determinar as curvas de recuperação do potencial da água na folha (ψ_F) de plantas de milho, soja, girassol e feijão, após um estresse hídrico severo, detectou um padrão bifásico, isto é, um acréscimo rápido nos valores do ψ_F , seguido de uma estabilização do valor por algum tempo e novamente um aumento do ψ_F até completar a recuperação. Esse mesmo padrão foi detectado por NULSEN & THURTELL (1978) que verificaram estar na raiz o fator responsável por esse comportamento bifásico da recuperação hídrica. BOYER (1971) sugerira que uma variação não linear na resistência ao fluxo em alguma parte da planta seria responsável pelo padrão bifásico, acreditando estar na raiz essa variação, devido ao reconhecido acréscimo na resistência radicular, quando do desenvolvimento de défices hídricos. NULSEN & THURTELL (1978) questionaram essa possibilidade de que o padrão bifásico seria produzido por mudanças na resistência radicular. Sugeriram que essas mudanças, associadas à não-linearidade observadas nas relações entre fluxo transpiratório e gradiente de

potencial da água, poderiam ser decorrentes de um artifício do método de cálculo e de mudanças no gradiente de potencial da água, como resultado do acúmulo de sais na superfície da raiz ou nos espaços livres do córtex radicular, quando o estresse hídrico se desenvolvesse. NULSEN & THURTELL (1980) testaram essa última hipótese em plantas de milho. Mostraram uma possibilidade de acúmulo de soluto no córtex, que provocaria uma mudança no gradiente de potencial da água responsável pelo fluxo hídrico e que poderia invalidar os cálculos quando se usa a analogia com a lei de Ohm, caso se assuma que ψ_s seja o potencial da água efetivo na interface solo-raiz para o transporte de água.

SHONE & FLOOD (1980) estudaram a absorção e perda de água por raízes de cevada e as mudanças na resistência radicular ao fluxo hídrico, utilizando a técnica de traçador com água tritiada. Encontraram uma relação não-linear entre condutividade aparente da planta e fluxo hídrico. Aqueles autores afirmam que o aumento da resistência da planta quando o potencial da água do solo diminui teria significado ecológico, pela minimização da transferência de água, através das raízes das camadas inferiores para as superiores do solo.

SAMUI & KAR (1981) realizaram um trabalho sobre efeitos da resistência do solo e da planta sobre a transpiração de amendoim, em condições de casa de vegetação. Na faixa de decréscimo de potencial da água de -0,011 a -0,070 MPa, tanto a resistência do solo como da planta à absorção hídrica aumentaram apreciavelmente, sendo a da planta duas a três vezes maior do que a do solo. A resistência da planta

aumentou com o crescimento do vegetal, havendo decréscimo na transpiração a partir de potenciais da água do solo inferiores a $-0,033$ MPa. Aquela decréscimo estaria associado a aumentos nas resistências do solo e da planta e à diminuição no potencial da água na folha.

JONES *et al.* (1982) discutiram a discordância existente na literatura sobre a constância ou não da resistência ao fluxo hídrico com a variação da taxa de transpiração. Afirmaram que a maioria dos experimentos foi conduzida com plantas crescendo em solução nutritiva, em condições controladas de laboratório. Naqueles estudos, o fluxo transpiratório era alterado através de mudança na intensidade luminosa, na umidade relativa ou na velocidade do vento, não ficando claro se foram feitas tentativas de assegurar condições de fluxo em equilíbrio dinâmico ou se essas tentativas tiveram sucesso. Os citados autores desenvolveram um experimento de campo para caracterizar a resistência horária no período diurno, e a resistência diária ao fluxo hídrico. A resistência horária por unidade de comprimento de raiz aumentou não-linearmente com a taxa de transpiração. Porém, quando os valores em condições "quasi-steady-state" (nas horas próximas ao meio dia) foram examinados, eles foram pouco variáveis dentro de uma faixa ampla do fluxo transpiratório (0,2 a 0,5 mm/hora). Por outro lado, os valores de resistência calculados em base diária, foram 4 a 5 vezes maiores do que aqueles calculados em base horária. Aquelos autores verificaram que a maioria dos valores relacionando o fluxo transpiratório com o gradiente de potencial da água estavam fora de uma relação linear, principalmente nos períodos matutino e vespertino, sugerindo

uma condição de falta de equilíbrio dinâmico. A causa do desvio da linearidade foi imputada à defasagem entre as mudanças do potencial da água na folha e da transpiração, causada por uma capacitância hídrica da planta, já que em condições naturais quase sempre a planta não se encontra em equilíbrio dinâmico. Concluíram afirmando que o uso de medidas diárias de transpiração e de valores de potencial da água na folha tomados no meio dia resultariam em valores diários de resistência ao fluxo hídrico aceitáveis e úteis em estudos práticos de manejo da água. Por outro lado, modelos visando à previsão de fluxo transiente de água no sistema solo-planta exigiriam valores de resistência baseados em medidas, a intervalos curtos, da transpiração e dos gradientes de potencial da água.

ZUR *et al.* (1982), estudaram a variação da resistência ao fluxo hídrico em culturas de soja, em condições limitantes de água no solo, com relação ao fluxo transpiratório e ao tempo, durante um ciclo de secamento. Concluíram pela existência de uma relação não linear entre a resistência total (solo + planta) e o fluxo hídrico. O aumento da resistência total com o correspondente decréscimo do fluxo transpiratório seria devido ao acréscimo na resistência do solo. Para chegar a essa conclusão, aqueles autores calcularam a relação entre resistência da planta em condições de solo úmido e a taxa de fluxo hídrico (JONES *et al.*, 1982). Calcularam, também, a relação entre a resistência total (solo + planta) e a taxa de fluxo hídrico em condições limitantes de água, assumindo que em determinada taxa de fluxo hídrico, a resistência da planta seria a mesma num solo sem como num solo com restrição hídrica. Aquelles autores concluíram que o aumento na re-

sistência total deveria ser creditada ao acréscimo da resistência do solo; desse modo, a partir de $\psi_s = -0,04$ MPa, a resistência do solo passou a ser predominante. Os valores de R_s assim calculados foram varias ordens de grandeza maiores do que os estimados pelo modelo de GARDNER (1960). Segundo aqueles autores, isso indicaria ser a condutividade hidráulica do solo adjacente as raízes diversas ordens de magnitude inferior aquela na massa do solo.

Sumariando os trabalhos citados neste ítem, pode-se afirmar que, embora as pesquisas iniciais sobre fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera tenham sido desenvolvidos somente pelo estudo de fluxo no solo (BUCKINGHAM, 1907; LIVINGSTON & KOKETSU, 1920; RICHARDS, 1931; CHILDS & COLLIS-GEORGE, 1950; KLUTE, 1952), na década de 30 foi introduzido o termo resistência ao fluxo hídrico (KRAMER, 1933) e já se especulava sobre o segmento do caminho de transporte que exerceria a maior resistência ao fluxo de água no SSPA (WILSON & LIVINGSTON, 1937; KRAMER, 1937).

Os trabalhos de VAN DEN HONERT (1948), de GARDNER (1960) e de COWAN (1965) vieram dar grande suporte teórico aos estudos envolvendo resistências de segmentos do sistema, como o solo e a planta, ou de partes desta, como raiz, caule e folhas. Os trabalhos subsequentes nesta área podem ser reunidos em vários grupos quanto à conclusão sobre a localização da resistência que comanda o fluxo no SSPA; um sugere que o solo seria o local de maior resistência na faixa de água

disponíveis (GARDNER, 1960; MACKLON & WEATHERLEY, 1965). Outro sugere que a resistência predominante se localizaria na planta (ANDREWS & NEWMAN, 1968; BOYER, 1969; HANSEN, 1974a, 1974b; TAYLOR & KLEPPER, 1975; BLIZZARD & BOYER, 1980; SAMUI & KAR, 1981). Um terceiro grupo adota a hipótese de que, até certo valor do potencial da água no solo, a resistência da planta predominaria, enquanto a valores menores de ψ_s a resistência do solo passaria a predominar (REICOSKY & RITCHIE, 1976; SEATON *et al.*, 1977; BRUNINI, 1979; BURCH, 1979; ZUR *et al.*, 1982). Na planta, a maior resistência seria encontrada na raiz, no fluxo radial em direção ao sistema vascular (BOYER, 1969, 1971; BRUNINI, 1979; BURCH, 1979).

Outro motivo de controvérsia nos resultados dessas pesquisas tem sido o tipo de relação encontrada entre a resistência da planta e a taxa de fluxo. Os estudos realizados podem ser divididos em três grupos de resposta. Um, verificando uma resistência constante com a variação da taxa de fluxo. Outro, encontrando uma resistência variável com as diferentes taxas de fluxo. Um terceiro descobrindo um comportamento duplo, onde a resistência seria variável numa faixa de valores de fluxo, e invariável noutra faixa. Os resultados estão sumariados no quadro 1, que mostra também o razoável número de espécies estudadas e a faixa de valores de taxas de fluxo utilizadas, bem como os diferentes meios de suprimento hídrico, tornando difícil uma convergência de conclusões.

As dificuldades de análise são aumentadas caso se considerem os diferentes métodos de medida de fluxo transpiratório e de potencial da água, e os modos de variação da ta-

QUADRO 1. Variação de resistência da planta ao fluxo hídrico com a alteração do fluxo, encontrada pelos diversos autores, com as respectivas espécies, meio de suprimento hídrico e faixas de valores de fluxo utilizadas.

Tipo de resistência	Espécies	Suprimento hídrico	faixa de fluxo	Referências
Resistência invariável	<i>Capasium annuum</i>	solução nutritiva	0,25 a 3,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	JANES (1970)
	<i>Vigna sinensis</i> L. (Fndl.)	solução nutritiva	1,50 a 4,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	HAILEY et al (1973)
	<i>Ipomoea</i> L. <i>Glycine max</i> (L.) Merr. <i>Nolanthus annuus</i> L.	solo irrigado com solução nutritiva	0 a 3,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	NEUMANN et al (1971)
Resistência variável	<i>Ricinus communis</i> L.	solução nutritiva	0,25 a 1,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	MACKLON e WEATHERLEY (1965)
	<i>Ricinus communis</i> L.	solução nutritiva	0,25 a 1,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	TINKLIN e WEATHERLEY (1966)
	<i>Ipomoea</i> L. <i>Nolanthus annuus</i> L.	solução nutritiva	0,25 a 1,50 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	BARRS (1970)
	<i>Allium cepa</i> L.	solo	0,01 a 0,14 mm.h^{-1}	MILLAR et al (1971)
	<i>Nolanthus annuus</i> L.	solo próximo à saturação	0,0 a 6,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	BOYER (1974)
	<i>Lolium multiflorum</i>	solo	2,0 a 20,00 mm.dia^{-1}	HANSEN (1974a)
	<i>Taraxacum officinale</i> L.	solo	$1,00 \times 10^{-4}$ a $6,00 \times 10^{-4}$ mm.seg^{-1}	SEATON et al (1977)
	<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	solo	= 0,18 a 3,60 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	ELIZZARD e BOYER (1980)
	<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	solo	= 0,03 a 0,60 mm.h^{-1}	JONES et al (1982)
Resistência variável numa faixa de fluxo transpiratório (A) e invariável noutra faixa (B)	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	solução nutritiva	(A) 0,50 a 2,50 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (B) 2,50 a 4,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	STOKER e WEATHERLEY (1971)
	<i>Gossypium barbadense</i> L.	solução nutritiva	(A) 0,25 a 1,00 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (B) 1,00 a 1,60 $\text{g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$	BARRS (1970)

xa transpiratória utilizados nos trabalhos. Um caso a ser discutido é a estimativa do potencial da água na superfície da raiz, para a qual grande número de estudos tem utilizado o modelo proposto por GARDNER (1960).

Há boas evidências de que o modelo adota aproximações válidas, como a proporcionalidade entre a absorção de água e a densidade de raízes (TAYLOR & KEPLER, 1975) e a suposição de que a raiz absorve água através do fluxo radial proveniente de um cilindro de solo adjacente a ela (FAIZ & WEATHERLEY, 1977). Porém, a hipótese de que o sistema radicular seria igualmente efetivo em toda sua extensão quanto à absorção hídrica é discutível. Há estudos (NEWMAN, 1969; WILLIAMS, 1974; HANSEN, 1974a e 1974b; TAYLOR & KLEPPER, 1975; DENMEAD & MILLAR, 1976a), mostrando que tal modelo, desde que utilizando-se valores adequados de densidade de raízes e de taxa de fluxo hídrico, prevê pequenas diferenças entre potencial da água do solo e da superfície da raiz, em toda faixa de água disponível, enquanto que outros (REICOSKY & RITCHIE, 1976; SEATON *et al.*, 1977; BURCH, 1979; JONES *et al.*, 1982; ZUR *et al.*, 1982) consideram que a partir de certo valor de potencial da água do solo, ainda dentro da faixa de água disponível, tais diferenças deixariam de ser desprezíveis.

Críticas tem sido feitas tanto quanto ao emprego incorreto da analogia da lei de Ohm nos estudos sobre transporte de água no SSPA (RICHTER, 1973), como à aplicação indiscriminada dessa lei e dos conceitos de resistência ao fluxo hídrico, sem levar em conta o acoplamento entre os fluxos hídrico e iônico (FISCUS & KRAMER, 1975).

Além das dúvidas quanto ao emprego da analogia com a lei de Ohm e daquelas surgidas nas estimativas ou nas medidas de ψ_{SR} , outras possíveis fontes de erro tem sido sugeridas nos cálculos de resistências ao fluxo hídrico no SSPA, como a não consideração da parte do fluxo irreversivelmente destinado ao crescimento, a baixas taxas de transpiração (BOYER, 1974). A não consideração das evidências de acúmulo de sais na superfície ou no cortex radicular também pode levar a erros naqueles cálculos caso se considere que o potencial da água do solo seja o efetivamente existente na interface solo-raiz, quando na verdade, o gradiente responsável pelo fluxo hídrico seria modificado pelo acúmulo salino (NULSEN & THURTELL, 1978, 1980).

3. ESTUDOS SOBRE TRANSPORTE DE ÁGUA NO SISTEMA SOLO-PLANTA-ATMOSFERA EM CAFEEIROS

NUTMAN (1934), estudou o sistema radicular de cafeeiros adultos na Tanzânia. Verificou que folhas de plantas intactas tinham uma taxa de transpiração cerca de 3,5 vezes menor do que as folhas de ramos cortados e inseridos em água, nas mesmas condições ambientais. Isso mostrou que o baixo valor determinado para a taxa máxima de absorção de água pelas raízes, da ordem de $2,5 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hora}^{-1}$, não era devido à folha, mas sim a uma resistência ao fluxo hídrico noutra parte do SSPA. Aquele autor citou que a taxa de movimento de em um dos três segmentos da via de transporte poderia

ser a responsável pela resistência ao fluxo hídrico: no solo, nos tecidos do córtex da raiz ou nas células de entrada da água no xilema. Argumentando que a taxa de movimento da água no solo úmido não seria fator limitante e que não possuía evidências experimentais para discutir o efeito da taxa de movimento através dos tecidos corticais, NUTMAN (1934) concluiu que a taxa de entrada da água nas células do xilema da raiz seria o fator determinante da magnitude da taxa de transpiração.

NUTMAN (1937) observou que a diminuição da fotossíntese ao meio-dia em cafeeiros a pleno sol era devida ao aumento da resistência estomática. Aquele autor sugeriu que o fechamento dos estômatos naquele período seria devido à alta intensidade luminosa. Baseou-se no fato de que o aumento na resistência estomática não ocorria em cafeeiros sombreados e também porque encontrou uma correlação positiva entre a abertura do estômato e a intensidade de luz, até um valor de densidade de fluxo radiante de $0,9 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ e uma correlação negativa a valores acima desse.

FRANCO (1938) também observou fechamento de estômatos ao meio-dia em cafeeiros a pleno sol em dias claros, enquanto que em dias nublados, ou em cafeeiros sombreados, o aumento na resistência estomática naquele período não ocorreu. Resultados idênticos foram obtidos por ALVIM & HAVIS (1954), os quais sugeriram a hipótese de que o fechamento estomático ao meio-dia seria consequência do balanço de água da folha, quando uma transpiração maior do que a absorção aumenta o déficit hídrico. MAESTRI & VIEIRA (1958) realizaram expe

rimentos sobre a abertura estomática em *Coffea arabica* a pleno sol e sob sombreamento, verificando que na época seca, em ambos os casos os estômatos permaneceram fechados o dia todo, com exceção do período matinal; na época úmida, os estômatos mantiveram-se abertos o dia todo em dias encobertos, mas em dias ensolarados começaram a fechar a partir das 10 horas, atingindo aberturas pequenas pela tarde. Aqueles autores sugeriram que o balanço hídrico das folhas teve efeito predominante sobre o comportamento estomático.

NUTMAN (1941) realizou medidas de transpiração em plantas adultas de *Coffea arabica* L. crescendo em recipientes, nas condições climáticas da Tanzânia. A marcha diária de transpiração foi registrada a intervalos de cinco minutos, juntamente com a densidade de fluxo de radiação solar incidente. Encontrou uma boa correlação entre as duas medidas quando a densidade de fluxo foi baixa ou moderada. Para densidades de fluxo de radiação acima de $0,9 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$, a correlação entre os dois tipos de medida reduziu-se, chegando em alguns casos a não ter significância estatística. Aquele autor explicou que isso seria devido aos efeitos da alta densidade de fluxo de radiação solar sobre o movimento estomático. A taxa horária média de transpiração foi afetada principalmente pela densidade de fluxo de radiação solar, enquanto a taxa média diária foi afetada por esse parâmetro climático e pelo déficit de saturação de vapor do ar. O valor máximo da taxa diária média de transpiração foi de $1,24 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$, com uma taxa máxima de $1,64 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$, valores esses reduzidos sensivelmente para plantas apresentando sinais perceptíveis de murchamento.

FRANCO & INFORZATO (1950) realizaram medidas de taxas de transpiração em plantas de *Coffea arabica* L. cv. Bourbon, com idade entre dois e três anos, crescendo em vasos sob condições atmosféricas naturais de Campinas. Durante o período de um ano, as medidas de transpiração foram feitas diariamente por pesagem dos vasos, sendo mantida a umidade do solo dentro da faixa de água disponível para as plantas. A maior taxa diária de transpiração encontrada foi de $17,6 \text{ mg. dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ para um período de 12 horas, próxima ao valor encontrado por NUTMAN (1941) de $20,67 \text{ mg. dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ para um período de 9 horas.

HEATH & ORCHARD (1957) lançaram a hipótese de que o aumento na resistência estomática ao meio-dia seria devido a um efeito da temperatura operando através do aumento da concentração de CO_2 nos espaços inter-celulares. Sugestões de que a abertura estomática em cafeeiros estaria relacionada à concentração de CO_2 também foram feitas por NUNES *et al.* (1968).

LEMEÉ & BOYER (1960) investigaram, na Costa do Marfim, as diferenças de comportamento das variedades Kouilou de Touba e Robusta INEAC, consideradas, respectivamente, a mais resistente e a mais suscetível à seca dentre as variedades de *Coffea canephora*. Verificaram que a primeira apresentou, em condições de alta deficiência hídrica, taxas similares de transpiração, maior abertura estomática e menor déficit de água nas folhas, demonstrando nessas condições um balanço hídrico mais equilibrado. Sob condições meteorológicas idênticas, a variedade Kouilou apresentou maior capacidade de

suportar e até de evitar uma grande desidratação. Aqueles autores sugeriram que isso seria devido à sua menor transpira-
ção cuticular, que diminuiria eficazmente as perdas hídricas,
quando os estômatos estivessem fechados e devido, sobretudo,
à manutenção de um suprimento hídrico mais eficiente, respon-
sável por menores défices hídricos internos. Aqueles auto-
res supuseram que esse melhor suprimento seria decorrente ou
de maior relação superfície absorvente/superfície transpiran-
te ou de uma aptidão a manter taxas mais elevadas de absorção
sob baixos potenciais da água. Graças a esse balanço hídrico
favorável, os estômatos da variedade Kouilou de Touba permane-
ceriam abertos mesmo quando o solo tivesse perdido parte im-
portante de sua água disponível, numa faixa em que os estôma-
tos da variedade Robusta já sofreriam redução da abertura. Nes-
sas condições, as trocas gasosas na fotossíntese, durante o
período seco, continuaram numa taxa mais elevada por um tem-
po maior na variedade Kouilou, traduzindo-se num crescimento
mais prolongado nessas condições, como detectado por aqueles
autores.

Numa série de estudos posteriores, BOYER (1965)
confirmou muitas das observações contidas no trabalho ante-
rior, como o menor déficit interno da variedade Kouilou em con-
dições de seca, a maior abertura estomática e o prolongamento
do crescimento durante um período de secamento contínuo, quan-
do quase toda a água disponível do solo se esgotasse, bem co-
mo a excelente capacidade de recuperação da atividade vegeta-
tiva daquela variedade após a cessação da mesma por um tempo
prolongado. Verificou a menor intensidade de transpiração es-
tomática e, sobretudo, a menor transpiração cuticular da va-

riedade Kouilou de Tuba em relação à de Robusta, sendo seu valor de déficit letal mais alto durante as fases de vida das folhas.

NUNES & DUARTE (1969) e NUNES (1970, 1974) (apud MEGURO, 1981), estudaram o comportamento de oito linhagens de cafeeiros, durante um ciclo de deficiência hídrica, verificando que o fechamento estomático constituiu o primeiro sinal indicativo de falta d'água no solo, detectável antes que se esgotassem 50% do teor de água disponível.

BRAVO & FERNANDEZ (1964), ao estudarem a res-posta de plantas jovens de *Coffea arabica*, variedade Typica, a diferentes níveis de umidade do solo e de fertilização com nitrogênio, observaram que a abertura máxima dos estômatos o-correu em umidades do solo correspondente a valores acima de 70% da água disponível, mas não foi citado o valor do poten-cial da água do solo ou da folha em que esse fato se deu.

WORMER (1965) estudou os efeitos da umidade do solo e de elementos climáticos sobre a abertura estomática em *Coffea arabica*, crescendo em vaso e no campo, em condições naturais de clima em Ruiru, Quênia. Assumindo que o fechamento dos estômatos de cafeeiros fosse mais pronunciado entre 14 e 15 horas, aquele autor correlacionou a abertura estomática com a temperatura e o déficit de saturação de vapor do ar às 15 horas e com a radiação total diária. Mostrou haver uma diminuição da abertura estomática com o aumento dos citados elemen-tos. Aquele autor comentou que é praticamente impossível es-tabelecer qual dos três elementos meteorológicos exerceu maior efeito sobre o comportamento dos estômatos, pelo fato de se-

rem grandemente correlacionados. Observou, também, uma variação da abertura estomática com a hora do dia, sendo que, nos tratamentos sem irrigação o fechamento dos estômatos ao meio do dia foi mais pronunciado do que no tratamento irrigado e verificando também uma acentuada redução da abertura estomática após as 16 horas. Para as plantas em vasos, a abertura estomática manteve-se inalterada até um certo valor de umidade do solo, reduzindo-se drasticamente os índices de infiltração após esse valor. Para as plantas crescendo no campo, a abertura estomática esteve invariavelmente correlacionada de modo inverso com os défices hídricos no solo.

FISHER & BROWING (1979) fizeram medidas de potencial da água no xilema, de abertura estomática, crescimento e produção em plantas de *Coffea arabica*, crescendo em diversas densidades de plantio no Quênia. A relação entre potencial da água e densidade de plantio foi variável. Os potenciais maiores foram encontrados nas densidades intermediárias, entre 5000 e 10000 plantas.ha⁻¹ quando o déficit se acentuou ($\psi < -1,65$ MPa), com uma melhora no índice de infiltração estomática, utilizado como parâmetros de medida de comportamento estomático. Aqueles autores consideraram que existiria uma tendência de as plantas atingirem um balanço hídrico ótimo, numa densidade de plantio de cerca de 8000 plantas.ha⁻¹. Ao tentarem explicar como as plantas, nessa alta densidade e numa provável competição por água do solo, conseguiriam manter estômatos mais abertos e maior crescimento do que às densidades inferiores, aqueles autores afirmaram haver evidências de que o uso de água por unidade de área do solo não é grandemente alterado pela densidade de plantio, provavelmente

te por uma alteração das condições microclimáticas que afetam a perda hídrica, devido ao auto-sombreamento das plantas.

KUMAR & TIESZEN (1980a, 1980b) realizaram estudos em plantas jovens de *Coffea arabica*, crescendo em casa de vegetação e no campo. Verificaram que o efeito da densidade de fluxo luminoso sobre a fotossíntese e a condutância foliar foi pequeno entre 200 e 900 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para plantas sombreadas e entre 200 e 1200 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para plantas a pleno sol. Aqueles autores concluíram que a diminuição da taxa de fotossíntese sob altas irradiâncias seria devida a alta temperatura. Sugeriram que a diminuição da fotossíntese observada por NUTMAN (1937) seria devida a um aumento na temperatura, afetando a resistência da fase líquida do mesófilo. Observaram que o fechamento estomático ao meio do dia foi marcante em plantas com solo mais seco, especulando que isso poderia ter acontecido por um efeito da temperatura, já que a condutância estomática aumentou às 15 horas, quando a temperatura teria diminuído. Entretanto, nos dados daqueles autores não se caracteriza uma diminuição da temperatura entre 13 e 15 horas. Por outro lado, nos tratamentos de água próximos a capacidade de campo, houve uma tendência à diminuição contínua da condutância estomática sem uma queda brusca ao meio do dia. Aqueles autores observaram, também, que numa época de menor diferença de pressão de vapor entre folha e ar, as plantas não se tornaram tão desidratadas e a condutância não atingiu valores tão baixos no meio do dia. Além disso, verificaram que até um valor de -2,0 MPa de potencial de água na folha a resistência estomática à difusão de vapor manteve-se praticamente constante, aumentando agudamente a valores inferiores aquele.

BRUNINI (1980a, 1981) fez medidas, em laboratório, do potencial da água no solo e na folha, bem como de transpiração em mudas de cafeeiros da variedade Icatu, à temperatura do ar de 25°C e sob diversas intensidades luminosas (50 a 400 W.m⁻²). Quando o solo estava relativamente úmido (potencial da água acima de -0,2 MPa), o potencial da água da folha manteve-se acima de -1,0 MPa; a potenciais da água no solo inferiores a -0,2 MPa, o potencial da água da folha atingiu até -2,2 MPa; a potencial da água de solo de -1,0 MPa, a transpiração foi reduzida à metade do seu valor inicial. A relação entre a taxa de transpiração e a diferença entre o potencial da água na folha e no solo foi linear para plantas com diferentes áreas foliares. A determinação de fluxo hídrico usado para crescimento mostrou um valor médio de 0,0078 g.dm⁻².h⁻¹.

BRUNINI (1980b) verificou a recuperação de folhas de cafeeiros jovens do cultivar Catuai, submetidas a estresse severo de água, verificando o padrão bifásico do processo de recuperação e o papel do sistema radicular como responsável por esse padrão.

BRUNINI & PAES DE CAMARGO (1981) apresentaram dados preliminares de interação entre o potencial da água no solo, elementos climáticos e a resistência estomática em cafeeiros com idade de 2 1/2 anos e crescendo no campo, das cultivares Catuai, Icatu e Mundo Novo. Sob idênticas condições de umidade do solo, de temperatura e de umidade relativa do ar, os dados obtidos sugeriram que Catuai e Icatu, aparentemente mostraram um mecanismo mais sensível de abertura e fe-

chamento estomático do que Mundo Novo.

MEGURO & MAGALHÃES (1983) estudaram o efeito da deficiência hídrica sobre a resistência a difusão do vapor d'água nas folhas, calculada pela fórmula de GAASTRA (1959), a partir de medidas simultâneas de temperatura da folha e do ar adjacente, da taxa de transpiração e da concentração do vapor d'água da atmosfera da câmara de crescimento, em 5 cultivares de cafeeiros. Observaram a resistência à difusão de vapor aumentou de 284% no cultivar Catuai, de 127% em Nacional, de 122% em Maragogipe, de 118% em Angustifolia e de 115% em Mundo Novo, quando o potencial da água da folha se reduziu de -1,2 para -2,2 MPa. Uma duplicação da resistência à difusão de vapor d'água ocorreu quando o potencial da água na folha atingiu -1,05 MPa em Angustifolia, -1,55 MPa em Catuai, -1,60 MPa em Nacional, -1,80 MPa em Maragogipe e -1,90 MPa em Mundo Novo, mas o parâmetro resistência à difusão de vapor d'água não discriminou os cultivares quanto à variação de disponibilidade hídrica para a planta.

Resumindo a literatura discutida neste ítem, pode-se afirmar que uma série de trabalhos envolvendo transpiração e comportamento estomático foram realizados em cafeeiros, grande parte deles em condições naturais. Nessas condições observou-se o fechamento estomático ao meio dia, não existindo entre os autores concordância quanto à causa ou causas desse fenômeno. Sugeriu-se que ele ocorre devido aos efeitos ou de alta intensidade luminosa, ou de balanço hídrico na planta ou de alta temperatura sobre os estômatos.

Foram realizados trabalhos sobre efeitos de elementos climáticos no comportamento estomático de variedades de cafeeiros. Dados preliminares para variedades cultivadas no Brasil mostraram que as cultivares Catuai e Icatu aparentemente tem um mecanismo mais sensível de fechamento estomático do que a cultivar Mundo Novo.

Verificou-se, para *Coffea arabica*, que valores de potencial da água na folha inferiores a -2,0 MPa afetaram drasticamente a resistência estomática à difusão de vapor. Por outro lado, o parâmetro resistência à difusão de vapor não permitiu discriminar cinco variedades de cafeeiros quanto à variação da disponibilidade hídrica para as plantas.

III. MATERIAIS E MÉTODOS

1. PLANTAS

Foram utilizadas plantas de *Coffea arabica* L. cv. Catuai e *Coffea canephora* Pierre cv. Robusta, as quais foram transplantadas diretamente de sacos plásticos para vasos com capacidade de 2 litros, procurando-se, no transplante, selecionar plantas homogêneas quanto ao crescimento da parte aérea e do sistema radicular, através de uma inspeção visual. Procurou-se, desse modo, obter lotes homogêneos de plantas dentro de cada espécie.

As plantas foram utilizadas num prazo variável entre 2 e 4 meses após o transplante, quando possuíam de 5 a 7 pares de folhas, sendo adubadas logo após o transplante com aplicação de mono-amônio fosfato (MAP), a 1% por via foliar, e de cloreto de potássio no solo. Desde o transplanta até seu uso, as plantas foram mantidas irrigadas em viveiro.

2. SOLO

Os vasos foram preenchidos com solo passado em peneira com malha de 3 mm e compactado a uma densidade global média de $1,1 \text{ g.cm}^{-3}$. A análise textural revelou os seguintes teores médios para o solo utilizado no vaso: argila, 53,8%;

areias, 39,2% e limo, 7%.

3. CÂMARA DE CRESCIMENTO E MONITORAÇÃO DAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS

As determinações relativas ao fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera foram realizadas numa câmara de crescimento, para a qual as plantas foram transferidas cerca de uma semana antes do início das medidas, para adaptação às novas condições ambientais.

A iluminação na câmara foi obtida através de 16 lâmpadas fluorescentes, tipo "luz do dia", e 6 lâmpadas incandescentes, com regulagem na intensidade de emissão. Anteriormente às medidas, foram realizados testes de iluminação, através da determinação das densidades de fluxos energéticos em dois planos situados a distâncias verticais de 30 cm e de 45 cm abaixo do plano das lâmpadas. Essas determinações foram feitas pelo uso de um piranômetro espectral de precisão, marca Eppley, permitindo separar a energia em 2 faixas de comprimento de onda correspondentes à radiação visível e à radiação infra-vermelha. No quadro 2 são mostrados os dados médios de 10 pontos em cada plano de medida, tanto para densidade máxima de fluxo (com todas as lâmpadas ligadas, sendo as incandescentes em emissão máxima) e para densidade de fluxo somente para as fluorescentes ligadas.

QUADRO 2. Densidades de fluxo energético total (ET), nas faixas do visível (V) e do infra-vermelho (IV), em $W \cdot m^{-2}$ e em valor porcentual do total, para planos situados às distâncias de 30 e 45 cm do plano das lâmpadas.

Distâncias		ET	%	V	%	IV	%
30 cm	Fluorescentes + Incandescentes	250,4	100,0	83,6	33,3	166,8	66,7
	Fluorescentes	86,0	34,3	78,3	31,3	7,7	3,1
45 cm	Fluorescentes + Incandescentes	185,6	100,0	65,6	35,3	120,0	64,7
	Fluorescentes	62,9	33,9	59,1	31,8	3,8	2,0

Os dados obtidos mostram uma relação de 2:1 entre a densidade de fluxo energético na faixa de comprimento de onda correspondentes ao infra-vermelho e aquela na faixa correspondente à luz visível, quando todas as lâmpadas eram ligadas, sendo as incandescentes em emissão máxima. Quando somente as fluorescentes foram ligadas, a faixa do visível correspondeu a 91% da energia total. A boa distribuição da energia dentro da câmara foi verificada pelos coeficientes de varia

ção: 12,8% e 5,4% para os planos de medida a 30 e 45 cm, respectivamente, com todas as lâmpadas ligadas; 8,2% e 10,2% somente para as lâmpadas fluorescentes, a 30 e 45 cm, respectivamente. Considerando a faixa do infra-vermelho, essa distribuição foi menos homogênea: o coeficiente de variação para essa faixa foi de 19,8% a 30 cm das lâmpadas, quando todas elas foram ligadas, sendo isso consequência da disposição das lâmpadas incandescentes, distribuídas numa única linha central.

A temperatura do ar na câmara foi monitorada através de termômetro digital com termistor termolinar. Num teste preliminar, para verificar as variações de temperatura e os gradientes térmicos dentro da câmara, foram instalados 10 sensores em pontos diferentes, sendo 5 num plano localizado a 30 cm e 5 num plano distante verticalmente 65 cm do plano das lâmpadas, correspondendo aproximadamente ao topo e à parte inferior da parte aérea das plantas utilizadas. Durante esse teste procurou ajustar-se a câmara para as temperaturas usadas posteriormente nos experimentos. Para que os gradientes térmicos fossem diminuídos, houve necessidade da instalação adicional de dois pequenos exaustores-ventiladores, com função de forçar a circulação, através da retirada do ar frio da parte inferior e sua ascensão até o topo da câmara. Os melhores pontos de colocação desses exaustores, tendo em vista a diminuição dos gradientes térmicos, foram determinados após uma série de tentativas.

A figura 1 mostra as variações temporais típicas da temperatura do ar para alguns dos 10 pontos de medida,

incluindo os de temperaturas extremas. O tempo médio de ocorrência de um ciclo de variação da temperatura em cada ponto foi de 150 segundos, com amplitudes térmicas num determinado ponto e entre todos eles, maiores no período de luz, devido às fontes de energia representadas pelas lâmpadas. Observa-se que a temperatura máxima absoluta no período diurno foi de $26,9^{\circ}\text{C}$ e a mínima absoluta de $24,5^{\circ}\text{C}$, contra $20,8$ e $19,8^{\circ}\text{C}$ no período noturno. Entretanto, essas amplitudes diminuem quando se verificam as temperaturas médias em cada ponto nos dois períodos: a maior temperatura média num ponto foi de $26,6^{\circ}\text{C}$ e a menor temperatura foi de $24,9^{\circ}\text{C}$ no período de luz. Para o período de escuro esses valores extremos foram $20,6^{\circ}\text{C}$ e $20,1^{\circ}\text{C}$. A média geral foi de $25,4^{\circ}\text{C}$ para o fotoperíodo e de $20,3^{\circ}\text{C}$ para o período noturno, com desvios padrões respectivamente, de $0,60^{\circ}\text{C}$ e $0,19^{\circ}\text{C}$. A temperatura média e o desvio-padrão foram maiores no plano de medida a 30 cm ($25,8^{\circ}\text{C}$ e $0,68^{\circ}\text{C}$, respectivamente) do que no plano distante 65 cm das lâmpadas ($25,1^{\circ}\text{C}$ e $0,37^{\circ}\text{C}$, respectivamente); para o período noturno essa tendência manteve-se ($20,5^{\circ}\text{C}$ e $0,24^{\circ}\text{C}$ no plano a 30 cm, e $20,2^{\circ}\text{C}$ e $0,16^{\circ}\text{C}$ no plano a 65 cm).

Quando das medidas propriamente ditas, a temperatura do ar próximo às plantas continuou a ser monitorada pelos termistores, cuidando-se para que se mantivessem em torno de $25,5^{\circ}\text{C}$ no fotoperíodo de 12 horas e $21,0^{\circ}\text{C}$ no período sem luz.

Não houve controle da umidade do ar dentro da câmara, sendo a mesma monitorada com um psicrometro sem aspiração. A umidade relativa foi aumentada através da colocação

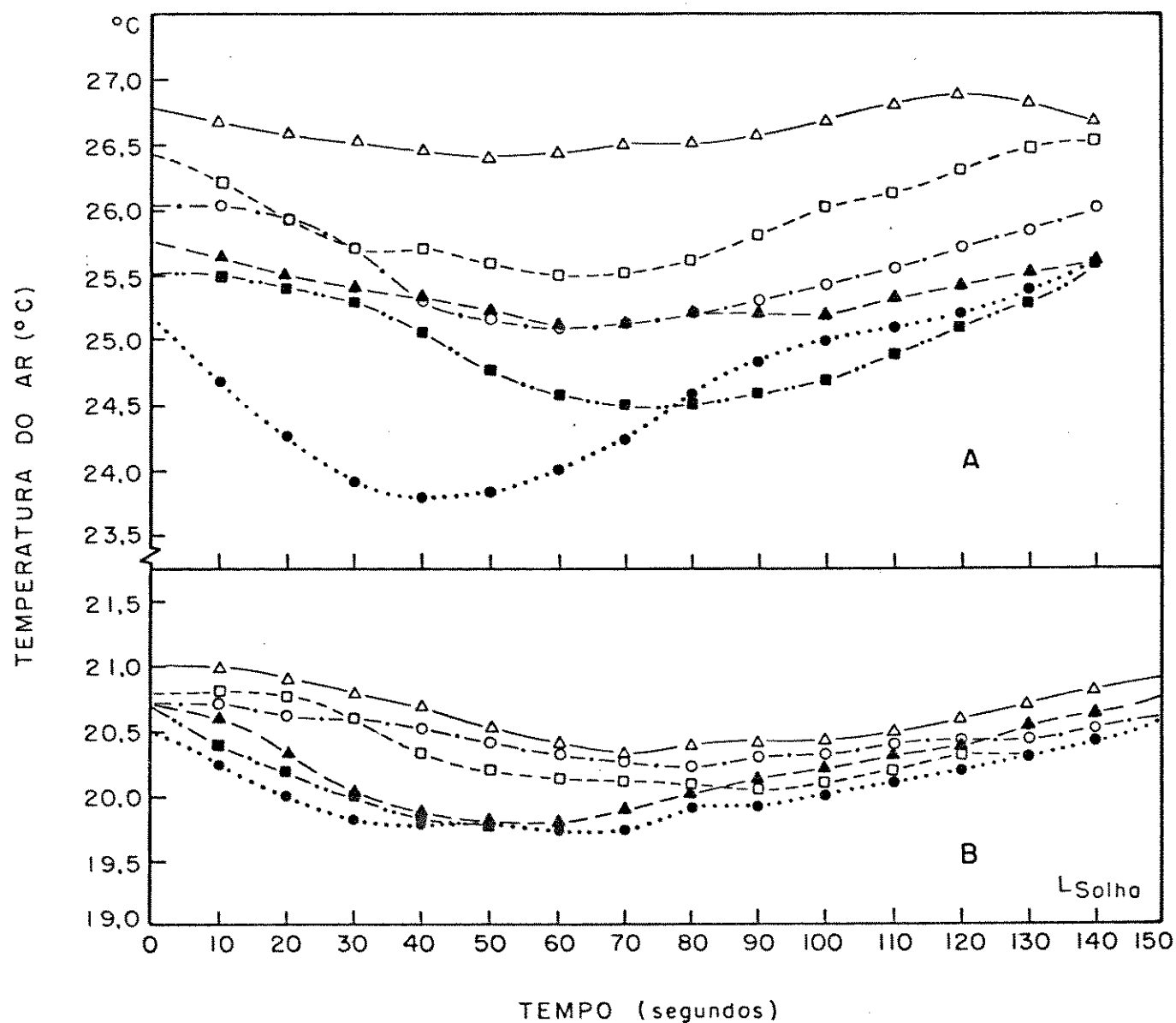


FIGURA 1. Variações temporais típicas da temperatura do ar em seis pontos diferentes, dentro da câmara de crescimento. 1.A : durante o fotoperíodo; 1.B. : durante o período noturno.

de uma lâmina de água no piso da câmara, quando o ar apresentou-se excessivamente seco. A temperatura do solo em cada vaso foi monitorada com termopares de cobre-constantan, instalados num ponto médio da altura do vaso e numa posição intermediária entre a raiz principal e a parede do vaso. Cuidou-se para que a temperatura do solo, durante as medidas, se mantivesse na faixa entre 25,0 e 28,0°C.

4. DETERMINAÇÃO DAS RESISTÊNCIAS AO FLUXO HÍDRICO E DAS RELAÇÕES ENTRE POTENCIAIS DA ÁGUA E TAXAS DE TRANSPIRAÇÃO

4.1. Teoria

As resistências da planta ao fluxo de água na fase líquida foram estimadas através das medidas do potencial da água no solo e na folha, bem como da taxa de transpiração, e da estimativa do potencial da água na superfície da raiz.

Na determinação das resistências ao fluxo hídrico, foi usada a analogia com a lei de Ohm aplicada ao transporte de água em condições de equilíbrio dinâmico ("steady-state"), de acordo com o modelo proposto por VAN DEN HONERT (1948):

$$F = - \frac{\psi_R - \psi_S}{R_{SR}} = - \frac{\psi_F - \psi_R}{R_{RF}} \dots\dots\dots (6)$$

onde F é a densidade de fluxo hídrico, representado pela taxa de transpiração; ψ_S , ψ_{SR} e ψ_F são, respectivamente, os poten-

ciais da água no solo, na superfície da raiz e na folha; R_{SR} e R_{RF} são, respectivamente, as resistências ao fluxo hídrico no caminho entre solo e superfície da raiz, e entre a superfície da raiz e a folha.

As medidas exigidas para as estimativas da resistência da planta ao fluxo hídrico foram feitas num intervalo de tempo relativamente suficiente para que os erros na medida da transpiração estivessem dentro da faixa de valores pré-estabelecida (ver discussão no item 4.3). Em média, esse intervalo de tempo esteve em torno de 1 hora, ocorrendo alguns casos extremos, como 45 minutos e 3 horas. Para estabelecer se ocorreram condições de equilíbrio dinâmico durante as medidas, adotou-se o critério de verificar a variação dos valores de resistência estomática à difusão de vapor e de taxa instantânea de transpiração, determinados no início e no final do intervalo de tempo adotado, através do uso de um porômetro de difusão de vapor, conforme descrito no item 5.1. Variações menores de 20% entre os valores iniciais e finais daqueles parâmetros foram consideradas como indicativas da existência de condições de equilíbrio dinâmico. Nessas medidas foram utilizadas 3 repetições de cada variedade.

4.2. Medida do potencial da água no solo e na folha

O potencial da água no solo e na planta foi medido através do método de higrometria de par termoeletrico, proposto por NEUMANN & THURTELL (1973).

A teoria do método desenvolvida pelos citados autores mostrou que o potencial da água ψ , de um sistema em equilíbrio de fase de vapor d'água com a atmosfera de uma câmara, está relacionado com a depressão da temperatura do ponto de orvalho ΔT_{po} , onde T é a temperatura absoluta do sistema:

$$\Delta T_{po} = [T + 237,3][1 - (1,893 \cdot 10^4 T)/(T + 237,3)\psi] \dots (7)$$

Para realizar medidas desse tipo, é necessário um sistema sensor constituído de 3 partes principais: um circuito elétrico, que fornece uma corrente que irá resfriar, por efeito Peltier, uma das junções de um termopar existente na câmara de medida; a câmara de medida com o circuito sensor, constituído pela junção de trabalho, que será resfriada na medida, e por duas junções de referência; a terceira parte do sistema constitui o circuito detector da corrente de resfriamento (em mA) e da força eletromotriz (em μV), gerada pela diferença de temperatura entre as junções de referência e a junção de trabalho. Um diagrama do sistema higrométrico é mostrado na figura 2.

A junção de trabalho é resfriada pela variação da corrente Peltier, até atingir a temperatura do ponto de orvalho. A diferença de temperatura entre essa junção, nesse ponto, e a temperatura das junções de referência, representa a depressão de temperatura do ponto de orvalho e gerará, por efeito Seebeck, uma força eletromotriz proporcional à ΔT_{po} e, portanto, proporcional ao potencial da água do sistema em equilíbrio com a atmosfera da câmara. Portanto, ψ pode

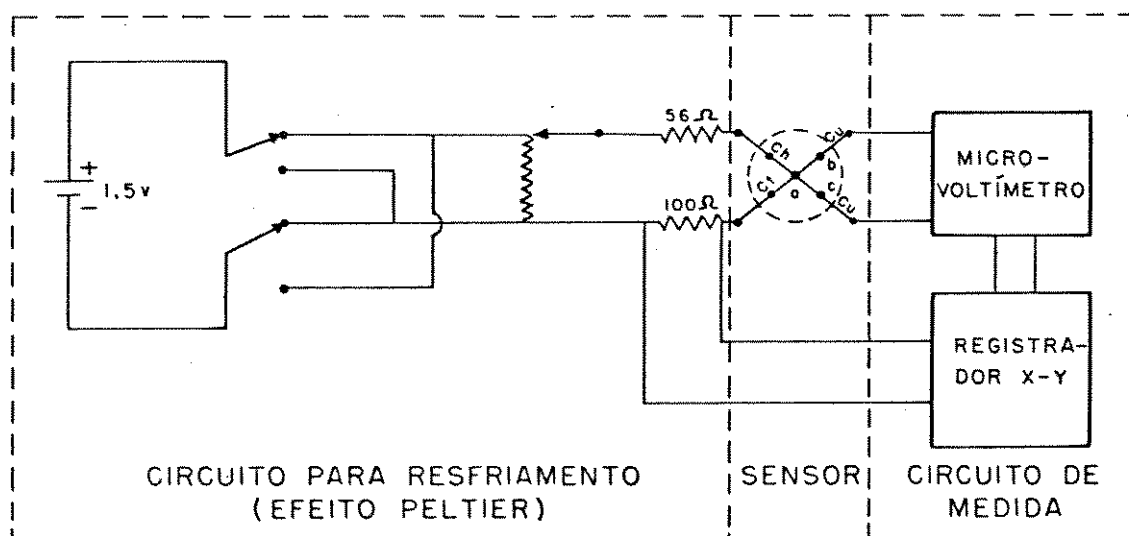


FIGURA 2. Diagrama do sistema de medida do potencial da água pelo método de higrometria de par termoeletrônico.

Ch = chromel; Ct = constantan; Cu = cobre; a = junção de medida; b e c = junções de referência.

ser determinado caso se conheça um fator de calibração que o relacione com a f.e.m. ou, como opção, com a corrente de resfriamento correspondente, medida simultaneamente com a f.e.m., quando a junção de medida atinge exatamente o ponto de orvalho. Dentro da faixa de potenciais da água, encontrada naturalmente no sistema solo-planta, aquele fator pode ser considerado constante.

NEUMANN & THURTELL (1973) demonstraram que, devido ao balanço entre o efeito Peltier e o efeito Joule na junção de medida, existe uma curva parabólica que relaciona a variação da f.e.m. com a variação da corrente Peltier fornecida ao circuito. Desse modo, é possível traçar uma curva "seca" com valores dos dois parâmetros elétricos citados quando a câmara está sem amostra (e com umidade relativa do ar abaixo de 90%). Essa curva é característica para determinada geometria da câmara e da junção, bem como para determinada temperatura da câmara. Quando a amostra é colocada na câmara e entra em equilíbrio com esta, é possível traçar-se uma nova curva, agora chamada de "úmida", relacionando a f.e.m. e a corrente de resfriamento. A curva "úmida" possui uma inclinação na sua parte quase-linear, diferente da curva "seca" e dependente do estado de hidratação da amostra. A intersecção entre as duas curvas representa exatamente o ponto de orvalho, de tal maneira que um fator de calibração permite relacionar diretamente o valor da corrente Peltier nesse ponto com o valor de ψ da amostra.

Devido ao pequeno número de sensores disponí-

veis para a medida de potencial da água, houve necessidade do uso de dois sistemas que, embora operando sob o princípio da higrometria de par termoelétrico, com base na depressão do ponto de orvalho, diferiram entre si em diversos aspectos. O primeiro deles, que segue basicamente o diagrama da figura 2, operou com junções em compensação térmica, tendo sido montado na Seção de Climatologia Agrícola do IAC. O segundo operou sem compensação térmica das junções e foi adquirido comercialmente de Wescor Inc. Maiores detalhes de cada sistema são descritos a seguir.

A. Sistema com compensação de temperatura

Tal sistema foi composto das seguintes partes:

a) Circuito de resfriamento. Foi montado um sistema composto de seis circuitos independentes e iguais, permitindo o uso simultâneo de seis higrômetros; um segundo sistema com 6 circuitos também foi utilizado.

b) Sensores. Foram utilizados três sensores para medidas no solo e um para folhas, contendo junções construídas com fios de chromel e constantan de 0,0025 cm de diâmetro. O sensor de folha foi construído de acordo com o modelo desenvolvido por NEUMANN & THURTELL (1972) e os de solo, segundo o modelo desenvolvido por BRUNINI (1979).

Para sua utilização em folhas, o higrômetro foi fixado de maneira tal que a câmara de amostragem se localizasse numa posição intervenal, a cerca de 1,0 cm do bordo foliar, na folha superior de maior expansão. Uma completa vedação da câmara em relação ao ambiente externo foi conseguida pelo uso

de graxa vedante. Os higrômetros de solo foram construídos em corpo de cobre, tendo as câmaras limitadas por uma membrana de prata como meio de troca de vapor entre a câmara e o solo.

Nesses tipos de sensores, com termopares de 4 terminais, a disposição geométrica da junção de chromel-constantan (junção de medida) e as de cobre-chromel e cobre-constantan, bem como o poder termoelétrico de cada junção, são tais que elas são compensadas termicamente, de maneira que uma variação de temperatura no sistema sensor, durante as medidas, não interfere nestas, desde que não haja gradientes térmicos acentuados dentro da câmara. NEUMANN & THURTELL (1973) demonstraram que uma diferença de $0,012^{\circ}\text{C}$ entre a junção de referência e a fonte de vapor a 20°C , introduz um erro de 0,1 MPa na medida. Para minimizar ainda mais essa fonte de erro, o cobre e os fios que se ligam à junção permitem uma boa dissipação de calor. Além disso, o higrômetro de folha foi envolto por isolante térmico, recoberto com papel aluminizado, visando evitar incidência direta de energia radiante sobre o mesmo.

c) Circuito da medida da f.e.m. e da corrente de resfriamento. Esse circuito foi constituído por um microvoltímetro marca Hewlett-Packard, modelo 719A, e um registrador X-Y marca Hewlett-Packard, modelo 7004B. A f.e.m., gerada pela diferença de temperatura entre a junção de trabalho e as de referência, é detectada pelo microvoltímetro, e dirigida ao registrador X-Y, simultaneamente com a corrente Peltier, também registrada.

B. Sistema sem compensação de temperatura

Foram utilizados dois sensores de folha marca Wescor, Inc., acoplados a um microvoltímetro adequado da mesma marca ("dew-point microvoltmeter", modelo HR-33). Duas diferenças básicas distinguem esse sistema do citado anteriormente. Em primeiro lugar, a geometria do termopar é do tipo "dois terminais", que não apresenta compensação térmica. Em segundo lugar, a passagem da corrente Peltier e a medida da f.e.m. gerada são feitas pelo mesmo circuito, o que impede a medida simultânea de ambas. Desse modo, a junção de trabalho é levada e mantida no ponto de orvalho por um sistema eletrônico e automático de passagem da corrente de resfriamento, sendo a medida da f.e.m. feita após desligar-se a corrente Peltier. A f.e.m. é relacionada ao potencial da água através de um fator de calibração.

Esse sistema apresenta as vantagens de eliminação do registrador X-Y e da variação manual da corrente Peltier fornecida à junção de trabalho, mas apresenta a desvantagem de não haver compensação, quando das variações térmicas. Os sensores foram envolvidos por um isolante térmico recoberto de papel alumínio, para evitar incidência direta de radiação e minimizar os gradientes térmicos.

Os higrômetros foram calibrados com soluções de NaCl de concentrações 0,1 M; 0,3 M; 0,5 M; 1,0 M e 1,5 M, com potenciais osmóticos conhecidos (LANG, 1967), na faixa utilizada de temperatura.

Os testes preliminares dos higrômetros constaram do levantamento das curvas "secas", da verificação do tempo para entrada em equilíbrio e dos efeitos da inserção sobre a folha.

Com excessão dos higrômetros da Wescor, foram determinadas as curvas "secas" para cada sensor para temperaturas entre 19 e 30°C, a intervalos de 1°C. Um conjunto dessas curvas para os higrômetros utilizados, na temperatura de 20°C, é mostrado na figura 3. A inclinação da parte quase-linear das curvas diminui com o decréscimo da temperatura.

Na verificação do tempo para entrada em equilíbrio, os higrômetros foram presos às folhas. Para facilitar as trocas de vapor d'água entre a câmara higrométrica e os tecidos foliares, a epiderme inferior foi retirada mecanicamente (O. BRUNINI, comunicação pessoal), com todo o cuidado para evitarem-se danos ao mesofilo foliar. A área de epiderme retirada foi da ordem de 4 a 8 mm², suficiente para acelerar o equilíbrio de vapor e interferir o mínimo possível com o equilíbrio hídrico no restante da folha.

Os efeitos da inserção dos higrômetros sobre a folha são difíceis de serem avaliados, principalmente no que se refere ao metabolismo fisiológico, e, mais especificamente quanto ao metabolismo hídrico. Possíveis interferências dessa ordem foram verificadas, através da observação macroscópica de alterações nos segmentos de tecidos encerrados nas câmaras e pela constatação das respostas das folhas às variações de hidratação do solo, levando-se em conta os padrões esperados.

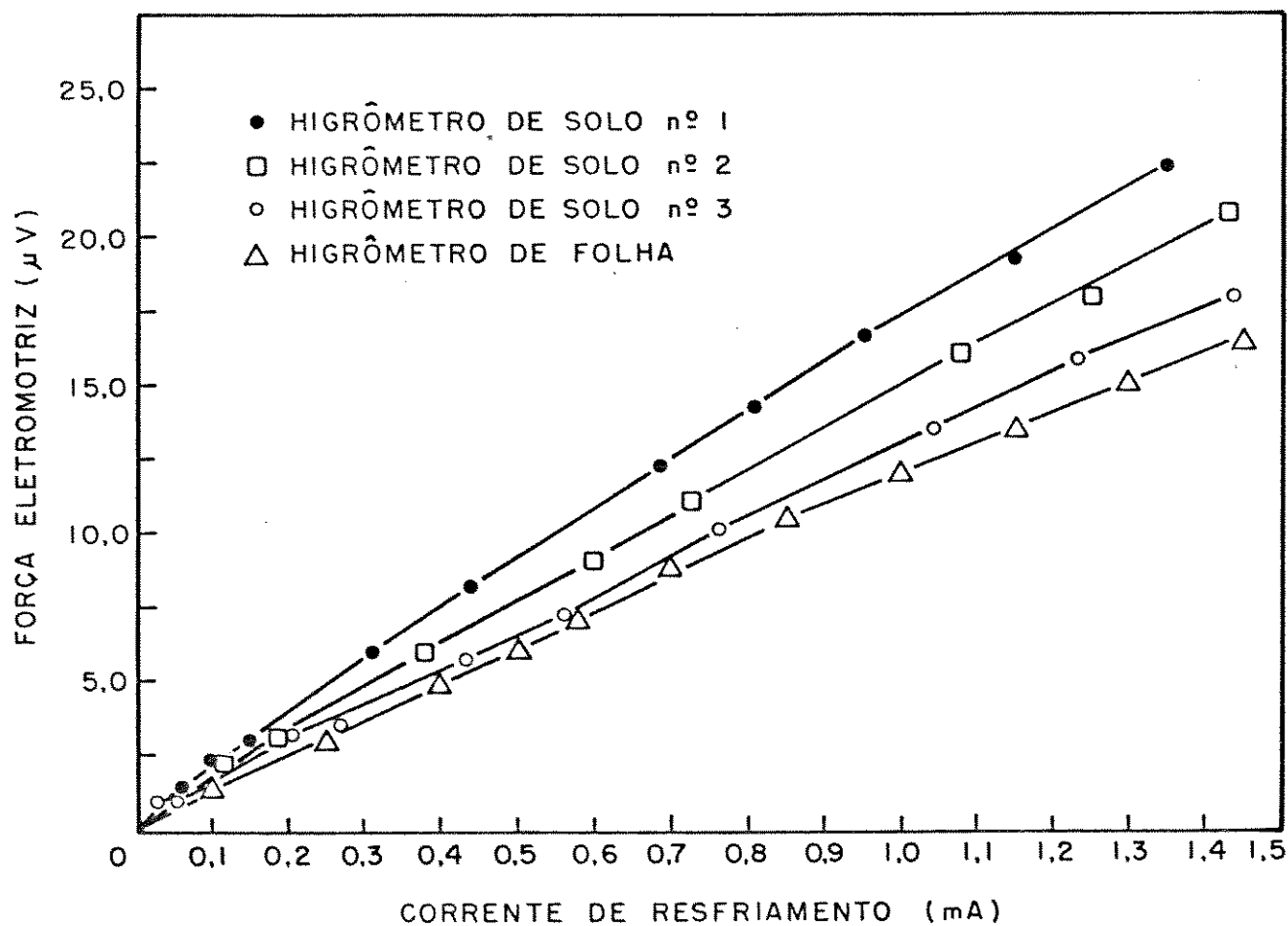


FIGURA 3. Curvas da relação entre a corrente de resfriamento fornecida e a força eletromotriz gerada nos diferentes higrômetros de par termoeletrico, para câmaras em equilíbrio com ambiente "seco" (curvas "secas").

No caso dos higrômetros do solo, foram verificados os tempos para entrada em equilíbrio quando o solo foi irrigado e quando colocados em solo seco, após sua retirada do solo úmido.

4.3. Medida da taxa de transpiração

A perda de água por transpiração de plantas intactas foi determinada por meio de balanças "Ohaus", pela pesagem de vasos cobertos com saco plástico impermeável. O lado aberto dos sacos foi amarrado ao caule das mudas com fita adesiva, para evitar a perda de água por evaporação do solo.

Devido aos erros introduzidos pelo tipo de balança utilizada, principalmente erros de observação devidos ao sistema de leitura, as mesmas tiveram seu sistema de fiel modificado. Para minimizar ainda mais o erro de observação, as leituras foram feitas com auxílio de uma lente de aumento, tendo-se o cuidado de que o observador se mantivesse numa mesma posição de leitura a fim de diminuir os erros de paralaxe.

Foi feito um teste preliminar com as balanças com o objetivo de avaliar seu erro médio. Assumindo-se que o erro total na pesagem fosse causado pela sensibilidade da balança em detectar pequenas variações de peso e pelo erro de observação, o teste constou da realização de uma série de 15 pesagens em cada balança, utilizando cartões com pesos variáveis entre 0,42 a 9,00 g, adicionados aos vasos colocados na balan

ça, possuindo estes um peso base de cerca de 4,10 kg. Os cartões foram pesados numa balança eletrônica "Mettler", com sensibilidade de 0,0001 g, tomada como padrão, sendo que o operador não tinha conhecimento prévio dos valores de peso de cada cartão.

A diferença da pesagem entre os dois tipos de balanças foi tomado como erro da "Ohaus". Os erros médios e os desvios padrões para cada uma das balanças "Ohaus" são mostrados no quadro 3. Considerando que as variações nas pesagens durante as medidas de perda de água, estivessem na faixa de 1,2 a 6,0 g, os erros médios na determinação do fluxo transpiratório variaram entre 19,2 e 3,8%. O erro máximo nas 45 medidas foi de 0,6 g.

QUADRO 3. Erro médio e desvio-padrão na medida da variação de peso (numa faixa de 0,4 a 9,0 g) através de balanças "Ohaus", em relação à balança de precisão "Mettler".

Balança (nº)	Erro médio (g)	Desvio-padrão (g)
1	0,23	0,159
2	0,15	0,119
3	0,17	0,110

A figura 4 mostra a distribuição dos pontos em torno da linha 1:1, quando se comparam as variações de peso medidas pela balança "Ohaus" e pela balança "Mettler".

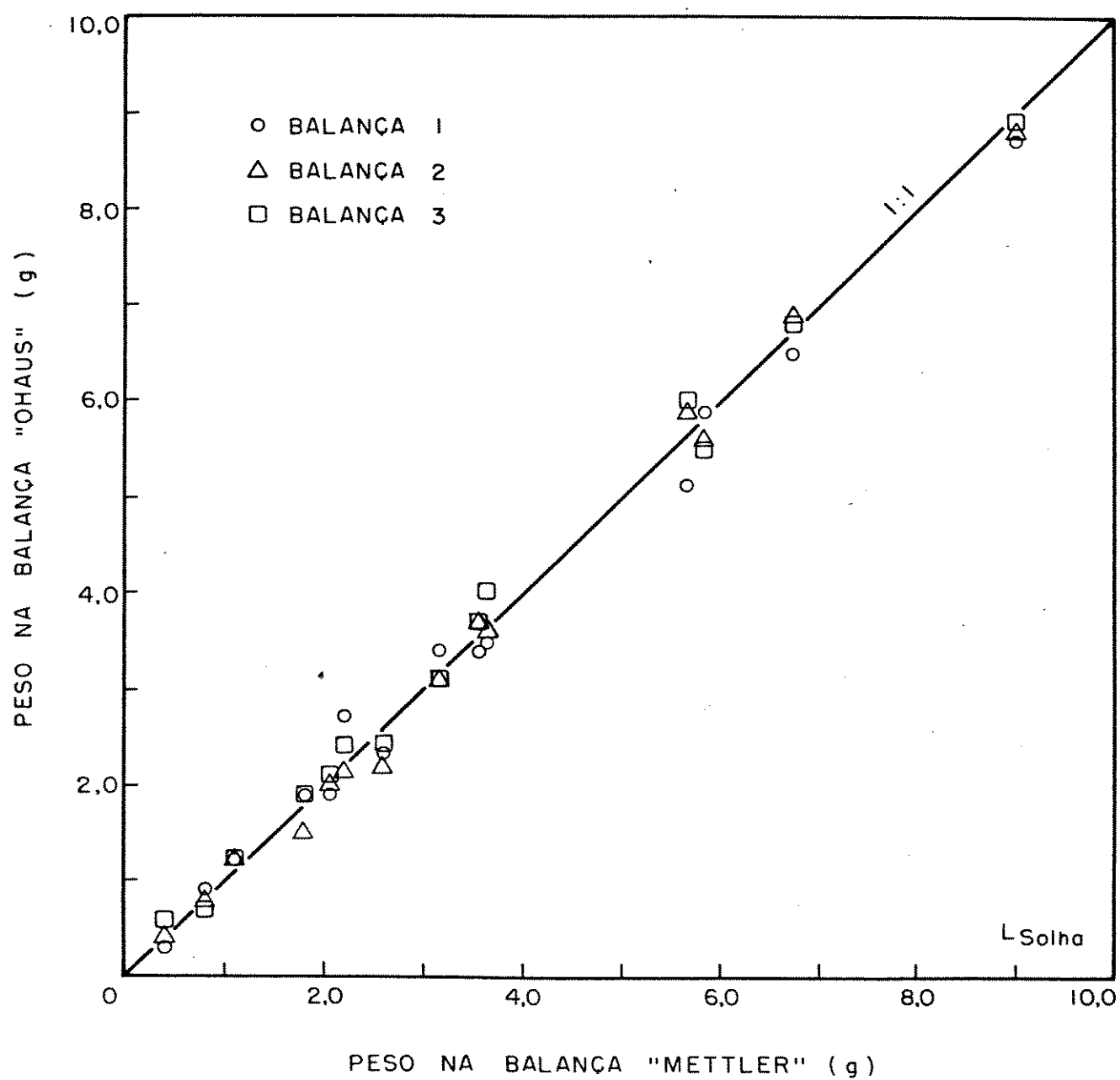


FIGURA 4. Comparação entre as pesagens nas balanças "Ohaus" e na balança "Mettler", esta tomada como padrão.

4.4. Estimativa do potencial da água na superfície da raiz

A estimativa do potencial da água na superfície das raízes (ψ_{SR}) foi feita através do modelo proposto por GARDNER (1960), o qual adota as aproximações de que todas as raízes estão uniformemente distribuídas no solo, e são igualmente efetivas em absorver água numa situação de equilíbrio dinâmico. Nessas condições, pode escrever-se que:

$$\tau_{SR} = \tau - \frac{q}{4\pi K} \ln \left[\frac{r_2^2}{r_1^2} \right] \dots\dots\dots (8)$$

onde, τ_{SR} é o potencial da água na superfície da raiz e τ_S o potencial da água do solo, considerados iguais aos potenciais totais da superfície da raiz (ψ_{SR}) e do solo (ψ_S), q é a taxa de extração de água por unidade de comprimento das raízes e por unidade de tempo; K é a condutividade hidráulica do solo; r_1 é o raio das raízes; r_2 é a distância média entre as raízes, igual a $1/(\pi L_v)^{1/2}$, sendo L_v a densidade de raízes expressa como comprimento de raízes por unidade de volume de solo.

Após o término dos ciclos de secamento, as plantas foram retiradas dos vasos, sendo o sistema radicular cuidadosamente lavado para retirada do solo. A lavagem foi feita colocando-se o solo com as raízes dentro de tecido com malha de 100 "mesh", o qual era agitado na água para que toda a argila passasse pelo mesmo, sendo retidas as frações areia e limo, bem como o sistema radicular. Finalmente, este era separado pela sua colocação em água, na qual as raízes sobrenadavam.

Após a secagem ao ar, as raízes foram separadas em raiz principal, raízes primárias (formadas a partir da principal), secundárias (formadas a partir da primária), terciárias e as de ordem superior. Para facilidade de trabalho, as raízes terciárias e de ordem superior foram juntadas num único grupo. Para cada grupo foi determinado o comprimento total, com exceção da raiz principal que foi desprezada pelo seu pequeno significado na absorção da água.

O comprimento foi determinado pelo método das intersecções proposto por NEWMAN (1966), e modificado por TENNANT (1975), consistindo em distribuírem-se as raízes ao acaso num papel branco e sobre este um plástico reticulado, com linhas equidistantes de 0,5 cm. Com auxílio de lupa, foram contadas todas as intersecções entre as linhas (na vertical e na horizontal) e as raízes, sendo o número de intersecções multiplicado pelo fator 0,3928 para expressar o comprimento das raízes em cm. As raízes foram mantidas em um só plano sobre o papel com auxílio de um vidro transparente. Testes feitos mostram que os erros nessas determinações ficaram abaixo de 5%, confirmando dados de outros trabalhos com sistema radicular, nos quais o método foi testado (NEWMAN, 1966; WARD *et al.*, 1978; TENNANT, 1975).

Para estimar a área de absorção das raízes, foram determinados diâmetros médios de 200 raízes terciárias e de ordem superior, 100 raízes secundárias e 15 raízes primárias. Com auxílio de um micrômetro e de lupa, foram medidos o maior e o menor diâmetro de cada raiz amostrada, na parte média das mesmas. Para as raízes primárias, tomou-se o diâme

tro nas extremidades e na parte média, por aproximarem - se grosseiramente da forma cônica. O critério de medir-se o menor e o maior diâmetro foi adotado porque a maioria das raízes foge da forma de um cilindro de base circular, como assumido nos modelos de absorção de água. Desse modo, no nosso caso, considerou-se um cilindro com base circular, mas com raio médio entre as duas medidas tomadas, diminuindo-se o erro no cálculo da área lateral, assumida como área de absorção de água.

O raio médio foi obtido através da média ponderada dos raios das diferentes classes consideradas, usando-se um fator de ponderação proporcional ao comprimento das raízes em cada classe em relação ao comprimento total do sistema radicular.

4.5. Determinação da condutividade hidráulica e da umidade do solo

A dependência entre a condutividade hidráulica e a umidade do solo foi obtida através do método proposto por REICHARDT *et al.* (1975), utilizando a equação genérica:

$$K_{(w)} = 1,942 \cdot 10^{-12} m_i^4 \exp (-12,235 w^2 + 29,061 w) \dots (9)$$

onde $K_{(w)}$ é a condutividade hidráulica em cm.s^{-1} ; m_i é a tangente formada entre o espaço percorrido pela frente de molhamento e a raiz quadrada do tempo e w é a umidade adimensional do solo, dada pela relação:

$$w = \frac{\theta - \theta_0}{\theta_s - \theta_0}$$

onde θ é a umidade do solo (cm^3 de $\text{H}_2\text{O}/\text{cm}^3$ de solo) medida, θ_0 é umidade do solo seco ao ar e θ_s é a umidade do solo saturado.

A relação entre a infiltração horizontal e a distância da frente de molhamento foi obtida utilizando-se uma coluna de solo (com densidade $1,1 \text{ g.cm}^{-3}$), conforme mostra a figura 5.

A umidade do solo foi determinada através da medida do potencial da água do solo, pelo emprego de uma curva característica da água do solo obtida pelo uso de placa porosa de Richards e por funis de placa porosa, utilizando-se amostras com densidade global idêntica à utilizada nos experimentos ($1,1 \text{ g.cm}^{-3}$).

4.6. Comportamento estomático

A verificação da resposta dos estômatos às condições hídricas no solo e na planta foi feita através do uso de um porômetro de equilíbrio dinâmico ("steady-state porometer") LI-COR, modelo LI-1600. O citado equipamento permite a medida da taxa de transpiração, da resistência estomática à difusão de vapor, das temperaturas da superfície da folha e da câmara de medida da umidade relativa da câmara e da radiação fotossinteticamente ativa.

A parte básica do equipamento é constituída pelos sensores que permitem a medida da taxa de transpiração e da resistência à difusão de vapor. Esses sensores estão instalados dentro de uma câmara ("cuvette"), constando essencialmente de um medidor de umidade do ar, de um termistor linear

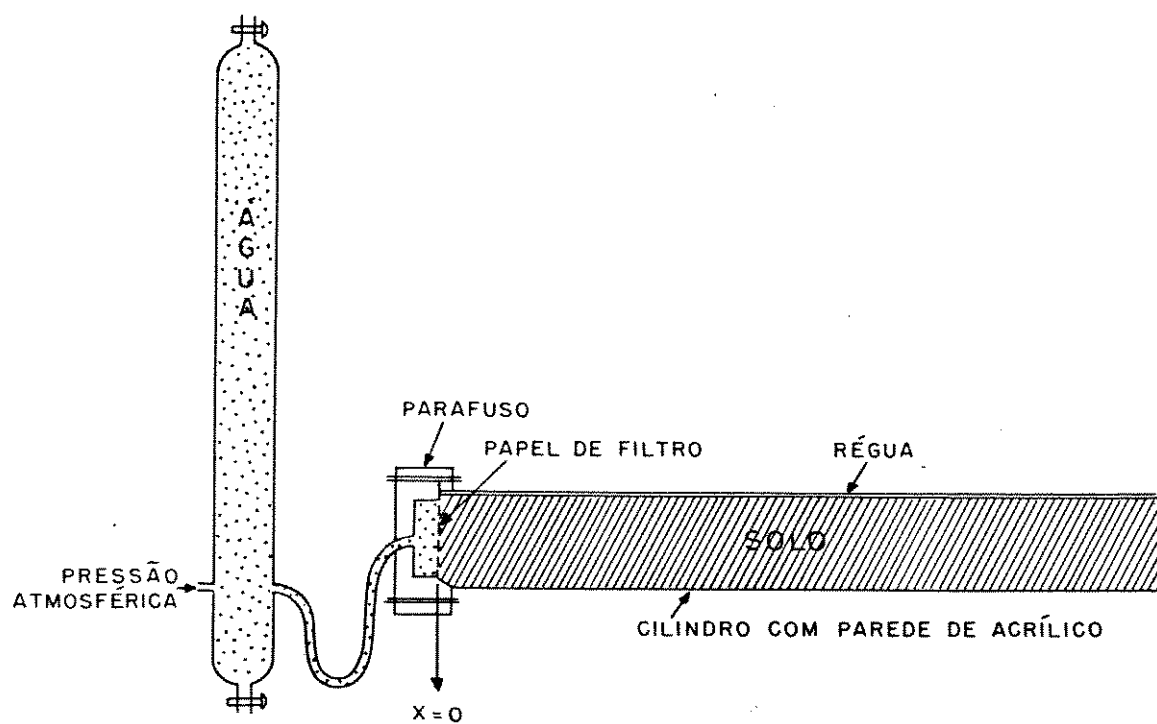


FIGURA 5. Diagrama do equipamento de medida do avanço da frente de molhamento no solo em função do tempo.

zado para a medida de temperatura do ar da câmara e de um termopar para a medida da temperatura da folha.

A construção do aparelho é feita de modo a minimizar os efeitos de fatores que afetam o comportamento estomático, como nível de luz, teor de CO_2 , umidade relativa, temperatura ambiente e da folha, vento e potencial da água, com excessão dos dois últimos. O modelo de porômetro usado possui um sensor quântico com resposta espectral na faixa de 400 a 700 nm, permitindo medir a radiação fotossinteticamente ativa (PAR), que atinge a folha. Possui também um sistema de calculadora com memória eletrônica, que permite guardar os valores medidos e o cálculo automático da resistência à difusão de vapor, para leitura posterior às medidas.

4.6.1. Medidas com o porômetro

Nas medidas feitas com o porômetro, foram selecionadas 3 folhas de cada muda, correspondentes ao 1º, 2º e 4º par de folhas a partir do ápice do ramo ortotrópico. Para isso, a câmara de crescimento era aberta e o sensor do porômetro deixado entrar em equilíbrio com a câmara e posteriormente preso à parte inferior das folhas.

4.7. Sequência experimental de medições de transpiração, de potencial da água e de resistência estomática

Devido ao fato de a resistência estomática à di-

fusão de vapor d'água ter-se mantido no seu valor mínimo e com menor variabilidade entre folhas amostradas, num período entre 2 a 8 horas após o início da iluminação (ver Resultados e Discussão), as medidas citadas a seguir foram realizadas durante o citado intervalo de tempo, obedecendo à sequência:

- 1º) Medidas de temperatura e de umidade do ar e de temperatura do solo, para verificar se estavam dentro das condições estabelecidas.
- 2º) Abertura da câmara de crescimento e medidas com o porômetro.
- 3º) Pesagem inicial dos vasos, visando à estimativa da transpiração, e fechamento da câmara de crescimento.
- 4º) Monitoração da temperatura do ar e do solo e da umidade do ar.
- 5º) Medida do potencial da água na folha e no solo. Para a medida do potencial da água na folha o higrômetro foi instalado na folha superior mais expandida, numa posição intervenal na face inferior. O higrômetro de solo foi instalado num ponto correspondente à porção média da altura do vaso e à distância média entre a raiz principal e a parede do vaso.
- 6º) Após o tempo necessário para obter-se uma quantidade de água perdida, que permitisse um erro na medida de transpiração dentro da faixa de valores pré estabelecida, eram novamente feitas as medidas de potencial da água na folha. Durante essa etapa eram monitoradas as temperaturas e a umidade do ar, bem como a temperatura do solo. O poten-

cial adotado foi a média das duas medidas realizadas.

79) Abertura da câmara de crescimento e pesagem final dos vasos.

89) Medidas finais com o porômetro.

Essa sequência foi cumprida durante vários dias, enquanto o ciclo de secamento se completava. As plantas foram então re-hidratadas pela aplicação de 400 ml de água ao solo, permitindo, assim, um segundo ciclo de secamento. Após esse ciclo, as mudas foram retiradas da câmara para as determinações de área foliar e de extensão do sistema radicular.

4.8. Acompanhamento da recuperação do déficit hídrico nas folhas

A recuperação do déficit hídrico pela aplicação de água ao solo foi acompanhada pela determinação do potencial da água no solo e na folha. A recuperação foi feita no escuro, com plantas de cada variedade sob diferentes níveis de estresse hídrico, à temperatura do ar de $22,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$.

IV. RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. CARACTERÍSTICAS FÍSICO-HÍDRICAS DO SOLO

A figura 6 mostra a curva de retenção da água do solo e a figura 7 mostra a variação da distância percorrida pela frente de molhamento em função do tempo, durante o processo de infiltração da água no solo. A relação encontrada entre condutividade hidráulica e a umidade do solo, de acordo com o método proposto por REICHARDT *et al.* (1975), foi:

$$K_{(w)} = 4,3693 \cdot 10^{-6} \exp (-12,325 w^2 + 29,061 w) \quad \dots\dots(10)$$

sendo

$K_{(w)}$ = condutividade hidráulica em cm.h^{-1}

w = umidade adimensional, dada pela relação:

$$w = \frac{\theta - \theta_o}{\theta_s - \theta_o}$$

sendo

θ = umidade do solo em base volumétrica

θ_o = umidade do solo seco ao ar, igual a $0,0695 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O}/\text{cm}^3 \text{ solo}$

θ_s = umidade do solo saturado, igual a $0,5950 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O}/\text{cm}^3 \text{ solo}$.

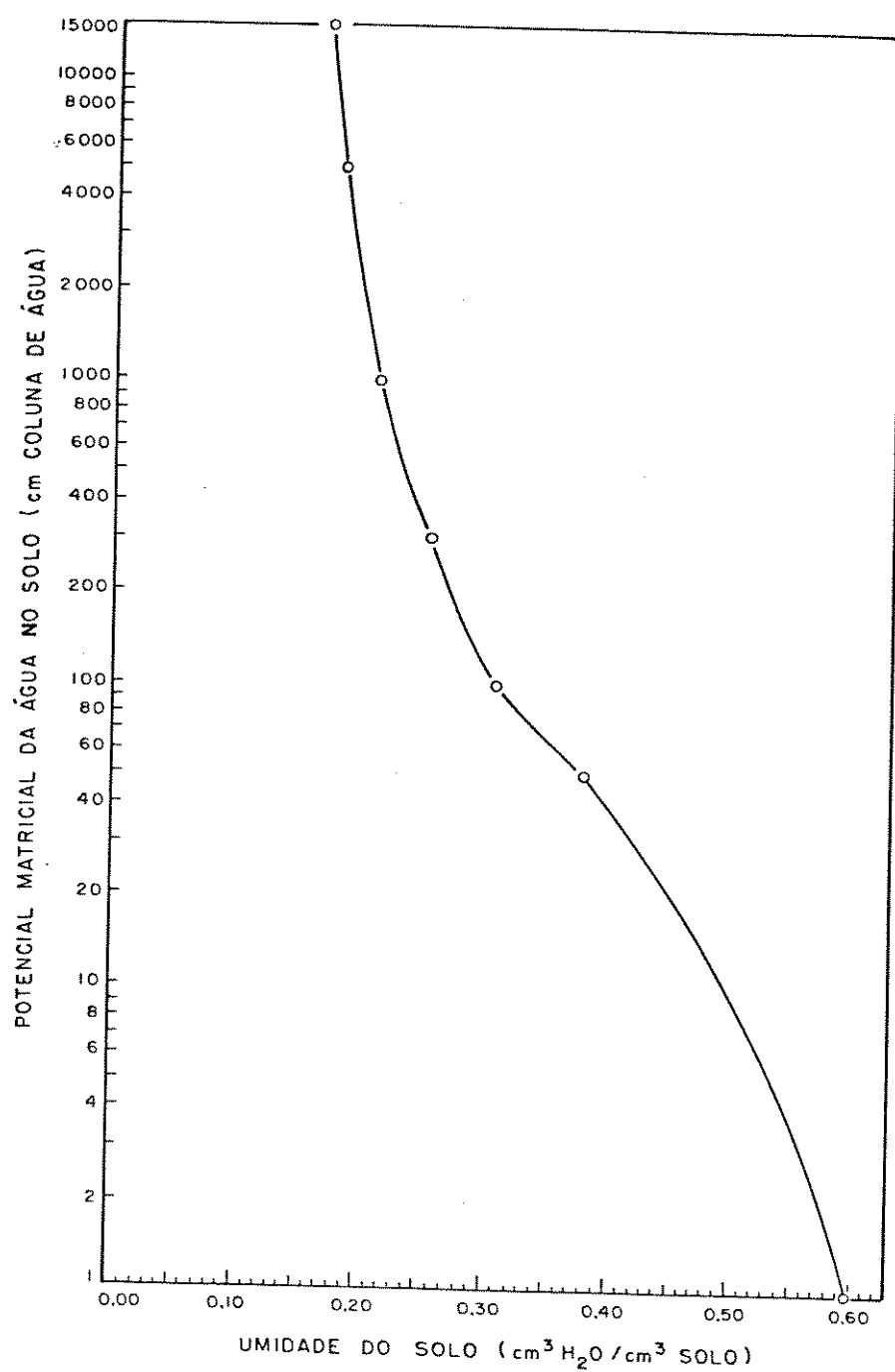


FIGURA 6. Curva de retenção da água no solo utilizado.

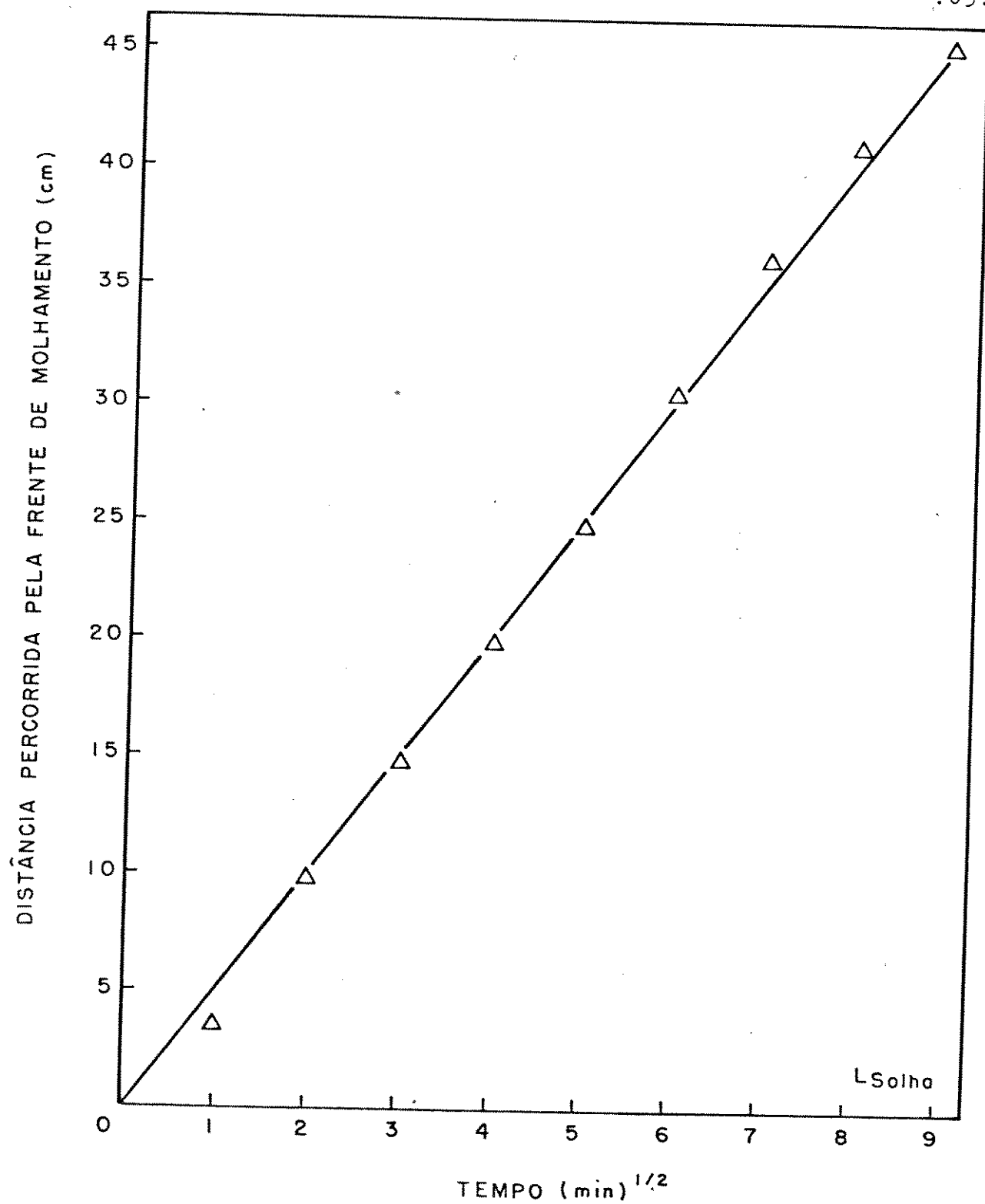


FIGURA 7. Variação da distância percorrida pela frente de molhamento do solo em função do tempo.

2. TESTES DE UTILIZAÇÃO E DE RESPOSTA DOS HIGRÔMETROS DE SOLO E DE FOLHAS

A figura 8 mostra as curvas de resposta dos higrômetros de solo para entrada em equilíbrio num solo que foi irrigado até um nível de potencial da água igual a $-0,08$ MPa, logo após a colocação dos sensores. Mostra, também, as curvas de resposta dos mesmos, quando foram retirados do solo úmido e colocados em solo seco. Verifica-se que o tempo para a entrada em equilíbrio, após a irrigação do solo seco, foi de aproximadamente 6 horas para os três higrômetros, enquanto que no processo inverso as curvas começaram a tornar-se assintóticas a partir de aproximadamente 3,5 horas.

A figura 9 mostra as curvas de resposta dos higrômetros de folha até atingirem o equilíbrio. O sensor número 1 atua com compensação térmica, enquanto os de números 2 e 3 atuam sem tal compensação. Observa-se que o tempo para que entrem em equilíbrio desde sua inserção na folha variou entre 2,5 a 3,5 horas, para folhas com potenciais de água de $-0,6$ MPa (higrômetros 2 e 3) e de $-0,9$ MPa (higrômetro 1). Os higrômetros sem compensação térmica tenderam a demorar mais para atingirem o equilíbrio, provavelmente devido ao tamanho e geometria da câmara de medida.

Foi possível observar que as folhas não apresentaram alterações visíveis de coloração, em intervalos de tempo que variaram entre uma e duas semanas. Desde que o mesófilo foliar não seja danificado durante o processo de retirada da epiderme, destinado a acelerar o equilíbrio, o segmento de tecido encerrado na câmara permanece inalterado quanto

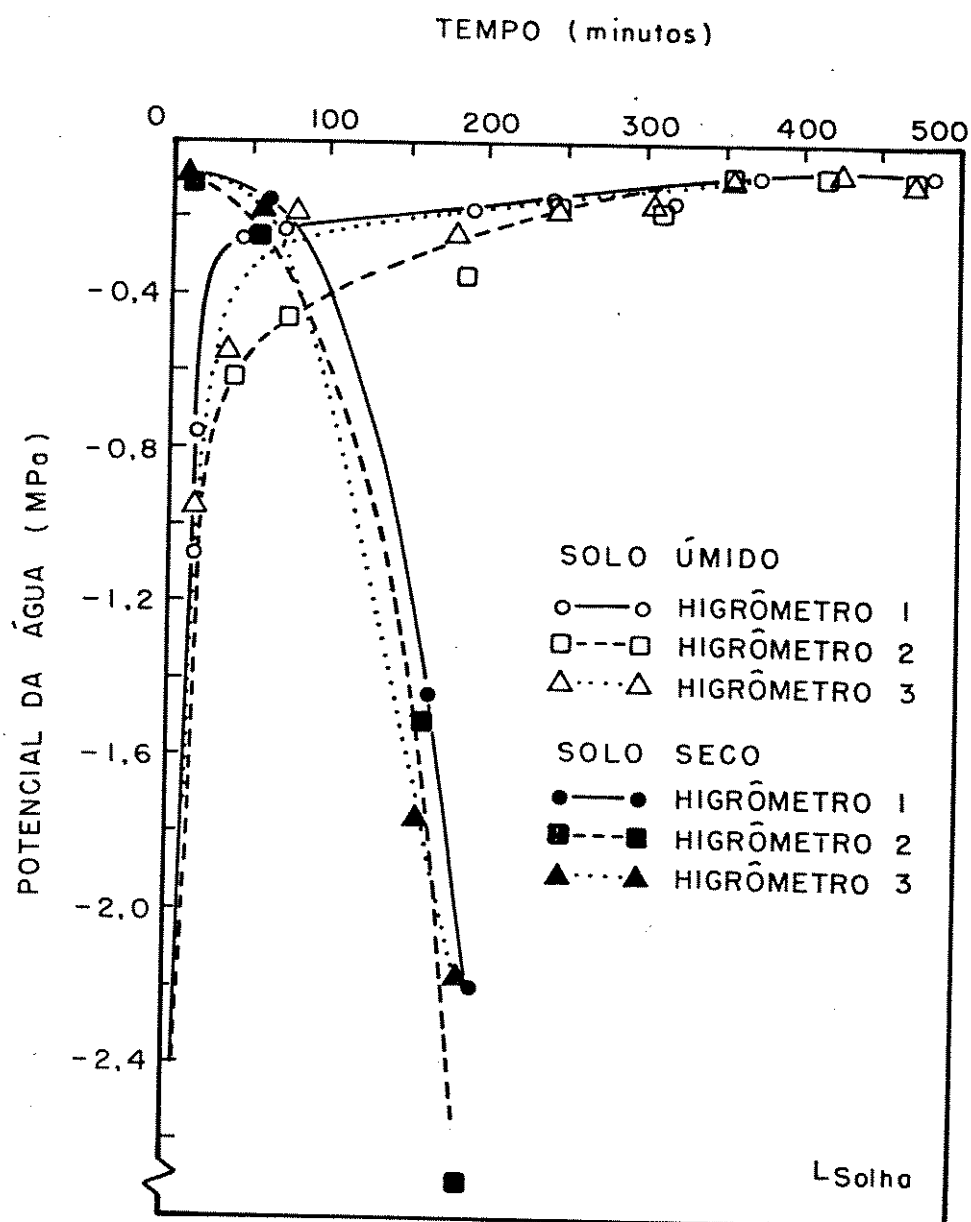


FIGURA 8. Tempo de resposta dos higrômetros de par termoeletrico para entrada em equilíbrio com o solo. Os sensores encontravam-se anteriormente em equilíbrio com solo seco quando foram instalados em solo úmido e vice-versa.

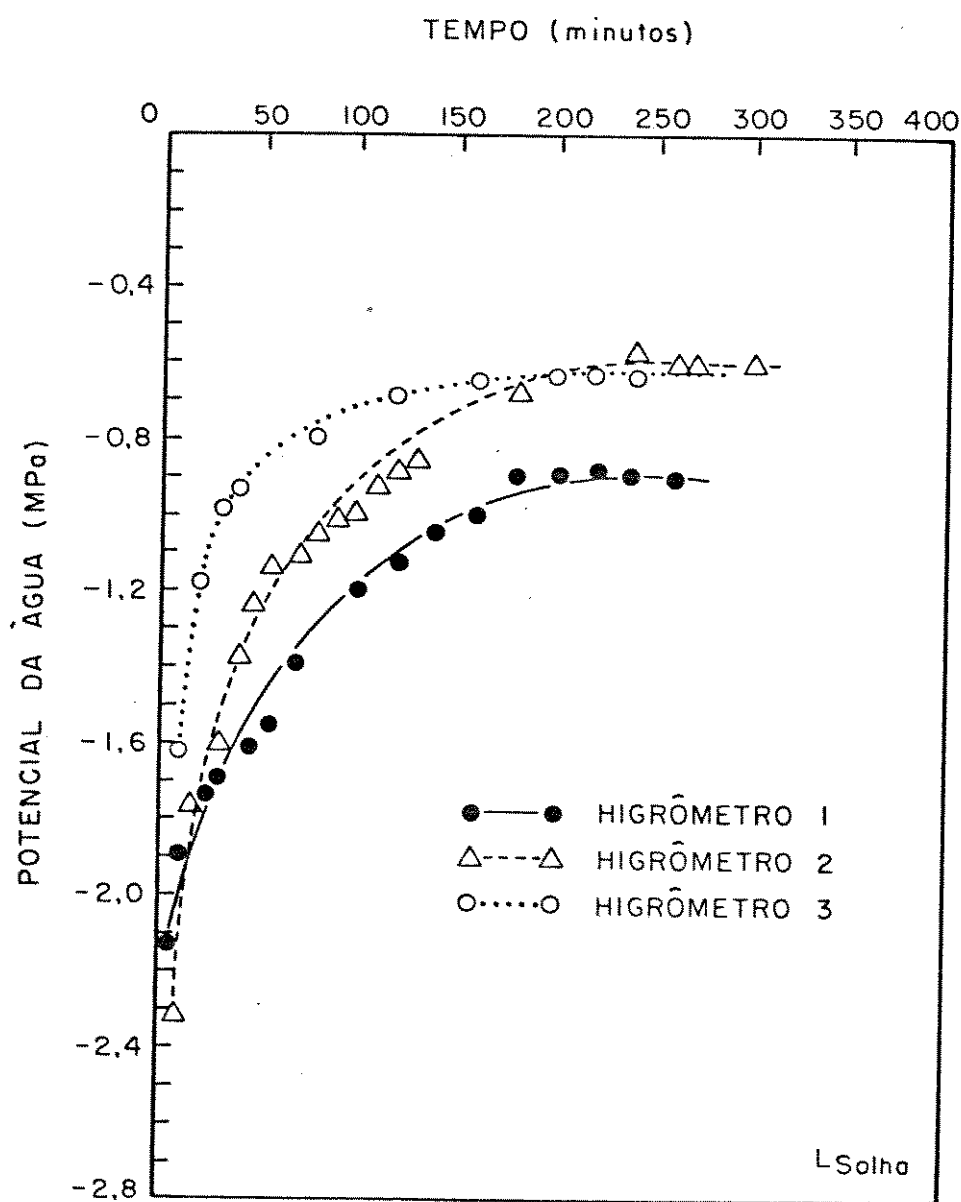


FIGURA 9. Tempo de resposta dos higrômetros de par termoeletrônico para a entrada em equilíbrio com a folha.

à pigmentação verde durante os citados períodos. Quanto ao metabolismo hídrico, verificou-se que as respostas das folhas às variações de hidratação do solo medidas pelos higrômetros estiveram dentro de um padrão esperado. As observações relativas à pigmentação das folhas e ao metabolismo hídrico foram feitas durante os testes preliminares e também durante o período experimental, utilizando as plantas das duas variedades. Nos casos onde ocorreu alteração do mesofilo, decorrente da operação de remoção da epiderme, foi possível observar resultados incoerentes algumas horas após a inserção do higrômetro, permitindo eliminar as medidas feitas naquelas condições. Neste caso, o higrômetro era recolocado noutra local da folha.

Num estudo mais complexo sobre o assunto, NEUMANN & THURTELL (1973) determinaram as variações do potencial da água de folhas de plantas submetidas à condições constantes de demanda atmosférica. Aqueles autores verificaram o comportamento de folhas com diferentes valores de potencial da água, induzidos através da variação da taxa de transpiração, ao mesmo tempo que observaram se os higrômetros se ajustavam rapidamente às variações do potencial da água da folha. Naquele estudo foi observado que as respostas dos higrômetros estavam dentro do esperado, sugerindo erros máximos da ordem de 0,05 a 0,075 MPa devido à falta de equilíbrio térmico (por variações na temperatura), bem como por oscilações no equipamento de detecção. Embora fosse recomendável uma investigação dos efeitos da inserção dos higrômetros nas folhas de cafeeiro, as observações feitas no presente trabalho, aliadas às aquelas realizadas por outros autores (NEUMANN & THURTELL, 1973; NEU-

MANN *et al.*, 1974a, 1974b; IKE *et al.*, 1978; BRUNINI, 1979) com espécies diferentes, sugerem que os efeitos não são drásticos a ponto de afetar a precisão e a confiabilidade das medidas do potencial da água na folha.

Deve ressaltar-se também que os tempos de resposta obtidos, tanto para os higrômetros de folha como para os de solo, representam a condição extrema de operação dos sensores. Após sua entrada em equilíbrio, a mudança no estado de hidratação do sistema será prontamente seguida pelos sensores, como demonstram os trabalhos de NEUMANN & THURTELL (1973) e de BRUNINI (1979).

3. CARACTERÍSTICAS DE CRESCIMENTO DO SISTEMA RADICULAR E DA PARTE AÉREA

Os resultados incluídos no quadro 4 mostram os valores de comprimento total, do raio médio e da superfície do sistema radicular das 3 plantas utilizadas nas medidas de porometria, de transpiração e de potencial da água.

Os valores de densidade de raízes, de área foliar e de relação entre a área superficial das raízes e a área foliar das plantas utilizadas são mostrados no quadro 5. Devido ao fato de que a maioria das plantas foi perdendo folhas por ocasião do segundo ciclo de secamento, em consequência do acentuado déficit hídrico induzido no primeiro ciclo, são apresentados dois valores de área foliar. O primeiro valor de cada planta representa a área foliar no final do primeiro ciclo, a qual se manteve constante durante o período de duração

QUADRO 4. Comprimento total, raio médio e área superficial do sistema radicular das plantas utilizadas de *Coffea arabica* cv. Catuai e de *Coffea canephora* cv. Robusta.

Planta nº	Classe de raízes	CATUAI			ROBUSTA		
		Comprimento (cm)	Raio Médio (cm)	Superfície (cm ²)	Comprimento (cm)	Raio Médio (cm)	Superfície (cm ²)
01	primárias	319,9	0,04090	82,2	551,7	0,02736	94,8
	secundárias	2222,5	0,01515	211,6	2876,1	0,01222	220,8
	demaís	6831,6	0,00604	259,2	8564,2	0,00608	327,2
	Total	9374,0	0,00938 ⁽¹⁾	553,0	11992,0	0,00853 ⁽¹⁾	642,8
02	primárias	312,6	0,03335	65,5	281,4	0,03384	59,8
	secundárias	2767,7	0,01300	226,0	1778,6	0,01280	143,1
	demaís	7277,4	0,00635	290,4	6713,6	0,00726	306,4
	Total	10357,7	0,00894 ⁽¹⁾	581,9	8773,6	0,00924 ⁽¹⁾	509,3
03	primárias	512,7	0,03853	124,1	359,3	0,03346	75,5
	secundárias	2647,9	0,01350	224,6	2087,7	0,01402	183,9
	demaís	7694,6	0,00695	336,0	6200,2	0,00706	275,2
	Total	10855,2	0,01000 ⁽¹⁾	684,7	8647,2	0,00984 ⁽¹⁾	534,6
Média		10195,6		606,5	9804,3		562,2
Desvio Padrão		753,8		69,2	1844,1		70,9
C.V. (%)		7,4		11,4	18,8		12,6

(1) Raio médio do sistema radicular inteiro, considerada a média ponderada com base no comprimento de cada classe.

QUADRO 5. Densidade de raízes (d_r), área foliar (A.F.) e relação entre área das raízes e área foliar (A.R./A.F.) para as plantas utilizadas de *Coffea arabica* cv. Catuai e de *Coffea canephora* cv. Robusta. Em cada planta, o primeiro valor de A.F. e A.R./A.F. refere-se ao primeiro ciclo de secamento, e o segundo ao final do segundo ciclo. Ver detalhes no texto.

	CATUAI			ROBUSTA		
	d_r (cm raiz.cm ⁻³ solo)	A.F. (cm ²)	A.R./A.F. (cm ² .cm ⁻²)	d_r (cm raiz.cm ⁻³ solo)	A.F. (cm ²)	A.R./A.F. (cm.cm ⁻²)
planta 1	4,69	538,9	1,03	6,00	572,8	1,12
		519,7	1,06		324,6	1,98
planta 2	5,18	520,7	1,12	4,39	535,9	0,95
		444,0	1,31		535,9	0,95
planta 3	5,43	850,4	0,81	4,32	561,2	0,95
		173,7	3,94		510,3	1,05
Média	5,10	636,7 481,9 (1)	0,99 1,18 (1)	4,90	556,6 523,1 (2)	1,00 1,00 (2)
desvio-padrão	0,38	185,3 53,5 (1)	0,16 0,17 (1)	0,95	18,9 18,1 (2)	0,10 0,07 (2)
C.V. (%)	7,50	29,1 11,1 (1)	16,10 14,41 (1)	19,40	3,4 3,5 (2)	10,00 7,00 (2)

(1) Representativos das plantas números 1 e 2. Ver texto.

(2) Representativos das plantas números 2 e 3. Ver texto.

deste. O segundo valor representa a área foliar no final do segundo ciclo.

Embora a intenção inicial fosse adotar um procedimento que permitisse o trabalho com plantas das duas variedades em idênticas condições de crescimento, quanto a parte aérea e ao sistema radicular, verifica-se que somente em parte esse objetivo foi atingido, devido à variabilidade encontrada. Para o comprimento total e densidade de raízes, o valor do coeficiente de variação foi baixo na variedade Catuai e médio na variedade Robusta, enquanto as diferenças entre as médias das duas variedades para esses dois parâmetros podem ser consideradas pequenas. Para a área superficial do sistema radicular, os desvios padrões das duas variedades podem ser considerados médios, e a diferença entre as médias também é pequena.

Quanto à área foliar, considere-se inicialmente o primeiro ciclo de secamento. Neste, a área foliar pode ser considerada bastante homogênea para as três plantas de Robusta e as duas de Catuai, enquanto que a planta 3 desta última variedade apresentou uma área foliar cerca de 50% maior do que a média das demais plantas. Isso contribuiu para uma variabilidade maior entre plantas de Catuai do que de Robusta, com coeficientes de variação de 29,1 e 3,4%, respectivamente. No segundo ciclo de secamento houve variação da área foliar, com perda acentuada de folhas na planta número 03, da variedade Catuai, e na planta número 01 da variedade Robusta. Devido a esse fato, as relações entre a superfície radicular e a área foliar, que no primeiro ciclo mantiveram-se com coeficientes de variação médios para as duas variedades, foram também modifi-

cadadas. Assim, as plantas número 03 de Catuai, e número 01 de Robusta, não foram utilizadas no segundo ciclo de secamento, em medidas que envolvessem comparação das variedades.

Em linhas gerais, pode afirmar-se que houve uma homogeneidade maior nos parâmetros de crescimento do sistema radicular do que da parte aérea, embora as duas plantas que mais contribuíram para essa variabilidade (03 de Catuai, 01 de Robusta), tenham sido descartadas no segundo ciclo de secamento e a mesma planta de Catuai tenha sido pouco utilizada, mesmo no primeiro ciclo. Em vista disso, na maioria das determinações realizadas, aceitou-se como razoável a variabilidade observada nos parâmetros de crescimento. Nos casos em que as medidas visaram à comparação de comportamento, como nas resistências da planta ao fluxo hídrico, as consequências dessas aproximações serão oportunamente avaliadas. Ressalte-se também que, no cálculo da relação A.R./A.F. para o segundo ciclo do secamento, considerou-se que o sistema radicular não foi afetado, em termos de crescimento, em relação aos dados do primeiro ciclo, o que evidentemente deve ser tomado como uma aproximação.

É importante destacar que os valores de densidades de raízes encontrados no presente estudo são bastante altos. Os dados referentes a esse parâmetro em cafeeiros são escassos na literatura. NUTMAN (1934), em trabalhos realizados na África Oriental, achou uma grande variabilidade na densidade de raízes de plantas adultas de *Coffea arabica* crescendo em condições naturais, em diversos tipos de solo. Os valo-

res mostraram uma variação com a distância em relação ao eixo do tronco e com a profundidade, atingindo o valor máximo de 2,1 cm de raiz/cm³ de solo, e valores médios para 4 cafeeiros foram de 0,98 e 0,11 cm raiz/cm³ solo, nas profundidades de 60 cm e 150 cm, respectivamente.

4. COMPORTAMENTO ESTOMÁTICO

4.1. Variação da resistência estomática no período luminoso

As figuras 10 e 11 mostram a variação da resistência estomática à difusão de vapor de três plantas de cada variedade estudada durante o período de luz, estendendo-se até parte do período escuro. Para cada planta são apresentados resultados de medidas feitas em dois dias diferentes em condições variadas de déficit hídrico, caracterizados nos gráficos pelo potencial médio da água do solo no dia de medida. São apresentadas também as variações da temperatura do ar na câmara do porômetro e da temperatura da folha (nas duas variedades), e da temperatura do ar na câmara de crescimento (somente na variedade Robusta), e do déficit de saturação do ar. Este último parâmetro foi calculado através das medidas de temperatura e de umidade relativa fornecidas pelo porômetro (nas duas variedades) e, com a finalidade de comparação entre os dois tipos de medidas, ele também foi calculado através dos dados do psicrômetro instalado na câmara de crescimento, para a variedade Robusta.

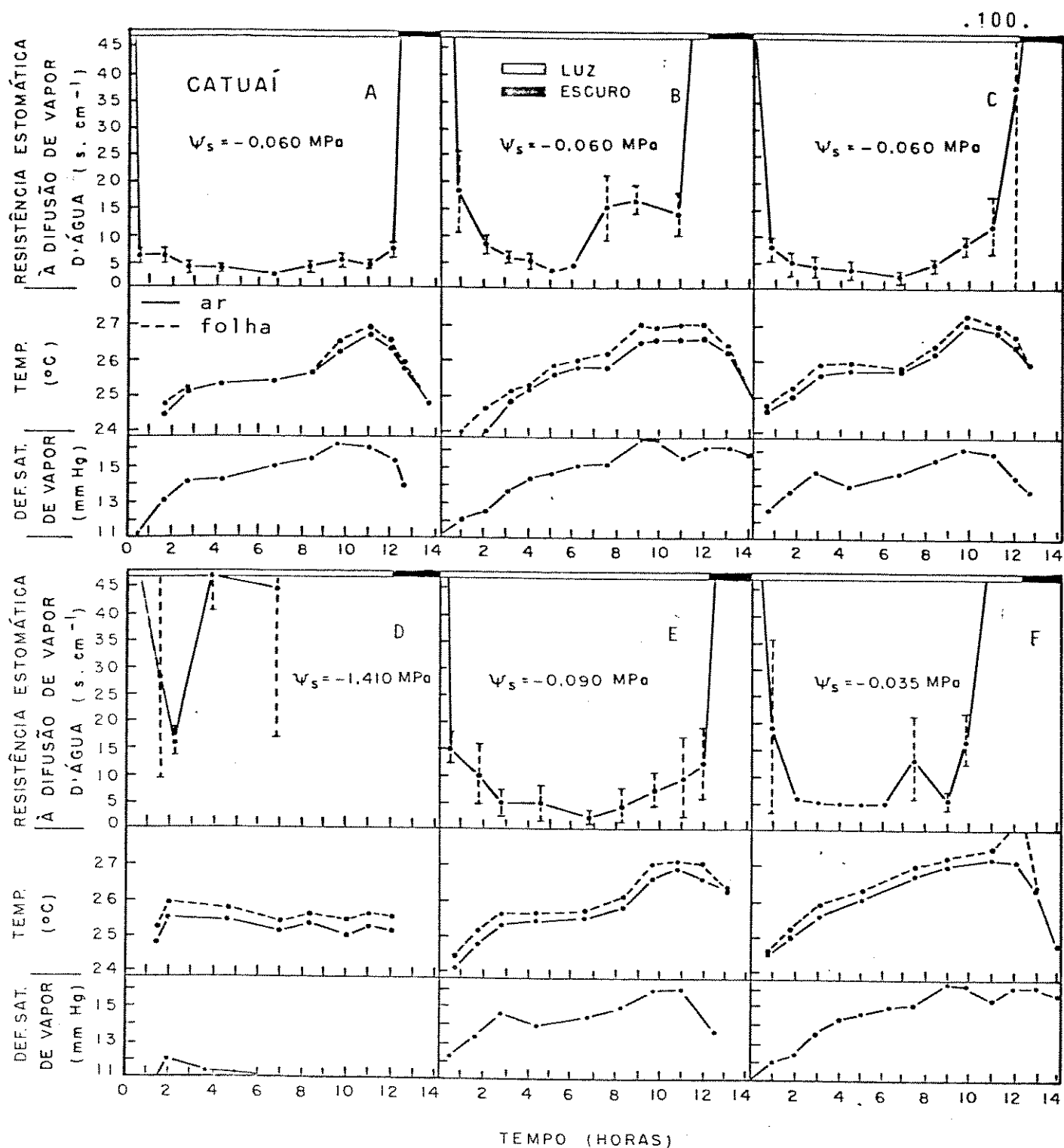


FIGURA 10. Variação temporal da resistência estomática à difusão de vapor d'água, da temperatura do ar na câmara do porômetro (—) e da temperatura da folha (---) e do déficit de saturação de vapor d'água na câmara do porômetro, para três plantas da cultivar Catuaí de *Coffea arabica*. A, B e C representam medidas em plantas diferentes; D, E e F representam medidas, numa outra condição de ψ_s , para as plantas A, B e C, respectivamente. As barras nos valores de resistência estomática representam erros-padrões das médias em diferentes folhas.

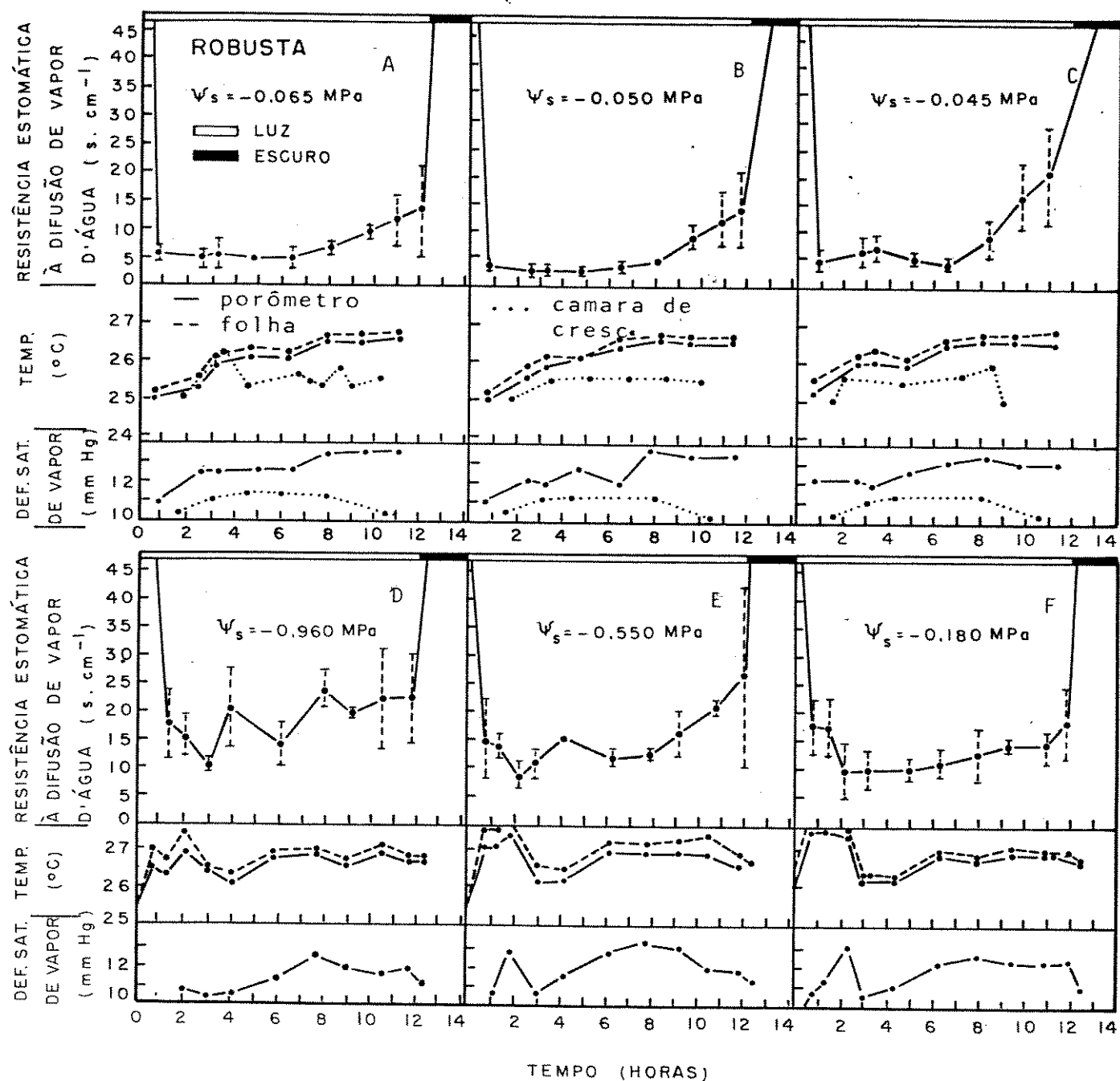


FIGURA 11. Variação temporal da resistência estomática à difusão de vapor d'água, da temperatura do ar na câmara do porômetro (—○—) e na câmara de crescimento (.....○), da temperatura da folha (---○), do déficit de saturação de vapor d'água medido com o porômetro (---) e com o psicrômetro instalado na câmara de crescimento (.....), para 3 plantas da cultivar Robusta, de *Coffea canephora*. A, B e C representam medidas em plantas diferentes; D, E e F representam medidas, numa outra condição de ψ_s , para as plantas A, B e C, respectivamente. As barras nos valores de resistência estomática representam erros-padrões das médias em diferentes folhas.

As barras verticais mostradas nos gráficos que representam a resistência estomática indicam erros - padrões das médias em três folhas de cada planta, submetidas às seguintes densidades médias de fluxo de radiação fotossinteticamente ativa: 309, 245 e 206 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, para Catuai; e 285, 231 e 201 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para Robusta.

Os resultados mostram um certo padrão de variação de resistência estomática à difusão de vapor nas duas variedades, durante o tempo compreendido entre cerca de duas a oito horas após o início do período de iluminação. Neste intervalo as resistências e os erros-padrões das médias são mínimos, embora valores bem menores do que os obtidos na fase escura fossem observados cerca de meia hora após o início do fotoperíodo (não foram feitas observações anteriores a esse tempo após o início da iluminação). Após sete a oito horas de exposição a luz, o valor médio no período restante de iluminação se eleva, na maioria das vezes continuamente, até atingir valores finais duas a cinco vezes maiores do que os valores médios do período precedente (duas a oito horas de luz). Nesta fase, os valores de erro-padrão também se elevam, demonstrando maior variabilidade do comportamento estomático. Desvios desse comportamento foram verificados, por exemplo, com a planta 1 de Robusta em um dia de medida (Figura 11 D) e com a planta 1 de Catuai (Figura 10 D), quando ocorreram oscilações mais acentuadas de resistência durante um ou outro período considerado.

SONDAHL (1974) fez medidas da abertura estomática, com um porômetro Alvim modificado, e da resistência à difusão de vapor utilizando um medidor de resistência difusi-

va, em plantas de quatro cultivares de *Coffea arabica* (Mundo Novo, Catuai, a seleção 1130-13 e o híbrido H 6586-1) e um cultivar de *Coffea canephora* (Guarani), crescendo em solução nutritiva e em condições controladas de ambiente. Aquele autor observou um padrão de variação semelhante ao encontrado no presente estudo para todas as cultivares, com exceção de Guaraní, que mostrou um comportamento regular durante todo o período de luz. Aquele trabalho mostrou que a diminuição relativa da abertura estomática e da transpiração ao fim do período luminoso sugeriria algum controle rítmico endógeno, uma vez que todas as condições ambientais permaneceram constantes. Segundo MEIDNER & MANSFIELD (1968), o comportamento estomático seria grandemente afetado pelos fatores ambientais, mas as variações nesse comportamento nem sempre são determinadas pelos fatores externos que prevalecem na época da observação, porque a planta impõe um grande grau de controle da abertura dos estômatos, através de seus ritmos endógenos.

A existência de dois grandes grupos de causas que afetam os padrões de comportamento estomático torna complexa a análise de variação da resistência à difusão de vapor, pela impossibilidade de separarem-se esses dois grupos. Essa complexidade decorre também da impossibilidade de controlarem-se perfeitamente os fatores ambientais que afetam os estômatos, seja por problemas metodológicos, seja pela dificuldade em estabelecerem-se os limites adequados em que esse controle deva ser exercido para cada fator. Tal dificuldade decorre do desconhecimento da exata relação entre causa e efeito, ou seja, da existência de interações entre fatores ambientais que afetam o movimento estomático e não são exatamente

conhecidas. Além disso, deve levar-se em conta o pequeno conhecimento sobre os processos rítmicos endógenos nos vegetais.

As figuras 10 e 11 mostram também as variações de parâmetros associados ao comportamento estomático: temperatura do ar da câmara do porômetro, temperatura da folha e déficit de saturação do ar. São indicados ainda os valores médios do potencial da água no solo verificado no dia da medida.

Verifica-se inicialmente que, malgrado a tentativa de se manter constantes os parâmetros ambientais que afetam o comportamento estomático, houve uma variação da temperatura do ar da câmara de crescimento, da temperatura da folha e da temperatura do ar da câmara do porômetro. Houve, também, variação do déficit de saturação do ar da câmara de crescimento e da câmara do porômetro. Estas alterações mostraram tendência para um aumento gradual, até o final do período, principalmente no que se refere aos parâmetros medidos com o porômetro. Embora não representada graficamente, a temperatura do solo mostrou tendência de aumento gradual a partir de um valor inicial de, aproximadamente, 24°C , até valores finais entre 27 e 28°C , em todos os dias.

Neste estudo, o nível de iluminação foi mantido constante durante o fotoperíodo, embora os níveis de radiação fotossinteticamente ativa incidente em cada folha fossem diferentes. Interessante é notar que, em boa parte dos casos, essa diferença de PAR incidente em cada folha não contribuiu para uma variabilidade grande dos valores de resistência estomática no período entre duas e oito horas de fotoperíodo. Isso poderia ser causado por dois motivos. Primeiro, pelo fa

to de que a PAR medida foi aquela incidente na face superior da folha e não na face abaxial, onde estão localizados os estômatos de cafeeiros. Segundo, considerando a hipótese de ZIEGER *et al.* (1978), a qual propõe que a abertura estomática seria causada pelo acúmulo direto de K^+ nas células guardas, mediado por luz azul. Sabendo-se que os efeitos da radiação eletromagnética corresponde à luz azul ocorrem abaixo do ponto de compensação luminosa (MANSFIELD & MEIDNER, 1966), a abertura estomática seria pouco influenciada pela luz dentro de uma certa amplitude de densidade de fluxo.

KUMAR & TIESZEN (1980a) trabalhando com plantas de *Coffea arabica*, tanto a pleno sol como sombreadas, mostraram que em ambos os casos, mantida a temperatura da folha em 25°C , a condutância estomática não variou na faixa de densidade de fluxo luminoso entre 100 e $1200 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Esse fato está em desacordo com as conclusões de NUTMAN (1937) e ALVIM (1968) de que a abertura estomática apresentaria correlação positiva com a densidade de fluxo radiante até um certo valor deste, e correlação negativa com altas densidades de fluxo. Porém, as observações de KUMAR & TIESZEN (1980) são mais concordantes com as pesquisas básicas desenvolvidas recentemente, relativas aos efeitos da radiação eletromagnética sobre o comportamento estomático. Além disso, MAESTRI & BARROS (1977) sugeriram um possível efeito de aquecimento da folha durante as medidas realizadas por NUTMAN (1937) e ALVIM (1968), que seria responsável, direta ou indiretamente, pelo fechamento dos estômatos durante o meio dia. Considerando a discussão acima, é possível concluir que, provavelmente, o aumento da resistência estomática, após um período de exposição

à luz, não pode ser creditada, dentro das condições do trabalho, ao efeito direto da radiação eletromagnética.

Por outro lado, é difícil concluir se os aumentos na resistência estomática durante o transcorrer do fotoperíodo foram devidos às variações na concentração de CO_2 . As variações externas provavelmente não foram causa desse processo, pois a concentração de CO_2 do ar da câmara de crescimento, embora não medida, deve ter-se mantido próxima daquela da atmosfera externa, pela existência de renovação de ar dentro da câmara. A concentração interna nos tecidos também não foi medida, mas não se pode descartar seu efeito sobre o fechamento estomático, pela conhecida relação existente entre os dois e pelo fato de o nível do ponto de compensação de CO_2 em *Coffea arabica* ter um ritmo circadiano, com um período ligeiramente superior a 24 horas (JONES & MANSFIELD, 1970).

Os resultados mostram ter havido uma diferença entre a temperatura do ar da câmara de crescimento e a do porômetro (figura 11), cuja tendência é aumentar com o decorrer do fotoperíodo, até atingir valores da ordem de 1°C , sempre com temperaturas superiores no porômetro. Por facilidade de representação, é mostrada a variação da temperatura do ar na câmara de crescimento para um dia de medida, mas essa diferença de temperatura foi encontrada em todas as medidas. Outro detalhe interessante a notar-se são as diferenças entre a temperatura da folha e do ar (câmara do porômetro), mais elevadas na folha (até $1,5^\circ\text{C}$) em relação a do ar. Tanto a variação dessa diferença durante um dia de medida, como os valores médios da diferença entre dias diferentes para uma mesma plan

ta, estão relacionados às variações da resistência estomática à difusão de vapor, refletindo o efeito de dissipação de calor promovido pelo fluxo transpiratório.

Como a literatura mostra (HEATH & ORCHARD, 1957; HEATH & MEIDNER, 1957; STALFET, 1962; HOFSTRA & HESKETH, 1969; DRAKE *et al.*, 1970; RASCHKE, 1970), há resultados contraditórios a respeito dos efeitos da temperatura do ar sobre o movimento estomático. Alguns trabalhos mostraram aumento da abertura e outros fechamento dos estômatos com o aumento da temperatura.

Aqueles resultados antagônicos podem ser decorrentes da falta de controle sobre fatores ambientais relacionados ou não com temperatura, tais como déficit de saturação, vento e balanço de energia. Uma explicação adicional pode ser fornecida pelo trabalho de SCHULZE *et al.* (1973), os quais verificaram que, sob estresse hídrico pouco acentuado, a resistência à difusão de vapor diminuiu com o aumento de temperatura, sendo esse um processo reversível; porém, quando as plantas estiveram submetidas a estresse hídrico elevado, a resistência estomática aumentou com o acréscimo da temperatura. Esses resultados sugerem que os mecanismos de resposta estomática à temperatura sejam diferentes, de acordo com o grau de estresse hídrico sofrido pela planta. No caso de alto estresse hídrico, prevaleceria o mecanismo relacionado às variações das concentrações de CO_2 , enquanto que no caso de um estresse hídrico pouco acentuado, a ação da temperatura seria exercida através de sua influência sobre o transporte iônico de K^+ , pois sabe-se que a "bomba iônica" das membranas é dependente

da temperatura. Desse modo, a concentração de K^+ nas células-guardas aumentaria em resposta a pequenos acréscimos na temperatura, causando diminuição no potencial osmótico e aumento da abertura estomática, num processo independente do sistema de controle através do CO_2 .

Embora SCHULZE *et al.* (1973) afirmem que os resultados por eles obtidos devam ser representativos do comportamento estomático das espécies em geral, por terem trabalhado com folhas que variaram substancialmente em sua estrutura, o trabalho de KUMAR & TIESZEN (1980a) com cafeeiros mostrou uma variação desprezível na condutância estomática, numa faixa de temperatura da folha entre 24 e 35°C. Considerando válidas essas observações e verificando que as variações de temperatura da folha no presente estudo estiveram dentro dessa faixa e foram relativamente pequenas (da ordem de 2°C entre o início e o final do fotoperíodo), poderia supor-se que o aumento da resistência estomática, verificado a partir de oito horas de fotoperíodo, não esteja relacionado ao acréscimo observado na temperatura. Por outro lado, em boa parte dos casos mostrados nas figuras 10 e 11, o acréscimo súbito da resistência estomática após um certo período de luz foi concomitantemente com uma elevação da temperatura de cerca de 0,5 a 1°C. Isso sugeriria que os estômatos estivessem respondendo à ultrapassagem de um valor crítico de temperatura do ar. Entretanto, essa hipótese parece invalidada pela inexistência desse comportamento nas demais plantas estudadas.

A literatura fornece poucos dados que quantifiquem o efeito da umidade do ar sobre o comportamento estomático

co em diferentes espécies e nenhum estudo foi feito em cafeeiro. Por exemplo, para girassol crescendo em condições de temperatura e iluminação controladas, ASTON (1976) verificou um aumento na resistência difusiva de 2 a 4 s.cm⁻¹ quando a diferença entre a concentração de vapor d'água da folha (assumindo-se tensão de saturação nesta) e a da atmosfera adjacente variou de 13 a 30 g de vapor.m⁻³ de ar, havendo uma relação linear entre os dois acréscimos. Apenas para comparação, as variações máximas na diferença de concentração de vapor d'água entre a folha e o ar, observados no presente estudo, foram de 10,9 a 12,0 g de vapor.m⁻³ de ar, para Robusta, e de 12,1 a 16,5 g de vapor.m⁻³ de ar, para Catuai, considerando-se a variação entre a primeira e a última medida no fotoperíodo. Levando em conta os dados correspondentes aos valores mínimos de resistência difusiva e aqueles no intervalo entre 8 e 12 horas de luz, a variação na diferença de vapor d'água entre a folha e o ar diminui ainda mais.

Por outro lado, trabalhando com painço e amendoim, BLACK & SQUIRE (1979) verificaram que, para condições de temperatura do ar e irradiância constantes, a condutância da folha na primeira espécie variou de aproximadamente 3 cm.s⁻¹ para cerca de 1 cm.s⁻¹, quando o déficit de saturação do ar variou de 7,5 a 23,0 mm de Hg, aproximadamente, havendo uma relação linear entre os dois parâmetros. Em plantas de amendoim a relação não foi linear, variando a condutância estomática de 4 para 2 cm.s⁻¹ quando o déficit de saturação aumentou de 7,5 a 15,0 mm de Hg. A correlação negativa encontrada entre os dois parâmetros nas duas espécies diminuiu com a redução dos níveis de irradiância. Em citrus irrigado crescen-

do em condições de clima árido (LEVY, 1980), a condutância diminuiu de $0,12 \text{ cm.s}^{-1}$ para cerca de $0,05 \text{ cm.s}^{-1}$, quando a diferença na concentração do vapor d'água entre a folha e o ar variou de 28 a $50 \text{ g de vapor.m}^{-3}$ de ar.

Embora tais dados não possam ser extrapolados para cafeeiros, eles permitem deduzir que, nas condições do presente experimento, não se deve esperar que as variações do défice de saturação observadas sejam, isoladamente, responsáveis pelos acrêscimos de até 5 vezes na resistência estomática, no período de 8 a 12 horas de iluminação, em relação ao valor mínimo encontrado no período precedente, a menos que as espécies estudadas tenham um mecanismo de resposta mais sensível ao défice de saturação do que as espécies citadas anteriormente. Entretanto, não se pode também concluir que as variações do défice de saturação não influíram no aumento da resistência estomática, pois o exame das figuras 8 e 9 sugere tal efeito. Na maioria dos casos a variação maior no défice de saturação ocorreu simultaneamente ao acrêscimo da resistência difusiva, embora, noutros casos, uma elevação acentuada do primeiro ocorra mesmo antes do acrêscimo na resistência estomática. Para outros casos, os motivos das variações da abertura estomática não podem ser atribuídos somente às variações de fatores como défice de saturação e temperatura, pois mesmo para períodos em que esses parâmetros se mantiveram praticamente constantes, houve um aumento contínuo da resistência à difusão de vapor.

Determinações do potencial da água na folha, concomitantes com as medidas mostradas nas figuras 10 e 11,

indicaram que tal parâmetro teve uma variação típica durante o período de medidas, que se caracterizou por uma diminuição do potencial da água na folha até cerca de oito horas após o início do período de luz, com um posterior acréscimo que continuou no período de escuro. As amplitudes dessa variação, inicialmente da ordem de 0,1 MPa quando o potencial da água no solo era alto (-0,045 MPa, por exemplo) foram aumentando com o decréscimo de ψ_s , mas até valores de ψ_s em torno de -1,50 MPa houve recuperação do potencial da água da folha, com início posteriormente ao aumento da resistência estomática. Essas observações sugerem que, nesses níveis de energia da água no sistema, o potencial da água da folha deva ser mais consequência do que causa do fechamento estomático.

Quando o déficit hídrico se acentuou, foi possível verificar que ψ da folha tornou-se um dos fatores preponderantes na diminuição da abertura estomática, porque a variação da resistência à difusão de vapor durante o fotoperíodo, nas condições de baixo potencial da água no solo, não teve o mesmo padrão do observado em défices hídricos pequenos e moderados, mesmo que as condições de temperatura do ar e de déficit de saturação experimentadas fossem similares nos dois casos. Por exemplo, a figura 10D mostra, para a planta 1 de *Cattai*, a variação de resistência à difusão de vapor quando o potencial média da água do solo no dia foi de -1,41 MPa. No início do fotoperíodo, houve uma tendência de abertura dos estômatos, embora a resistência à difusão de vapor se mantivesse alta (em torno de 17 s.cm^{-1} , no seu valor mínimo), sendo que nesse período (2 horas após as lâmpadas serem ligadas) o potencial da água na folha era da ordem de -1,6 MPa. Esse po

tencial continuou a decrescer, atingindo $-2,23$ MPa com 11,5 horas de iluminação, ocasionando valores crescentes de resistência à difusão de vapor, já a partir de 4 horas de fotoperíodo. Variações do mesmo tipo foram encontradas em outros casos, em que o potencial da água do solo tinha valores inferiores a $-1,5$ MPa, tanto para Catuai como para Robusta. Nesses casos, o potencial da água da folha não se elevou mais, mesmo no período noturno e no fotoperíodo subsequentes, fato também observado por KUMAR & TIESZEN (1980b) para cafeeiros crescendo em vasos. Esse fenômeno deve ser decorrente do grande aumento da resistência ao movimento da água no solo ou ao transporte através da raiz, ou em ambos, de tal maneira que as perdas por transpiração, embora muito pequenas, não seriam contrabalanceadas pela absorção radicular.

A discussão sobre a variação diária de resistência estomática, com base nos dados observados no presente estudo mostra a complexidade que envolve a resposta dos estômatos aos fatores ambientais e aos ritmos endógenos. Aumentos da resistência à difusão de vapor d'água ou à diminuição da abertura estomática em cafeeiros, num período variável entre oito e onze horas do fotoperíodo têm sido observados por diversos autores (NUTMAN, 1937; MAESTRI & VIEIRA, 1958; SONDAHL, 1974; KUMAR & TIESZEN, 1980b), em condições ambientais diferentes, tanto controladas como naturais. A obtenção dos dados de variação da resistência estomática, no presente trabalho, não foi dirigida para a verificação dos efeitos isolados de cada fator ambiental atuante sobre o comportamento estomático, mas a discussão precedente permite especular que o aumento da resistência à difusão de vapor d'água, a partir de,

aproximadamente, oito horas de fotoperíodo, possa ter sido consequência de efeitos aditivos da variação de fatores externos e dos ritmos endógenos na planta. Independente das causas desse acréscimo, neste estudo foi adotado o critério de realizarem-se as medidas envolvendo resistência ao fluxo hídrico no intervalo entre duas e oito horas após início do período de luz. Os dados citados neste ítem mostram que, nas condições experimentais, foi nesse período, que ocorreram os menores valores de resistência à difusão de vapor na folha, conjuntamente com menor variação temporal e a menor variabilidade no comportamento estomático de diferentes folhas nas plantas.

4.2. Variação da resistência estomática à difusão de vapor com a variação do potencial da água na folha

A figura 12 mostra a variação da resistência estomática à difusão de vapor com a variação do potencial da água a folha das duas cultivares. Os valores de resistência estomática foram obtidos na folha oposta àquela em que o higrômetro foi instalado para obtenção do potencial da água. Com base nos dados discutidos no ítem anterior, os resultados apresentados neste ítem são decorrentes de medidas realizadas entre duas e oito horas de fotoperíodo e sob as seguintes condições ambientais: radiação fotossinteticamente ativa, incidente na face adaxial da folha amostrada, entre 270 e 300 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; déficit de saturação de vapor d'água do ar, entre

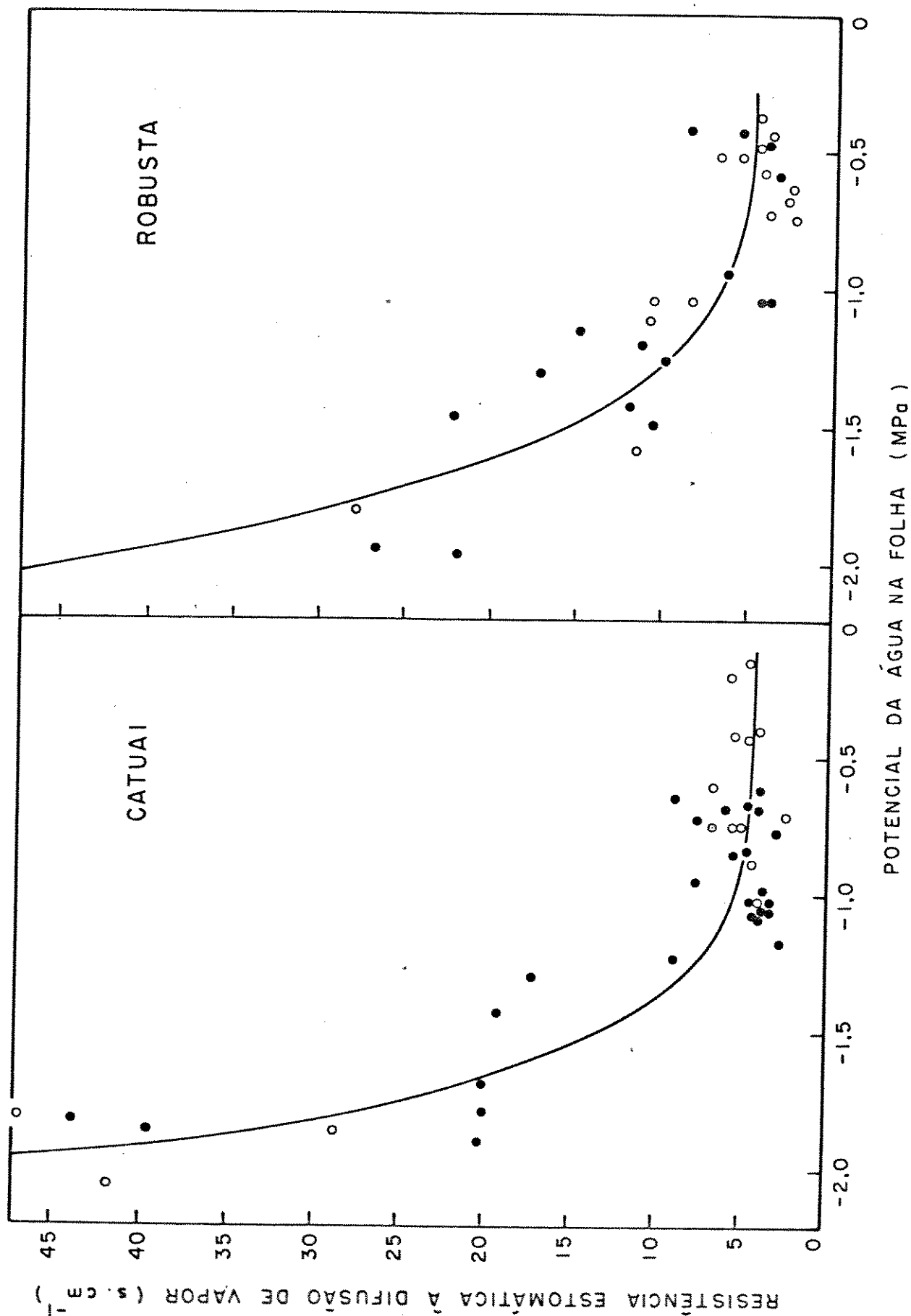


FIGURA 12. Variação da resistência estomática à difusão de vapor d'água em função da variação do potencial da água da folha, na cultivar Catuai de *Coffea arabica* e na cultivar Robusta de *Coffea canephora*. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento.

12,0 e 16,0 mm Hg; temperatura da face inferior da folha, entre 25,0 e 27,0°C; temperatura do solo entre 25,0 e 28,0°C.

As faixas de déficit de saturação de vapor d'água do ar e de temperatura da folha podem ser consideradas amplas, contribuindo, juntamente com a variabilidade intrínseca da resistência à difusão de vapor d'água e do potencial da água da folha, para reduzir a precisão da relação obtida entre esses dois parâmetros. Porém, os dados da figura 12 mostram que a relação obtida pode ser considerada confiável.

A figura mostra também que, nas condições do experimento, e dentro da sensibilidade e precisão dos métodos utilizados, não foi detectada diferença marcante entre os comportamentos estomáticos das duas variedades, quando o estresse hídrico progrediu, embora a variedade Catuai tenha mostrado, aparentemente, um valor baixo e relativamente constante de resistência à difusão de vapor d'água, até um valor de potencial da água da folha inferior ao apresentado pela variedade Robusta. As curvas obtidas mostram uma forma similar às obtidas por outros autores com diferentes espécies, como BOYER (1970) para soja, KANEMASU & TANNER (1969) para feijoeiro, JORDAN & RITCHIE (1971) para algodoeiro crescendo em casa de vegetação, HANSEN (1974b) para *Lolium multiflorum*, IKE (1982) para mandioca desenvolvendo-se em condições controladas. Nessas curvas a resistência estomática à difusão de vapor manteve-se praticamente constante até um certo valor de potencial da água, denominado de potencial da água crítico ou potencial limiar, variável de espécie para espécie e mesmo dentro de uma mesma folha, conforme mostraram KANEMASU & TANNER (1969).

Para valores de ψ_F abaixo do potencial crítico, a taxa de variação da resistência estomática é grande, em bora se apresente variável entre os diferentes estudos citados na literatura. Por exemplo, para a parte abaxial de folhas de feijoeiro (KANEMASU & TANNER, 1969) e para folhas de algodoeiro (JORDAN & RITCHIE, 1971), o aumento foi abrupto a valores de ψ_F inferiores ao ψ_F crítico, enquanto que, para a parte adaxial de folhas de feijoeiro (KANEMASU & TANNER, 1969) e para folhas de mandioca (IKE, 1982), verificou-se um aumento, mas não de forma abrupta, aproximando-se as curvas do padrão encontrado no presente estudo.

Os dados obtidos para *Coffea arabica* neste trabalho diferem daqueles do estudo de KUMAR & TIESZEN (1980b), no qual a resistência à difusão de vapor d'água das folhas manteve-se em torno de $9,0 \text{ s.cm}^{-1}$ até valores de potencial da água da folha de $-1,8 \text{ MPa}$, aumentando acentuadamente a potenciais inferiores. MEGURO & MAGALHÃES (1983), determinando a resistência à difusão de vapor d'água de folhas de plantas jovens de cinco cultivares de *Coffea arabica*, através do método proposto por GAASTRA (1959), encontraram uma relação linear entre aquele parâmetro e valores de potencial da água na folha inferiores a $-1,0 \text{ MPa}$. Para valores de ψ da folha entre $-1,2$ e $-2,4 \text{ MPa}$, a variação na resistência à difusão de vapor d'água de Catuai esteve na faixa entre $7,5$ a $33,4 \text{ s.cm}^{-1}$, próximos daqueles encontrados no presente trabalho, embora as medidas feitas nos dois estudos não sejam exatamente comparáveis. Os dados de KUMAR & TIESZEN (1980b) também não são exatamente comparáveis aos do presente estudo, por utilizarem plantas de variedades e idades diferentes, além de aqueles au

tores não fornecerem informações suficientes para definir as condições ambientais às quais as plantas estiveram submetidas.

Definindo-se potencial crítico da água na folha como aquele em que a resistência estomática à difusão de vapor passa a ser afetada pelo estado de energia da água na folha, podem adotar-se, através das figuras 10 e 11, valores de -1,2 MPa para Catuai, e -1,0 MPa para Robusta, indicando alguma diferença entre as duas variedades. Embora uma diferença dessa magnitude possa ser importante sob o ponto de vista prático, não é possível uma conclusão definitiva sobre um comportamento diferenciado entre as duas variedades quando ao potencial crítico da água na folha, devido à variabilidade observada nos dados. A essa causa devem acrescentar-se as observações discutidas nos dois parágrafos seguintes, para que se alerte, também quanto à utilização dos citados valores de ψ_F crítico como característicos das citadas variedades.

Estudos feitos com plantas de milho (MILLAR & DENMEAD, 1976), mostraram valores de potencial crítico da água variáveis entre diferentes folhas na planta, relacionados às variações de potencial osmótico. JORDAN & RITCHIE (1971), trabalhando com algodoeiro em condições controladas e no campo, detectaram evidências de que o ambiente de crescimento influencia a resistência estomática durante o desenvolvimento do estresse hídrico. BISCOE (1972) explicou que a taxa de desenvolvimento do estresse influencia a relação entre o potencial da água e a resistência à difusão de vapor da folha, porque o tempo envolvido no estabelecimento do déficit hí

drico altera as condições de concentração de solutos, tanto das células do mesofilo como das células-guardas, influenciando em sua turgescência. BROWN *et al.* (1976) verificaram também que a resposta estomática em algodoeiro foi alterada pela história anterior do estresse hídrico sofrido pelas plantas, fato confirmado por THOMAS *et al.* (1976), ao observarem ser o valor de ψ crítico em folhas do algodoeiro dependente do pré-condicionamento ao estresse hídrico.

ACKERSON *et al.* (1980) observaram que o potencial crítico da água em algumas espécies mudava para valores mais negativos quando a planta avançava seu processo de desenvolvimento, como constatado em trigo por MORGAN (1977), e que, entre os vários mecanismos plausíveis para explicar as diferenças na resposta estomática às variações de potencial da água da folha, deveria ser incluída a regulação osmótica. A osmo-regulação, ou seja, a diminuição do potencial osmótico da célula devido a um acréscimo no seu teor de solutos quando o potencial total da água diminui, é considerado um mecanismo importante de adaptação à seca, pela possibilidade da manutenção do potencial de pressão da célula, permitindo seu crescimento quando o estresse hídrico aumenta. Evidências de tal mecanismo foram encontrados em plantas de trigo (MORGAN, 1977, 1980), de algodão (ACKERSON, 1981); de sorgo (JONES & TURNER, 1978; TURNER *et al.*, 1978; JONES & RAWSON, 1979; ACKERSON *et al.*, 1980); de girassol (TURNER *et al.*, 1978; JONES & TURNER, 1980) e de arroz (CUTLER *et al.*, 1980a, 1980b). Explicaram (TURNER & JONES, 1980) que as espécies se comportariam diferentemente quanto ao ajuste osmótico, tendo sido encontradas variações nesse comportamento entre genótipos de

trigo (MORGAN, 1977) e de sorgo (ACKERSON *et al.*, 1980). A extensão do ajuste osmótico em arroz foi dependente da história e da intensidade de estresse hídrico (CUTLER *et al.*, 1980b).

Embora as observações citadas nos dois parágrafos precedentes se apliquem a espécies bastante diferentes de cafeeiros quanto à estrutura e ao crescimento, elas servem para mostrar que são necessárias informações mais detalhadas sobre o comportamento estomático das espécies utilizadas neste estudo, para uma possível diferenciação entre as mesmas quanto à resposta aos défices hídricos. Uma caracterização adequada das variações da resistência à difusão de vapor e de potenciais da água dessas espécies de cafeeiros e de outras de interesse, é possível através de experimentos adicionais que considerem tanto os efeitos de idade das plantas e de condições ambientais mais amplas quanto aos parâmetros aqui utilizados, bem como os decorrentes das variações na forma em que o estresse hídrico é imposto às plantas, considerando-se inclusive a possibilidade de ajuste osmótico.

Por outro lado, embora as curvas representadas nas figuras 10 e 11 tenham sido obtidas com dados de dois ciclos subsequentes de secamento, não foi verificada uma tendência de respostas diferentes, entre os dois ciclos, na resistência à difusão de vapor em função de ψ da folha, conquanto os dados apresentem uma razoável dispersão. Interessante é assinalar, entretanto, que no dia seguinte à irrigação, após o final do primeiro ciclo de secamento, os dados de resistência estomática à difusão de vapor, além de apresentarem alta va-

riabilidade entre folhas, incomum no período entre duas e oito horas de iluminação, mostraram valores médios, no mínimo, quatro a cinco vezes maiores do que seria de esperar-se nesse período de medida, em vista do alto potencial da água prevalente na folha. Esses "efeitos pós-murchamento", segundo MEIDNER & MANSFIELD (1968), representam um mecanismo protetor contra a seca, e o tempo de sua duração deve variar entre espécies. No presente estudo, para evitar os "efeitos pós-murchamento", na obtenção das relações mostradas nas figuras 10 e 11, não foram considerados dados de resistência estomática à difusão de vapor no segundo ciclo de secamento, nos dois primeiros dias após a irrigação dos vasos.

5. RELAÇÕES ENTRE POTENCIAIS DA ÁGUA NO SOLO, NA SUPERFÍCIE RADICULAR E NAS FOLHAS

5.1. Relação entre potenciais da água no solo e na superfície das raízes

Os quadros números 6 e 7 mostram os valores de diferença de potencial da água entre a superfície radicular e o solo ($\Delta\psi_{SSR}$) para as duas variedades, estimados pelo modelo proposto por GARDNER (1960), para diversos potenciais da água no solo. As estimativas de $\Delta\psi_{SSR}$ foram realizadas adotando-se três valores de densidade de raízes (L_v), sendo um deles o valor médio observado no presente estudo ($L_v = 5,1$ cm de raiz.cm⁻³ de solo para Catuai e $L_v = 4,9$ cm de raiz.cm⁻³ de

solo para Robusta). Os outros dois valores, 0,6 e 2,0 cm de raiz.cm⁻³ de solo, foram adotados com base no trabalho de NUTMAN (1934), pois os mesmos se aproximam dos valores médio e máximo encontrados por aquele autor, ao determinar o crescimento de sistemas radiculares de plantas adultas de *Coffea arabica* em solos africanos.

Para facilidade de comparação, os dados de potencial da água no solo (ψ_s) são expressos em MPa, e em cm de coluna de água. Para cada valor de ψ_s são mostrados, também, valores da condutividade hidráulica do solo (em cm.h⁻¹), da taxa de fluxo de água pelo sistema radicular (em cm³ de água.cm⁻¹ de raiz.hora⁻¹) e do gradiente de potencial da água entre a superfície radicular e o solo (em cm de coluna de H₂O.cm⁻¹ de solo). Assumiu-se que os valores da taxa de fluxo por unidade de comprimento de raiz são idênticos para diferentes densidades de raízes. Os valores do gradiente de potencial da água foram calculados pelo quociente da diferença de potencial da água e da metade da distância média entre as raízes. Desse modo, tais valores representam o gradiente de potencial da água entre um ponto situado no limite do cilindro equivalente de solo de cada raiz e a superfície desta.

Verifica-se que, para qualquer valor de ψ_s e de L_v , as diferenças estimadas de potencial da água entre o solo e a superfície radicular foram muito pequenas, não atingindo 1,0 cm de coluna de H₂O em toda a faixa de água disponível no solo. Isso está em desacordo com os valores obtidos por GARDNER (1960) e COWAN (1965). O primeiro desses autores, por exemplo, estimou uma diferença de potencial da água

QUADRO 6. Valores de condutividade hidráulica do solo (K_w), taxa de fluxo de água nas raízes (q), diferença ($\Delta\psi$) e gradiente ($\Delta\psi/\Delta Z$) de potencial da água entre a superfície radicular e o solo para três densidades de raízes (L_v), a diversos valores de potencial da água do solo (ψ_s), na variedade Catuai de *Coffea arabica*.

ψ_s		K_w		q		$L_v = 0,6 \text{ cm.cm}^{-3}$		$L_v = 2,0 \text{ cm.cm}^{-3}$		$L_v = 5,10 \text{ cm.cm}^{-3}$	
(MPa)	(cm H ₂ O)	(cm.h ⁻¹)	(cm ⁻³ .h ⁻¹)	(cm ⁻³ .cm ⁻¹ .h ⁻¹)	(cm H ₂ O)	$\Delta\psi$	$\Delta\psi/\Delta Z$	(cm H ₂ O)	$\Delta\psi$	(cm H ₂ O)	$\Delta\psi/\Delta Z$
					(cm H ₂ O)	(cm.cm ⁻¹)	(cm.cm ⁻¹)	(cm H ₂ O)	(cm.cm ⁻¹)	(cm H ₂ O)	(cm.cm ⁻¹)
-0,030	-0,31x10 ³	3,25x10 ⁻²	7,65x10 ⁻⁴		0,016	0,02		0,014	0,04	0,012	0,05
-0,040	-0,41x10 ³	1,62x10 ⁻²	1,00x10 ⁻³		0,043	0,06		0,037	0,09	0,032	0,13
-0,050	-0,51x10 ³	1,49x10 ⁻²	5,30x10 ⁻⁴		0,026	0,04		0,022	0,06	0,019	0,08
-0,060	-0,61x10 ³	1,07x10 ⁻²	9,00x10 ⁻⁴		0,058	0,08		0,050	0,13	0,044	0,18
-0,070	-0,71x10 ³	9,86x10 ⁻³	6,40x10 ⁻⁴		0,045	0,06		0,039	0,10	0,034	0,14
-0,100	-1,02x10 ³	6,49x10 ⁻³	5,90x10 ⁻⁴		0,063	0,09		0,054	0,14	0,047	0,19
-0,120	-1,22x10 ³	3,91x10 ⁻³	5,90x10 ⁻⁴		0,104	0,14		0,090	0,23	0,079	0,32
-0,570	-5,81x10 ³	1,61x10 ⁻³	3,19x10 ⁻⁴		0,137	0,19		0,118	0,30	0,103	0,41
-0,880	-8,97x10 ³	1,31x10 ⁻³	3,06x10 ⁻⁴		0,189	0,26		0,163	0,41	0,143	0,57
-1,280	-13,05x10 ³	1,03x10 ⁻³	2,80x10 ⁻⁴		0,188	0,26		0,162	0,41	0,142	0,57
-1,810	-18,46x10 ³	0,70x10 ⁻³	1,66x10 ⁻⁴		0,165	0,23		0,142	0,36	0,124	0,50

QUADRO 7. Valores de condutividade hidráulica do solo (K_w), taxa de fluxo de água nas raízes (q), diferença ($\Delta\psi$) e gradiente ($\Delta\psi/\Delta Z$) de potencial da água entre a superfície radicular e o solo para três densidade de raízes (L_v), a diversos valores de potencial da água do solo (ψ_s) na variedade Robusta de *Coffea canephora*.

ψ_s (MPa)	K_w (cm H ₂ O) ⁻¹ (cm ³ .h ⁻¹)	q (cm ³ .cm ⁻¹ .h ⁻¹)	Lv = 0,6 cm.cm ⁻³		Lv = 2,0 cm.cm ⁻³		Lv = 4,9 cm.cm ⁻³	
			$\Delta\psi$ (cm H ₂ O)	$\Delta\psi/\Delta Z$ (cm.cm ⁻¹)	$\Delta\psi$ (cm H ₂ O)	$\Delta\psi/\Delta Z$ (cm.cm ⁻¹)	$\Delta\psi$ (cm H ₂ O)	$\Delta\psi/\Delta Z$ (cm.cm ⁻¹)
-0,035	-0,36x10 ³	2,27x10 ⁻²	0,030	0,04	0,026	0,07	0,023	0,09
-0,049	-0,50x10 ³	1,56x10 ⁻²	0,026	0,04	0,023	0,06	0,020	0,08
-0,060	-0,61x10 ³	1,07x10 ⁻²	0,024	0,03	0,022	0,05	0,019	0,08
-0,070	-0,71x10 ³	9,86x10 ⁻³	0,024	0,03	0,021	0,05	0,018	0,08
-0,110	-1,12x10 ³	5,96x10 ⁻³	0,034	0,05	0,029	0,07	0,026	0,10
-0,240	-2,45x10 ³	2,76x10 ⁻³	0,026	0,04	0,023	0,05	0,020	0,08
-0,940	-9,59x10 ³	1,13x10 ⁻³	0,053	0,07	0,046	0,12	0,040	0,16
-1,16	-11,83x10 ³	1,05x10 ⁻³	0,025	0,03	0,022	0,06	0,019	0,08
-1,34	-13,66x10 ³	1,00x10 ⁻³	0,016	0,02	0,014	0,04	0,012	0,05
-1,90	-19,37x10 ³	0,69x10 ⁻³	0,023	0,03	0,020	0,05	0,018	0,07

da magnitude de até vários MPa quando o solo estava seco, considerando uma taxa de fluxo pelas raízes de $0,5 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-1} \text{ raiz.dia}^{-1}$, e de até décimos de MPa quando a taxa de fluxo utilizada foi de $0,1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-1} \text{ raiz.dia}^{-1}$.

As grandes diferenças de potencial da água entre o solo e a superfície radicular, estimadas por GARDNER (1960) e por COWAN (1965), têm sido colocadas em dúvida por diversos autores. NEWMAN (1969), WILLIAMS (1974) e TINKER (1976) afirmaram que uma das fontes de erro no cálculo de $\Delta\psi_{\text{SSR}}$ feito por GARDNER (1960) e COWAN (1965) seria decorrente dos valores anormalmente altos de taxa de fluxo hídrico utilizados pelos mesmos, causando super-estimativas de $\Delta\psi_{\text{SSR}}$. Independente das diferenças referentes ao tipo de solo e planta utilizados, as taxas máximas de fluxo hídrico por unidade de comprimento da raiz observadas no presente estudo, foram da magnitude de dezenas de vezes menores do que o valor máximo utilizado por GARDNER (1960) e de centenas de vezes se consideradas as taxas médias. Outra fonte de erro na estimativa seria a adoção por GARDNER (1960) de valores constantes de taxa de extração de água e de condutividade hidráulica do solo, em toda a faixa de água disponível, o que não ocorre, como comprovam os dados dos quadros 6 e 7. Além disso, as diferenças nos valores de densidade de raízes podem resultar em discrepâncias entre as diferentes estimativas de $\Delta\psi_{\text{SSR}}$, embora minimizadas, porque o parâmetro L_v faz parte do termo logarítmico da equação utilizada para os cálculos.

Os dados obtidos no presente estudo confirmam as sugestões de NEWMAN (1969) e WILLIAMS (1974), de que as es

timativas feitas através do modelo proposto por GARDNER (1960) produzem valores desprezíveis de diferença de potencial da água entre o solo e a superfície radicular, na faixa de água disponível no solo, caso se utilizem dados reais para os parâmetros incluídos nas estimativas.

Embora as taxas de extração de água pelas raízes, observadas neste estudo, possam ser consideradas pequenas, elas são da mesma ordem de magnitude daquelas encontradas na literatura, para cafeeiros. Trabalhos de NUTMAN (1934, 1941) e FRANCO & INFORZATO (1950), realizados com cafeeiros adultos crescendo em condições naturais mostraram valores médios de densidade de raízes de $0,6 \text{ cm.cm}^{-3}$ de solo e de taxas de transpiração por planta de $1,5 \text{ l.h}^{-1}$, o que representaria, numa suposta condição de equilíbrio dinâmico, uma taxa de extração pelas raízes de $5 \times 10^{-4} \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O.cm}^{-1} \text{ raiz.h}^{-1}$, perfeitamente dentro da faixa de valores observados neste estudo.

NUTMAN (1941) calculou uma taxa máxima de transpiração de $0,55 \text{ cm}^3 \text{ de H}_2\text{O.cm}^{-2} \text{ folha.h}^{-1}$, em plantas jovens de *Coffea arabica*, crescendo em condições naturais e com leves sintomas de murchamento. Utilizando esse dado, associado aos valores médios de área foliar e de densidade de raízes, encontrados no presente trabalho, e assumindo aquela taxa de transpiração como representativa da taxa de extração hídrica pelas raízes, o valor desta última seria de $3,33 \times 10^{-4} \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O.cm}^{-1} \text{ raiz.h}^{-1}$, o qual está próximo daqueles observados no presente estudo para potenciais da água inferiores a $-0,8 \text{ MPa}$.

A adoção de uma taxa de extração de água extre

mamente alta, da ordem de 10 vezes superior àquelas encontradas no presente experimento, faria com que os valores de $\Delta\psi_{SSR}$ fossem correspondentemente 10 vezes maiores do que os anteriormente estimados e, portanto, da ordem de centímetro de coluna de água, podendo ainda ser considerados muito pequenos.

Os valores observados do gradiente de potencial da água entre o solo e a superfície radicular podem também servir como apoio para verificar a validade das pequenas diferenças, observadas entre os valores de ψ_S e ψ_{SR} . Embora de pequena magnitude, pois variam em torno de 0,1 cm col.água. cm^{-1} de solo para Robusta e entre 0,05 a 0,57 cm col.água. cm^{-1} de solo para Catuai, tais valores são razoáveis caso se considere as baixas taxas de fluxos obtidas nas condições experimentais, e se os compare com gradientes de potencial matricial da água observados em solos cultivados. Solos úmidos mostram valores próximos ao gradiente unitário (1 cm col.água. cm^{-1} de solo), havendo de considera-se que tais valores são referentes a gradientes determinados entre pontos mais distantes no solo do que aqueles empregados nos cálculos para elaboração dos quadros 6 e 7, sob condições de fluxos hídricos, de demanda atmosférica e de volume de solo com maior variação do que nas condições controladas deste estudo.

Considerando ainda o modelo proposto por GARDNER (1960), verifica-se que as medidas de cada parâmetro utilizado são fontes de erro. Pode supor-se que as determinações de densidade e de raio de raízes introduziram erros pequenos, em vista das técnicas utilizadas nas medidas. Mesmo uma provável contração das raízes devido ao secamento do so-

lo, ou pela desidratação dos tecidos durante o preparo do sistema radicular para a medida, introduziria um erro ainda pequeno nos cálculos, por fazer parte do termo logarítmico da equação de estimativa. COLE & ALSTON (1974) constataram que a contração das raízes de milho no solo em secamento representou uma variação de até 50% do raio inicial.

Os erros na medida da taxa de extração de água do solo pelas raízes (q) podem ser provenientes de duas fontes. A primeira seria a suposição de que essa taxa de extração é representada pela taxa de transpiração, suposição essa que pode ser afetada por desvios nas condições de equilíbrio dinâmico durante as medidas e pela constatação de que, em condições de alto potencial da água ou de valores pequenos de taxa de fluxo hídrico, parte dela é irreversivelmente usado para crescimento (BOYER, 1974; BRUNINI, 1979), não sendo contabilizado através da medida da taxa de transpiração.

Difícilmente a condição de equilíbrio dinâmico é plenamente atingida, mesmo numa situação experimental. Não é possível detectar os graus de desvio da mesma no presente estudo com o tipo de dado obtido neste trabalho. Presume-se que esses desvios não foram grandes, em vista da preocupação em monitorar as variações de resistência estomática e de transpiração instantânea durante as medidas. Contudo, o conhecimento de que a resistência à difusão de vapor seja pouco afetada pelas variações do potencial da água na folha, até determinado valor de estado de energia da água, e de que nem sempre existe uma relação entre o potencial da água da folha e a taxa de transpiração, podem diminuir a confiabilidade do

critério usado para estabelecer o grau de equilíbrio dinâmico. Por outro lado, o fluxo usado para crescimento não foi determinado. Porém, os dados preliminares de BRUNINI (1980a) com cafeeiros jovens do cultivar Icatu, obtidos em condições ambientais próximas daquelas encontradas no presente estudo, mostraram que, para as taxas de fluxo verificadas a altos potenciais da água no sistema, a densidade do fluxo de água usado no crescimento foi muito pequena. Isso serve como indicação de que a sua não consideração no presente estudo deve ter introduzido erro pequeno nas estimativas.

Uma fonte adicional de erro é a própria medida da taxa de transpiração. Apesar de todos os cuidados tomados neste tipo de medida, assume-se que erros de até 20% tenham ocorrido.

Os erros na determinação da condutividade hidráulica do solo podem ser decorrentes de duas fontes principais. A primeira comporta os erros provenientes do próprio estabelecimento da relação entre K_w e a umidade do solo. A sua magnitude também é difícil de ser avaliada, tendo-se procurado minimizá-los através de determinação adequada da relação entre condutividade hidráulica e umidade do solo, pelo uso de método de infiltração horizontal e pela manutenção, nessa determinação, das características físicas do solo idênticas àsquelas dos vasos.

A outra fonte de erro na estimativa de K_w é proveniente da determinação da umidade do solo. Sendo este parâmetro determinado através da medida de potencial da água no solo, pelo uso da curva de retenção, tanto os erros na me-

dida de ψ_s , como os surgidos no estabelecimento da curva de retenção e aqueles provenientes da variabilidade espacial do potencial da água no solo, são introduzidos na estimativa de $K_{(w)}$, podendo, no final, serem ampliados devido à exponencialidade da relação entre a condutividade hidráulica e a umidade do solo. A magnitude dos erros cometidos nesses casos, é difícil de ser avaliada. Os erros de medida de ψ_s devem ter sido reduzidos pelo uso de higrômetros de par termoeletrico, os quais apresentam um erro absoluto baixo, embora os erros percentuais na faixa de altos potenciais da água, possam ser altos. Tentou-se minimizar os erros no levantamento da curva de retenção da água no solo, utilizando-se 3 repetições para cada valor de tensão da água adotado na determinação da curva e pelo uso de solo com densidade idêntica à dos vasos. Quanto aos erros devidos à variabilidade espacial de potencial da água no solo, uma forma de diminuir seus efeitos seria determinar os valores de ψ_s em vários pontos no solo, utilizando a média das medidas nas estimativas de $K_{(w)}$, o que foi impossível devido ao pequeno número de sensores disponíveis. Entretanto, uma única série de determinações, pelo método gravimétrico, da umidade do solo numa faixa de valores em torno de $0,30 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O}.\text{cm}^{-3}$ de solo e em três profundidades, mostrou uma variabilidade espacial pequena, embora uma conclusão definitiva nesse sentido não seja possível, pela falta de repetições em outros vasos e de medidas no solo com valores menores de umidade do que aquele citado.

Os erros devidos às aproximações utilizados nos modelos de absorção de água que consideram raízes isoladas, como o de GARDNER (1960), são também difíceis de serem

quantificados. A suposição, nesses modelos, de que há uma distribuição espacial uniforme do sistema radicular no solo raramente é satisfeita, embora o problema de desuniformidade da densidade de raízes seja diminuído, num estudo em que o sistema radicular esteja confinado num pequeno volume de solo, como utilizado neste trabalho.

Por outro lado, a suposição de uma eficiência de absorção de água constante em toda a extensão do sistema radicular é bastante aproximada. TINKER (1976), com base em estudos de KRAMER & BULLOCK (1965), afirmou que todas as raízes têm capacidade de absorver água, mesmo as mais suberizadas, mas que a velocidade de entrada do líquido varia grandemente ao longo da extensão de uma única raiz, com padrões diversos para espécies, para potenciais da água do xilema e para raízes de idades diferentes. TINKER (1976) sugeriu que um cálculo da eficiência geral de um determinado sistema radicular em absorver água poderia ser feito através da determinação do comprimento da região da raiz de menor resistência ao fluxo hídrico, tomando por base seu ápice e estimando a porcentagem do comprimento total do sistema radicular que contém essa distância, assumindo comprimento constante de cada raiz.

Uma sugestão para uma outra tentativa de aproximação seria a determinação da permeabilidade média à água por unidade de comprimento ou de área superficial de cada classe de raízes, numa determinada condição de crescimento do sistema radicular. Dados desse tipo permitiriam que se utilizassem fatores de ponderação para a absorção diferencial das raízes, em função do comprimento ou da área superficial das

raízes de cada classe (primárias, secundárias, terciárias, etc.). Por falta dos coeficientes de permeabilidade, ou de outra medida diferenciadora do poder de absorção de água pelas raízes em cada classe, tais correções não foram feitas neste estudo, introduzindo, assim, erros nas estimativas, que provavelmente tenham sido diminuídos pelo uso de plantas em crescimento ativo, nas quais as taxas de absorção de água nas diferentes partes do sistema radicular, podem não ser muito diferentes (TINKER, 1976).

Uma suposição implícita nos modelos existentes sobre a absorção de água pelas raízes é a de que, com exceção da umidade, todas as outras propriedades do solo permaneceriam constantes desde um ponto nele considerado até a superfície radicular. Entretanto, a existência de distúrbios físicos e químicos na interface solo-raiz podem invalidar tal suposição e introduzir erros nas estimativas.

Segundo TINKER (1976), um tipo de distúrbio refere-se ao acúmulo de sais na superfície radicular durante a transpiração, com desenvolvimento de grandes estresses osmóticos nessa região da rizosfera. Estimativas teóricas e medições da concentração de sais próxima a raiz tem confirmado tal acúmulo, embora aquele autor afirme que, somente em casos especiais os efeitos decorrentes desse fato podem ter importância, como, por exemplo, durante o desenvolvimento de taxas anormalmente altas de transpiração, ou em solos cuja concentração salina seja bastante elevada.

Um tipo de distúrbio que pode constituir-se em séria fonte de erro nas estimativas de absorção de água pelo

sistema radicular, refere-se à existência de descontinuidades físicas na interface solo-raiz, fazendo com que a fração da superfície radicular em contacto com a superfície sólida, com água e com ar seja diferente da fração volumétrica dessas componentes do solo adjacente à raiz (TINKER, 1976). Contactos parciais entre solo e raiz podem ocorrer devido ao crescimento das raízes em poros pré-existentes no solo e, principalmente, pela contração tanto do solo como das raízes durante o secamento. TINKER (1976) e TAYLOR & KLEPPER (1978) afirmaram que maiores informações são necessárias para quantificar os efeitos desse fenômeno sobre o transporte de água do solo para as raízes. É necessário, por exemplo, investigar qual seria a contribuição dos pêlos radiculares, das substâncias orgânicas em torno das raízes ("mucigel"), do transporte de água no solo na fase de vapor, do arranjo assimétrico das raizes em processo de contração nos poros do solo e do arranjo em micro-escala das partículas minerais, para o aumento ou para a diminuição dos efeitos do contacto parcial solo-raiz sobre o transporte de água para o sistema radicular.

As técnicas disponíveis no momento não permitem a medida do potencial da água exatamente na interface solo-raiz e as determinações de potencial da água na raiz sofrem restrições, o que impede tanto o seu uso para substituir as estimativas através de modelos de transporte de água do solo para o sistema radicular, como para verificar a aplicabilidade de tais modelos.

FISCUS (1972) e BRUNINI (1979, 1981) desenvolveram modelos de psicrômetro e de higrômetro de par termoele-

trico, respectivamente, para medida, "in situ", de potencial da água da raiz e BLIZZARD & BOYER (1980) utilizaram amostras de raízes em medidas psicrométricas. Além do complexo problema de amostragem, devido à extensão do sistema radicular e sua variabilidade anátomo-morfológica, a qual afeta as propriedades de absorção hídrica, dois outros fatores interferem nas determinações. Um refere-se aos efeitos dos próprios sensores sobre as medidas, embora se assuma que o potencial da água na epiderme do segmento da raiz encerrado no sensor não seja alterado, devido ao movimento longitudinal de água no órgão. Outro problema refere-se ao significado do valor obtido, o qual deve representar o potencial da água do tecido epidérmico (BRUNINI & THURTELL, 1981) ou de uma fração maior do volume radicular (BLIZZARD & BOYER, 1980), ao invés do potencial da água na interface solo-raiz.

As raras tentativas de medida direta de gradientes de potencial da água ou de umidade do solo adjacente às raízes, através do uso de raios- γ ou de micrótomo de congelamento não permitem testar, de maneira conclusiva, a validade das estimativas teóricas realizadas através de modelos de absorção de água pelas raízes (TINKER, 1976).

Embora com as ressalvas quanto aos erros e aproximações das estimativas do potencial da água na superfície de raiz, os valores dos quadros 4 e 5 serão aceitos como válidos. Uma discussão adicional sobre essa decisão e seu significado, em termos de estimativas das resistências do solo e da planta ao fluxo hídrico, será feita no item 7 deste capítulo.

POTENCIAL DA ÁGUA NA SUPERFÍCIE DA RAIZ (MPa)

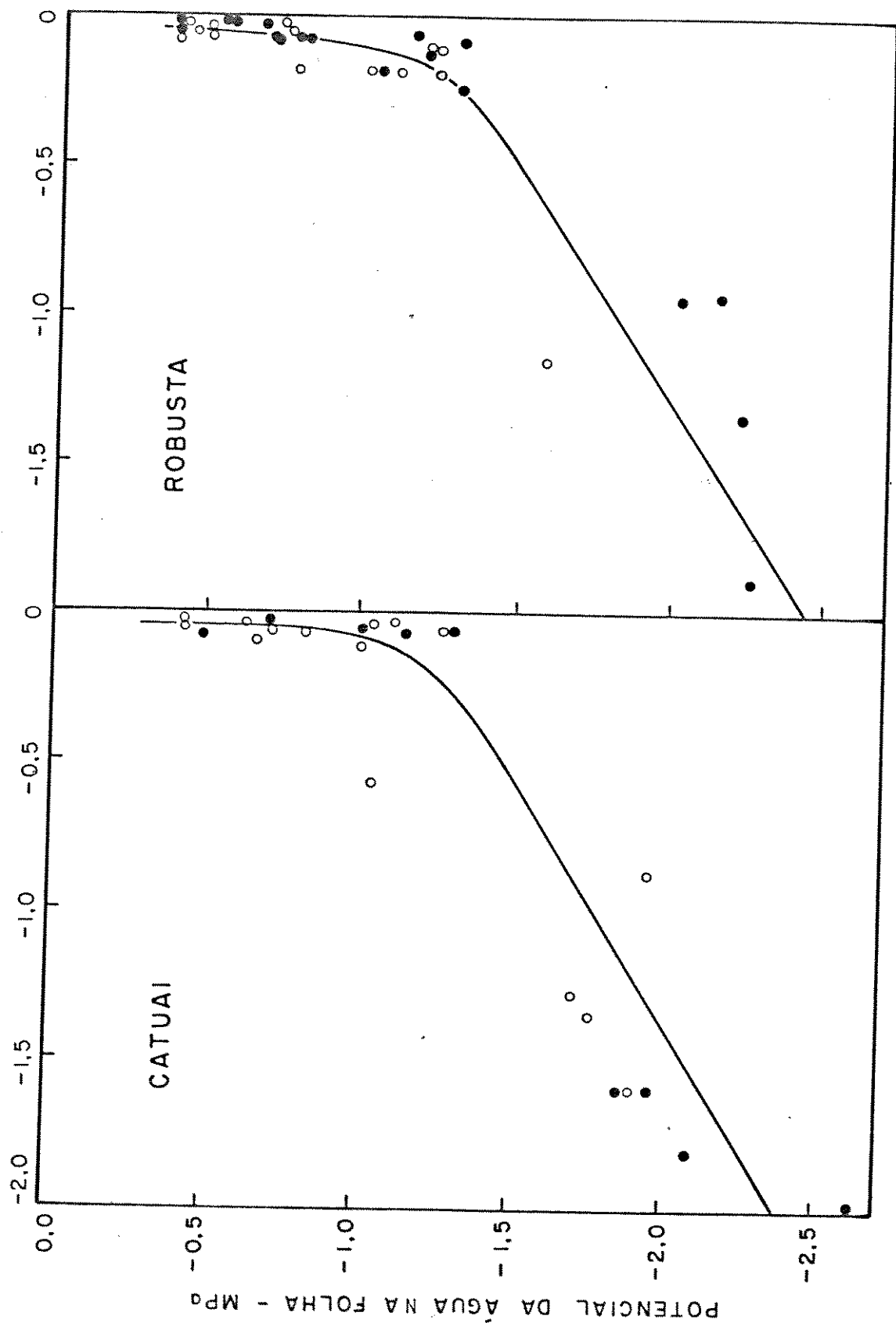


FIGURA 13. Relação entre potenciais da água na folha e na superfície da raiz para a cultivar Catuai de *Coffea arabica* e para a cultivar Robusta de *Coffea canephora*. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento.

5.2. Relação entre potenciais da água na superfície das raízes e nas folhas

A figura 13 mostra a relação entre o potencial da água na folha (ψ_F) e o na superfície das raízes (ψ_{SR}) para as duas espécies de cafeeiros estudadas. Devido às diferenças estimadas entre o estado de energia da água no solo e na superfície radicular serem da ordem de centímetro de coluna de H_2O e a relação entre ψ_{SR} e ψ_F estar expressa em MPa, considerou-se o valor de ψ_{SR} como sendo aquele medido pelos higrômetros de solo.

Não é possível visualizar diferenças significativas entre as duas cultivares quanto à relação entre os potenciais da água na superfície radicular e na folha, embora os dados sugiram que a Robusta mantenha diferenças de potencial da água menores na faixa de ψ_S entre -0,1 e -1,0 MPa. Entretanto, essa conclusão é difícil de ser confirmada pela grande dispersão dos dados observados na figura 13, principalmente na faixa de potenciais da água no solo entre -0,2 e -2,0 MPa. Como os higrômetros termo-elétricos que operam no ponto de orvalho são equipamentos considerados de grande precisão na medida do estado de energia da água no SSPA da ordem de $\pm 0,01$ MPa, essa dispersão deve ser consequência da somatória de erros causados pela variabilidade intrínseca do potencial da água e pelo consequente problema de amostragem no solo e na folha.

Embora a precisão relativa das medidas higrométricas aumente a potenciais da água mais negativos, a amostra

gem desse parâmetro torna-se mais crítica quando se opera num solo mais seco, devido à maior variabilidade espacial dos valores de ψ_s , tanto numa como noutra parte do sistema. A variabilidade pode ser aumentada, no caso de folhas, devido às variações temporais que ocorrem no potencial da água nesses órgãos, durante um dia, independentemente das variações no potencial da água no solo. Embora as medidas tivessem sido feitas num intervalo fixo após o início do período luminoso, houve uma amplitude de variação de potencial da água na folha durante o período da medida (duas a oito horas após o início do período luminoso), amplitude essa pequena a valores altos de potencial da água na folha, mas que se acentuou com a redução do estado de energia da água no sistema. Assim, para valores de potenciais da água do solo inferiores a $-1,0$ MPa, essa variação deve ter contribuído bastante para aumentar a dispersão verificada na figura 13.

Para diminuir os efeitos da variabilidade espacial, sugere-se, em trabalhos futuros envolvendo relações entre potenciais da água no solo e na planta, que a amostragem seja feita em vários pontos no solo e em várias folhas. Por exemplo, para o volume de solo e para plantas no estágio de desenvolvimento utilizadas neste estudo, um número mínimo de amostras poderia ser tomado como três, tanto no solo como na planta.

Mesmo considerando as restrições acima citadas no estabelecimento das relações entre potencial da água no solo, na superfície da raiz e nas folhas, pode afirmar-se que os valores de ψ_F adotados representam, de maneira aproximada,

valores mínimos para esse parâmetro, num determinado estado de energia da água no sistema solo-planta. Nesse sentido, am bas as variedades mostraram determinado padrão de variação da relação entre os potenciais, podendo dizer-se que as diferenças máximas entre ψ_F e ψ_{SR} , em função do potencial da água do solo, tenderam a aumentar quando o potencial da água do solo diminuiu na faixa de -0,04 a -0,08 MPa, para a cultivar Ca-tuai, e entre -0,06 e -0,20 MPa, para a cultivar Robusta, pa-ra reduzirem-se depois com o progressivo secamento do solo.

6. RELAÇÃO ENTRE TAXAS DE TRANSPIRAÇÃO E POTENCIAL DA ÁGUA NO SISTEMA SOLO-PLANTA

A figura 14 mostra a variação da taxa de transpiração das duas variedades em função da diferença de potencial da água entre a superfície radicular e a folha. Como discutido no ítem anterior, diferenças similares entre o potencial da água na superfície da raiz e na folha podem ocorrer para estados de hidratação do solo e da planta completamente diferentes e, evidentemente, para taxas diferentes de transpiração. Isso está demonstrado na figura 14, onde os da dos foram reunidos por intervalos de valores de potencial da água no solo. Foram adotados, como limites dos intervalos, va lores de ψ_S que permitissem reunir um número suficiente de pontos para proceder-se à análise de regressão, num menor intervalo possível de potencial da água do solo e correspondentes a intervalos aproximadamente iguais para as duas variedades.

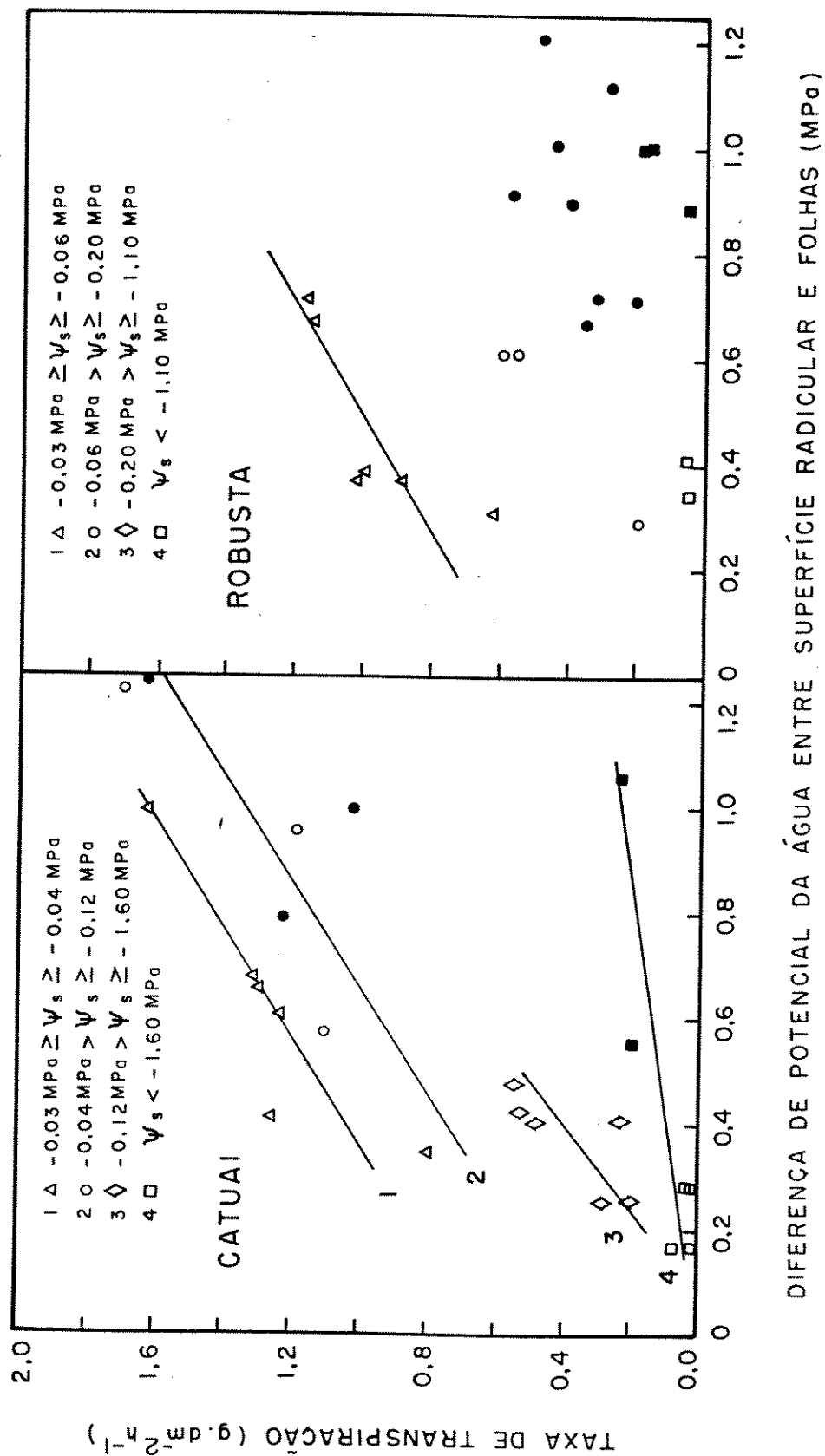


FIGURA 14. Relação entre taxa de transpiração e diferença máxima entre potenciais da água na superfície radicular e na folha, para a cultivar Catuai de *Coffea arabica* e para a cultivar Robusta de *Coffea canephora*, para diferentes faixas de valores de potencial da água no solo. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento.

Para Catuai, foi possível ajustar as seguintes equações de regressão linear entre a taxa de transpiração ($\hat{T}$), em $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2} \text{ folha} \cdot \text{h}^{-1}$, e a diferença máxima de potencial da água entre a superfície das raízes e a folha ($\Delta\psi$), em MPa, para cada intervalo de valores de ψ_S :

$$-0,03 > \psi_S \geq -0,04 : \hat{T} = 0,6544 + 0,9728 \Delta\psi; r = 0,846$$

$$-0,04 > \psi_S \geq -0,12 : \hat{T} = 0,3456 + 0,9895 \Delta\psi; r = 0,848$$

$$-0,12 > \psi_S \geq -1,60 : \hat{T} = -0,874 + 1,2104 \Delta\psi; r = 0,747$$

$$\psi_S < -1,60 : \hat{T} = 0,0004 + 0,2342 \Delta\psi; r = 0,875$$

Para Robusta, o ajuste através de equações de regressão linear foi bastante problemático, devido aos baixos coeficientes de correlação obtidos, principalmente nas faixas de umidade correspondente ao solo mais seco:

$$-0,03 > \psi_S \geq -0,06 : \hat{T} = 0,5378 + 0,9584 \Delta\psi; r = 0,795$$

$$-0,06 > \psi_S \geq -0,20 : \hat{T} = 0,3291 + 0,1698 \Delta\psi; r = 0,197$$

$$-0,20 > \psi_S \geq -1,10 : \text{equação não determinada (somente 2 pontos)}$$

$$\psi_S < -1,10 : \text{equação não determinada}$$

As equações são descritas apenas com o objetivo de mostrar o grau de ajuste que pode ser obtido, sendo seus coeficientes específicos para as condições do estudo e para a faixa de variação encontrada experimentalmente para as variáveis empregadas.

Visando a superar a dificuldade de comparação do comportamento das duas variedades através da figura 14, pela adoção de faixas diferentes de ψ_S no estabelecimento das

equações de regressão, foi verificada a variação da taxa de transpiração com a razão $\Delta\psi/\psi_s$, sendo $\Delta\psi$ a diferença de potencial da água entre a superfície radicular e a folha, e ψ_s o potencial da água no solo.

A relação obtida é mostrada na figura 15, sendo cada valor menos negativo de $\Delta\psi/\psi_s$, representativo de solo mais seco. Valores mais negativos do que -15 para Catuai e -12 para Robusta nem sempre representam solo mais seco, em consequência da elevação de $\Delta\psi$ com a diminuição de ψ_s até um certo valor, como mostram as figuras 12 e 13. As curvas foram ajustadas por tentativa, estando as equações que as descrevem assinaladas na figura.

A figura 15 mostra uma diferença de comportamento entre as variedades, sendo que a Robusta transpirou menos do que a Catuai em toda a faixa de $\Delta\psi/\psi_s$, enquanto as diferenças percentuais se tornam mais acentuadas a partir de valores de $\Delta\psi/\psi_s$ superiores a -7. A discussão sobre essas diferenças será feita no próximo item.

7. RESISTÊNCIA DA PLANTA AO FLUXO HÍDRICO

Empregando a analogia com a lei de Ohm no estudo do transporte de água no SSPA, foram calculadas as resistências da planta ao fluxo hídrico na fase líquida (R_p), através da razão entre a diferença dos potenciais da água (na folha e na superfície da raiz) e a taxa de transpiração.

As figuras 14 e 15 dão uma primeira indicação

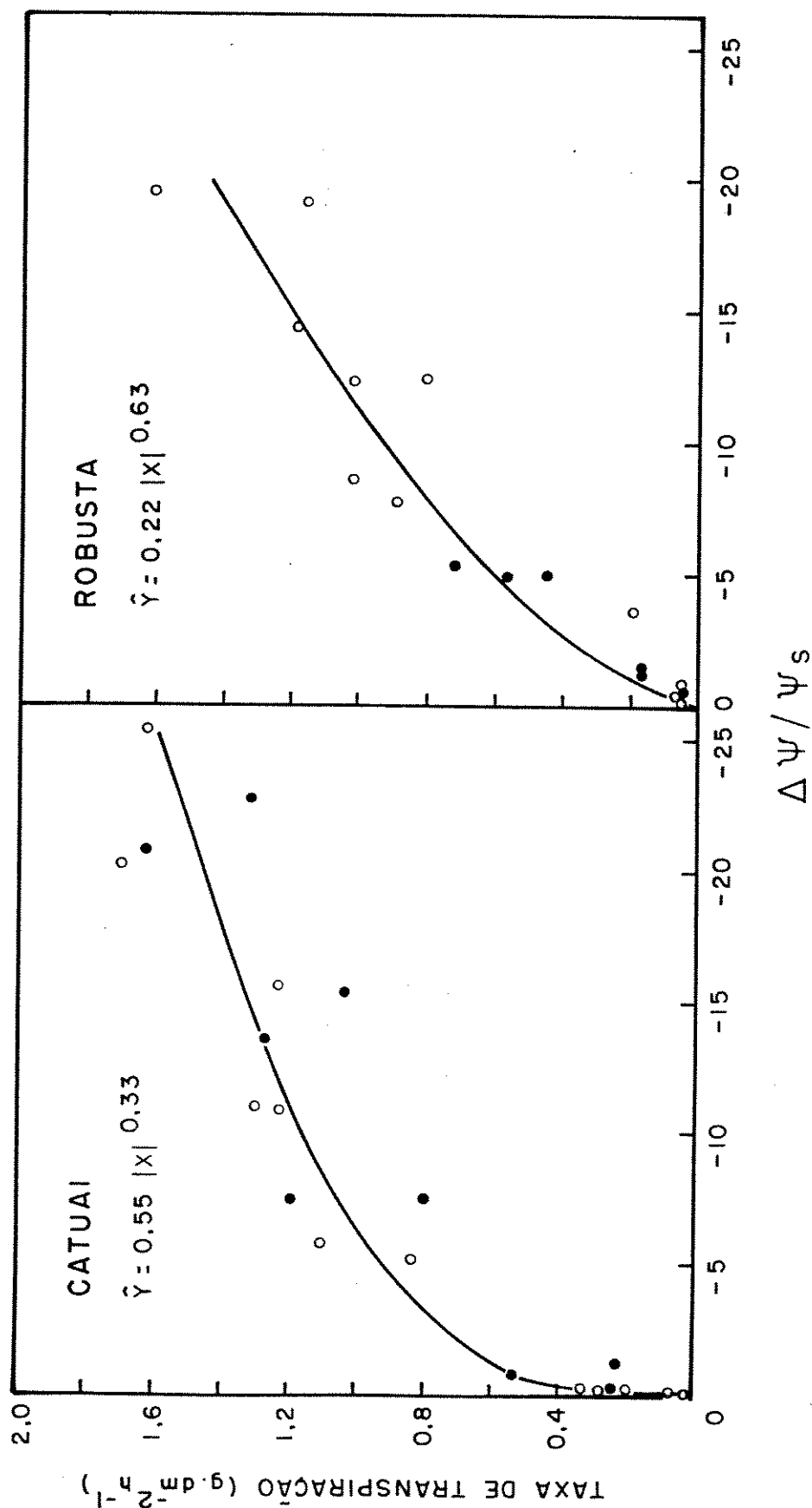


FIGURA 15. Variação da taxa de transpiração em função da relação $\Delta\psi/\psi_s$, sendo $\Delta\psi$ a diferença de potencial da água entre o solo e a folha e ψ_s o potencial da água no solo. Símbolos abertos: 19 ciclo de secamento; símbolos cheios: 29 ciclo de secamento.

de que a resistência da planta nas duas cultivares varia com o potencial da água no solo, embora as equações de regressão linear entre T e $\Delta\psi$ permitam afirmar que R_p pode ser tomada como aproximadamente constante para faixas mais ou menos restritas de ψ_s . Os dados daquelas figuras indicam também que a variação de R_p com a alteração da taxa de fluxo hídrico, na faixa de água disponível no solo, foi menor na cultivar Ca-tuai do que na Robusta.

As figuras 16, 17 e 18 mostram, respectivamente, as variações de R_p (em MPa.h.g^{-1}) em função do estado de energia livre da água no solo e na folha, e de um valor médio entre as medidas nesses segmentos do SSPA.

Nota-se através dos dados fornecidos por aquelas figuras que na faixa de energia livre da água observada no SSPA, a resistência da planta inteira ao fluxo hídrico é superior à do solo em várias ordens de grandeza. Embora não sejam fornecidos valores de R_s , essa afirmação é facilmente constatável, considerando-se o fato de que, para uma situação de equilíbrio dinâmico e, portanto, num mesmo fluxo hídrico entre o solo e a superfície radicular e entre esta e a folha, as diferenças máximas de potencial da água entre ψ_s e ψ_{SR} foram da ordem de centímetro de coluna de água (quadro 6), e entre ψ_R e ψ_F da ordem de décimos de MPa.

Verifica-se também pelas figuras 16, 17 e 18, que a resistência da planta ao fluxo hídrico aumentou com a redução da energia livre da água no sistema, embora a taxas diferentes entre as duas cultivares. Na faixa de valores de potencial da água do solo entre $-0,03$ e $-1,90$ MPa, correspon-

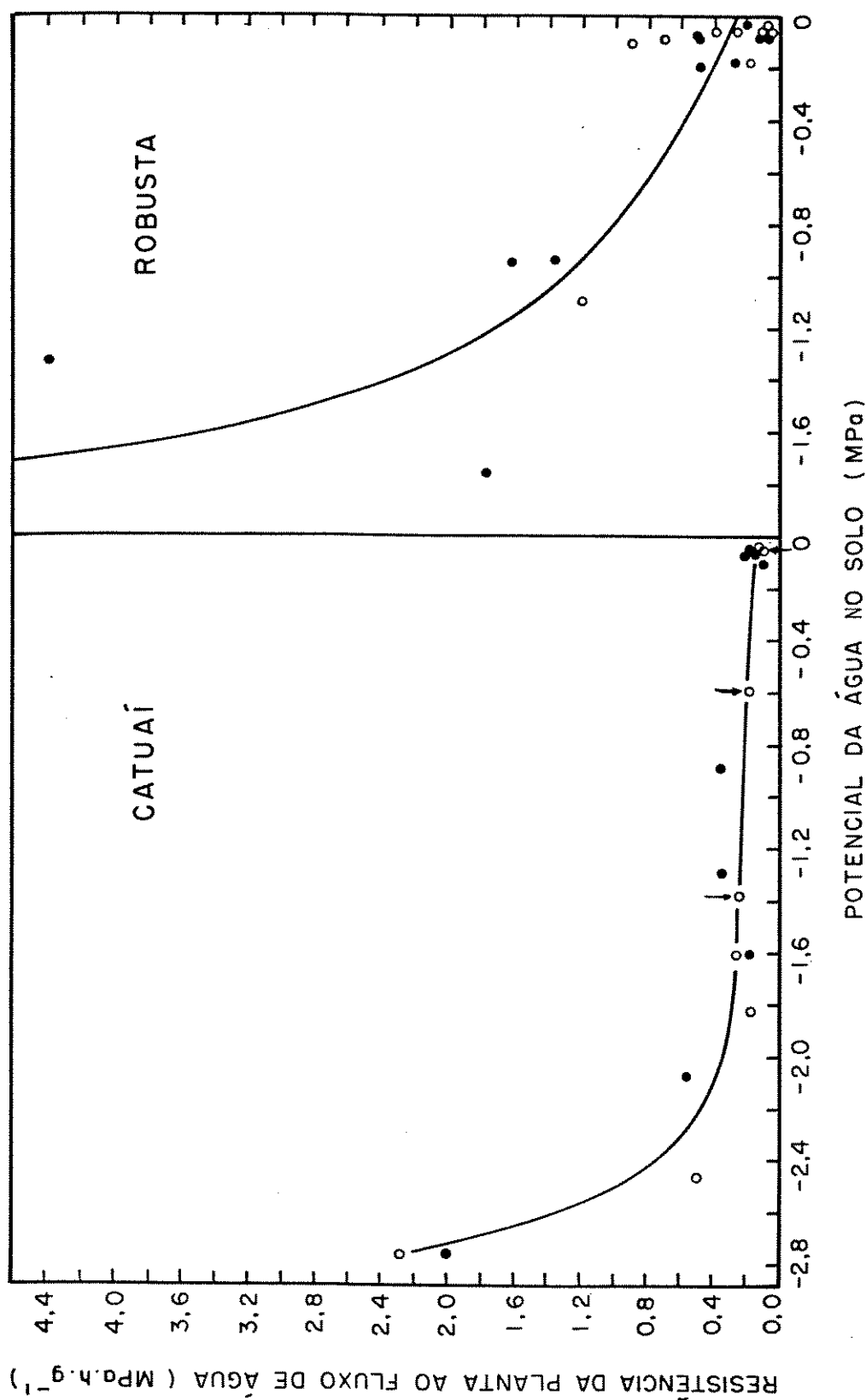
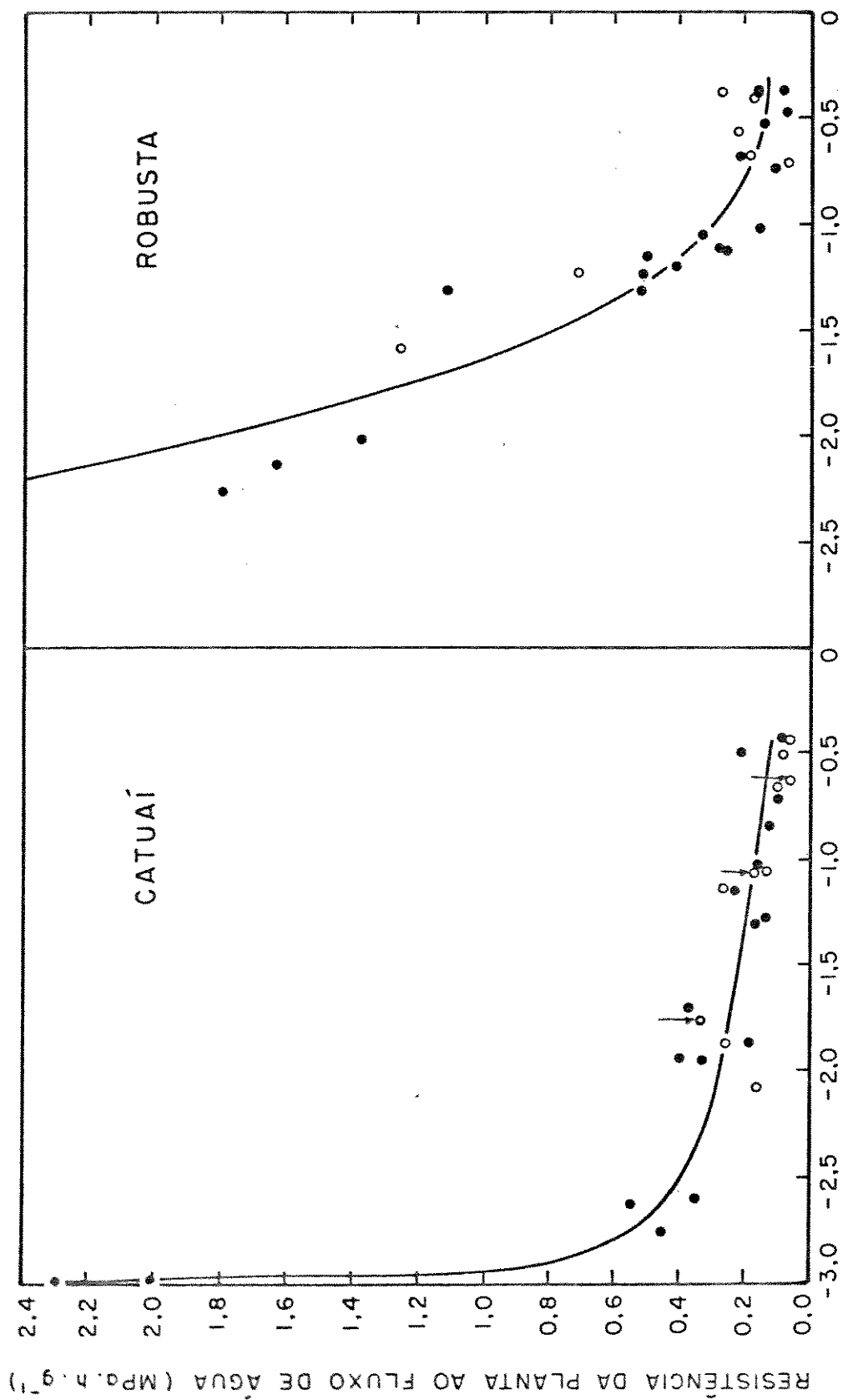


FIGURA 16. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico nas duas cultivares em função do potencial da água no solo. Símbolos abertos: 19 ciclo de secamento; símbolos cheios: 20 ciclo de secamento. As setas assinalam pontos relativos à planta número 03 de Catuaí.



POTENCIAL DA ÁGUA NA FOLHA (MPa)

FIGURA 17. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico, nas duas cultivares, em função do potencial da água na folha. Símbolos abertos: 1º ciclo de secamento ; símbolos cheios: 2º ciclo de secamento. As setas assinalam pontos relativos à planta número 03 de Catuaí.

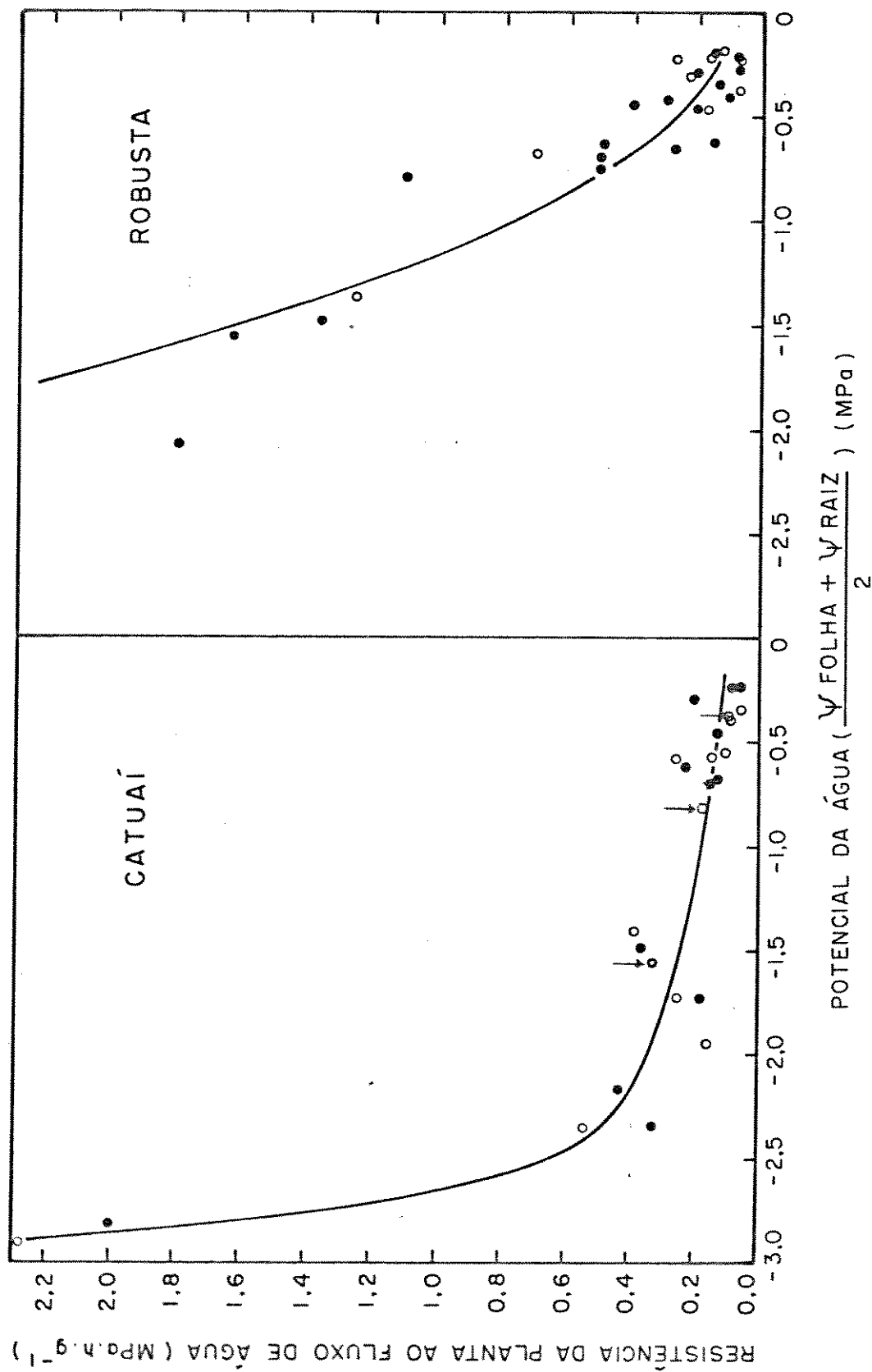


FIGURA 18. Variação da resistência da planta ao fluxo hídrico nas duas cultivares, em função do valor médio entre os potenciais na água da folha e na superfície da raiz. Símbolos abertos: 19 ciclo de secamento; símbolos fechados: 29 ciclo de secamento. As setas assinalam pontos relativos à planta número 03 de Catuaí.

dente a valores de potencial da água na folha entre $-0,30$ e $-2,40$ MPa, as plantas de Catuai mostraram um aumento em sua resistência ao fluxo hídrico de $0,10$ para $0,36$ MPa.h.g⁻¹, numa taxa constante de aumento de R_p com a diminuição do potencial da água. A valores inferiores a ψ_s , a taxa de acréscimo de R_p com a redução do potencial da água foi variável e a resistência da planta ao fluxo hídrico aumentou drasticamente com a diminuição da energia livre da água. Na cultivar Robusta, numa faixa de valores entre $-0,03$ e $-1,70$ MPa para potenciais da água no solo, correspondentes a valores de ψ_F entre $-0,30$ e $-2,20$ MPa, a resistência da planta aumentou de $0,12$ para $4,40$ MPa.h.g⁻¹, numa taxa crescente de variação de R_p com a redução da energia livre da água, sempre maior do que na cultivar Catuai. Não foi verificada tendência das plantas de cada cultivar comportarem-se diferentemente no primeiro e no segundo ciclo de secamento.

A literatura mostra uma controvérsia quanto à importância relativa da resistência do solo e da planta ao fluxo hídrico. Os trabalhos de GARDNER (1960), GARDNER & EHLIG (1961), COWAN (1965) e YANG & DE JONG (1971) sugeriram que a resistência do solo é o fator determinante da taxa de fluxo hídrico no SSPA, embora nesses trabalhos não se tenham estimado as resistências da planta. Os estudos de NEWMANN (1969), WILLIAMS (1974), HANSEN (1974a, 1974b), TAYLOR & KLEPPER (1975), DENMEAD & MILLAR (1976b), SEATON *et al.* (1977) e BLIZZARD & BOYER (1980) mostraram que a resistência da planta é predominante em toda a faixa de água disponível no solo. Finalmente, um terceiro grupo de pesquisas, conduzidas por REICOSKY & RITCHIE (1976), HERKELRATH *et al.* (1977a, 1977b),

BURCH (1979), BRUNINI (1979), JONES *et al.* (1982) e ZUR *et al.* (1982), sugeriu que, até um certo valor de potencial da água do solo, a resistência da planta é predominante, mas a partir desse valor de ψ_s , o qual é variável para os diferentes tipos de solo e de planta estudados, a resistência do solo é da mesma ordem de grandeza daquela da planta.

A hipótese de que a resistência do solo seria maior do que a da planta em toda a faixa de água disponível não parece sustentável, pois baseia-se em estimativas de ψ_{SR} através de modelos, nos quais foram utilizados valores ir-reais de densidade de raízes e de taxa de fluxo de água. Por outro lado, a controvérsia sobre a maior predominância da resistência da planta ao fluxo hídrico em toda ou apenas em parte da faixa de água disponível é difícil de ser dirimida, pois além das diferentes condições ambientais, de tipos de solo e de espécies vegetais utilizadas, os métodos empregados para a determinação de potencial da água na superfície da raiz foram diferentes.

Com exceção do trabalho de BLIZZARD & BOYER (1980), no qual foram utilizadas medidas psicrométricas de potencial da água na raiz, nos outros trabalhos em que se estimaram valores predominantes da resistência da planta em relação à do solo foi utilizado o modelo proposto por GARDNER (1960). Esse é o caso dos trabalhos de NEWMANN (1969), WILLIAMS (1974), TAYLOR & KLEPPER (1975) e DENMEAD & MILLAR (1976b). Os demais utilizaram o modelo proposto por COWAN (1965) e modificado por HANSEN (1974a). Dentre os trabalhos que concluíram ser a resistência da planta maior do que a do

solo apenas em parte da faixa de água disponível, o de BRUNI NI (1979) baseou-se em medidas do potencial da água na raiz feitas com higrômetros de par termoeletrônico; o de HERKELRATH *et al.* (1977a) usou medidas de potencial da água na raiz através da técnica de "sistema radicular dividido"; e os demais basearam-se no modelo proposto por GARDNER (1960). O trabalho de ZUR *et al.* (1982) estimou resistências desprezíveis do solo pelo uso desse modelo e resistências superiores do solo em relação à da planta através do critério a ser discutido adiante.

Os erros introduzidos pela medida do potencial da água na raiz podem explicar parcialmente as diferentes conclusões verificadas naqueles trabalhos. Os problemas que surgem, tanto nas estimativas quanto nas medidas do potencial da água na raiz, foram discutidos no Item 5.1. Verificaram-se, então, os cuidados necessários nas estimativas do potencial da água na raiz através do modelo proposto por GARDNER (1960) e a impossibilidade de quantificarem-se os erros introduzidos pelas aproximações adotadas. Quanto às medidas de potencial na raiz, discutiu-se o fato de tais determinações representarem o potencial da água em tecidos radiculares. Deste modo, o uso de medidas desse tipo no cálculo de resistências ao fluxo hídrico, deve incluir na resistência do solo parte da resistência da planta, como verificaram BLIZZARD & BOYER (1980), ao calcularem que a resistência "do solo" por eles estimada incluiu 59% do volume radicular.

Por outro lado, merece consideração a constatação da existência de estudos utilizando o modelo proposto por

GARDNER (1960), que mostram resultados conflitantes quanto a importância relativa da resistência do solo e da planta ao fluxo hídrico, dentro da faixa de água disponível. Uma das causas de tais discrepâncias poderia ser proveniente do comportamento diferente, quanto aos fluxos hídricos, das várias espécies vegetais utilizadas naqueles estudos, ou seja, milho, trigo, sorgo, algodão, trevo, soja e *Lolium multiflorum*. Outro fato que poderia ser responsabilizado pelas diferenças encontradas seria o emprego de condições ambientais diversas, com estudos conduzidos no campo, em casa de vegetação, em "ri^zotron" e em câmara de crescimento. Disso resultaram diferen^{tes} graus de controle sobre as variáveis do ambiente que afetam o fluxo hídrico e valores bastante diferenciados dos parâmetros que expressam essas variáveis, além de tipos de solo diferentes.

Outros fatores que podem ter levado a conclusões diferentes decorrem dessas próprias condições e das aproximações adotadas nos modelos, nem sempre atendidas. Por exemplo, ZUR *et al.* (1982) determinaram valores de resistência do solo ao fluxo hídrico por diferença entre a resistência total (planta + solo) e a da planta, considerando esta constante para determinada faixa de densidade de fluxo. Isso levou-os a observarem que, enquanto o uso do modelo proposto por GARDNER (1960) resultou em valores desprezíveis de resistência do solo (R_s) em toda faixa de água disponível, os cálculos dentro do critério por eles adotado, de resistência constante da planta (R_p) em certa faixa de valores de taxa de fluxo, mostraram dados de R_s superiores aos de R_p , a partir de potenciais da água do solo iguais a -1,09 MPa e -1,74 MPa, em dois

experimentos com soja. Para aqueles autores, essa diferença nos cálculos pelos dois métodos seria justificada, pelo fato de que a condutividade hidráulica do solo na camada adjacente à raiz é várias ordens de grandeza superior à daquela da massa do solo utilizada no modelo de estimativa, devido à variabilidade das propriedades físicas do solo.

As discrepâncias podem ser explicadas, então, em termos de uma resistência adicional devido ao contacto entre o solo e a superfície radicular. Isso foi proposto por HANSEN (1974a) para explicar certas incoerências obtidas em seus resultados, embora os valores encontrados pelo citado autor para esta resistência fossem desprezíveis em relação aos da resistência da planta. HERKELRATH *et al.* (1977b) propuseram um modelo que leva em conta a superfície de contacto entre o solo e a raiz. Entretanto, a não consideração dos efeitos de pêlos radiculares, das substâncias orgânicas na superfície radicular, do transporte de água na fase de vapor no solo, do arranjo das raízes dentro dos poros e de outros fatores sobre essa resistência, torna o seu modelo parcialmente especulativo. Outros fatos também podem ser motivadores das discrepâncias encontradas nos resultados dos dois grupos de trabalhos, como a dificuldade de estabelecerem-se condições de equilíbrio dinâmico durante as medidas, conforme explicaram JONES *et al.* (1982), e os diferentes tipos de solo, como afirmam ZUR *et al.* (1982) ao concluírem que as altas resistências do solo que obtiveram eram decorrentes do tipo arenoso utilizado.

Verifica-se que os trabalhos encontrados na li

temperatura sobre resistência ao fluxo hídrico no solo e na planta não fornecem resultados conclusivos sobre a importância relativa das mesmas, na faixa de potenciais da água correspondentes à água disponível do solo, e não dão subsídios suficientes para validar ou não a observação do presente estudo quanto à resistência desprezível do solo em relação à da planta. Entretanto, considerou-se válido concluir, em função da discussão anterior, que, nas condições deste experimento, a resistência da planta foi a que exerceu influência predominante sobre a magnitude do fluxo hídrico no SSPA.

A menos que as duas variedades utilizadas se tenham comportado diferentemente quanto aos possíveis distúrbios na interface solo-raiz, fato que necessita de estudos e que poderia modificar a conclusão adotada acima sobre a importância relativa das resistências do solo e da planta, é razoável supor que as causas das diferenças das respostas das plantas de ambas as cultivares às variações do potencial da água do solo devem ser procuradas nas próprias plantas, já que as condições ambientais e de solo, bem como o método empregado, foram idênticos para as duas variedades.

Determinações de resistências ao fluxo hídrico em segmentos da via de fluxo de água das variedades utilizadas, ou de outras de cafeeiros, são desejáveis, no sentido de obterem-se maiores subsídios aos estudos básicos de transporte hídrico no SSPA e de auxiliarem na explicação de comportamentos diferenciados de genótipos do gênero *Coffea* em relação aos estresses de água.

É admissível que a resistência ao fluxo hídrico na fase gasosa seja desprezível em relação à da fase líquida, na faixa de valores de potenciais da água correspondentes à água disponível no solo, como sugerem LEVITT (1966) e LEOPOLD & KRIEDEMANN (1975). As resistências estomáticas à difusão de vapor encontradas naquela faixa de umidade são, como demonstram os resultados deste trabalho, de magnitude muito inferior à R_p . Por outro lado, estudos em diversas espécies sugerem que a raiz é o órgão onde se situa a maior resistência ao fluxo hídrico dentro da planta (KRAMER, 1938; BOYER, 1971; STOKER & WEATHERLEY, 1971; TAYLOR & KLEPPER, 1975; REICOSKY & RITCHIE, 1976; BRUNINI, 1979). Contudo, em plantas de girassol, BOYER (1974) concluiu que a resistência protoplasmática das folhas é a mais importante, a pequenas taxas de fluxo. O sítio de maior resistência ao fluxo dentro da raiz não é exatamente conhecido. BOYER (1971) encontrou resistências idênticas na região do córtex e dos tecidos vasculares, em girassol e feijoeiro. NEWMAN (1972, apud REICOSKY & RITCHIE, 1976), sugeriu que a maior resistência na raiz se localiza na endoderme, hipótese apoiada por BURCH (1979). TAYLOR & KLEPPER (1978) afirmaram que, provavelmente, a resistência radicular ao fluxo radial de água esteja distribuída ao longo do raio da raiz, ao invés de concentrada numa camada de células, como a epiderme e a endoderme.

Comportamento diferente das duas variedades quanto a distúrbios na interface solo-raiz poderiam ser responsáveis pelas respostas diferentes de ambas as cultivares em relação às variações de déficit hídrico no solo, embora is-

so não invalidasse a conclusão de que as causas dessas diferenças residam nas plantas. Por outro lado, os resultados mostrados nas figuras 16, 17 e 18 mostram uma diferença nítida entre as duas variedades quanto à variação da resistência da planta ao fluxo hídrico, com as alterações do estado de energia da água no sistema solo-planta.

Antes de uma conclusão sobre o significado dessa diferença, é necessário que se considerem outros aspectos das medidas de resistência ao fluxo hídrico em plantas, os quais, além de poderem contribuir para os erros nessas medidas, em adição a outras formas de erros ligadas à determinação de potenciais da água e da taxa de transpiração, são importantes na definição do significado dos valores de R_p e sua aplicação em estudos futuros nessa área.

Os resultados dos estudos sobre resistências ao fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera têm sido confusos e muitas vezes conflitantes, como demonstra a revisão da literatura. Nem todas as discrepâncias podem ser explicadas pelos erros originários das fontes discutidas até esse momento, levando alguns autores a buscarem explicações nos erros induzidos pelo emprego da analogia entre o transporte hídrico no SSPA e o transporte de cargas num circuito elétrico.

RICHTER (1973) criticou o uso generalizado da densidade de fluxo com base em área foliar, ao invés do fluxo hídrico, nas estimativas da resistência da planta. Segundo aquele autor, além de representar uma deturpação das idéias

originais de HUBER (1928) e VAN DEN HONERT (1948), a utilização do conceito de resistência ao fluxo hídrico naquelas bases é inadequada, porque as folhas representam apenas uma parcela da resistência imposta ao longo do caminho do fluxo, e porque os valores assim obtidos não se tornam comparáveis com plantas em fases de crescimento diferentes. Foi considerando esse aspecto que se procurou a uniformização das plantas quanto ao desenvolvimento. Embora neste estudo uma planta de Cactuai estivesse com área foliar bastante inferior às demais, ela foi pouco utilizada e quando o foi (símbolos assinalados nas figuras 17, 18 e 19), os resultados obtidos não discrepavam dos demais. Além disso, as resistências foram calculadas com base no fluxo total, ao invés de densidade de fluxo.

Um dos pontos conflitantes no uso da analogia com a lei de Ohm para cálculos de resistência ao fluxo hídrico no SSPA é o tipo de relação verificada entre a força motora e a taxa de fluxo. A observação de uma resistência constante com a variação do fluxo hídrico, dentro de uma certa amplitude de valores, viria facilitar seu emprego em modelos de descrição do transporte de água no SSPA. Entretanto, estudos dessa relação mostram resultados discrepantes quanto à alteração da resistência da planta com a variação do fluxo hídrico, conforme mostra o quadro 1 (capítulo 2).

A comparação dos resultados daqueles estudos torna-se difícil, pelas diferenças de tipo e de grau de desenvolvimento das plantas, do meio de suprimento hídrico, das densidades de fluxo hídrico e das condições ambientais utilizadas nos diversos experimentos. Entretanto, evidências en-

contradas nesses trabalhos e noutros que tratam da variação da resistência radicular com o fluxo hídrico (STOKER e WEA-THERLEY, 1970), levaram vários autores a admitirem a não-linearidade da relação entre o fluxo hídrico e a diferença de potencial da água na planta. Supondo a raiz como responsável pelo principal fator causal dessa não-linearidade, alguns autores afirmaram que tal fato poderia ser explicado considerando-se o acoplamento dos transportes hídrico e iônico na planta (GARDNER, 1970; MILLAR *et al.*, 1971). DALTON *et al.* (1975) e FISCUS & KRAMER (1975) desenvolveram tratamentos físico-matemáticos similares, sobre o acoplamento entre aqueles fluxos, os quais suportam teoricamente a relação não-linear entre o fluxo hídrico e a força motora ($\Delta\psi$), em órgãos com membranas celulares atuantes no transporte hídrico e iônico, como as raízes.

Com base naqueles tratamentos, FISCUS & KRAMER (1975) sugeriram que uma aplicação muito estrita da lei de Ohm ao fluxo de água na planta poderia trazer resultados confusos. Os desvios maiores devem ocorrer a baixas taxas de fluxo, onde o movimento da água nas raízes seria predominantemente osmótico. Devido a problemas ligados a seletividade de membranas, os autores afirmam que é possível encontrar casos extremos de valores negativos de declividade da curva fluxo-força motriz a baixas taxas de fluxos, isto é, acréscimos no fluxo acompanhados por decréscimos na diferença de potencial total da água.

BOYER (1974), trabalhando com girassol, observou que a resistência da planta a baixas taxas de fluxo hídri

co foi cerca de 30 vezes maior do que à altas taxas de fluxo, sendo as folhas responsáveis pela maior parte dessa alteração. Verificou que a maior resistência era devida aos protoplastos foliares, levando-o a lançar a hipótese da existência de caminhos diferentes para o transporte de água na planta. A taxas elevadas de fluxo hídrico, prevaleceria o caminho apoplástico, enquanto a taxas reduzidas de fluxo o transporte ocorreria preferencialmente pela via simplástica. Aquele autor concluiu, então, que as variações aparentes da resistência da planta às modificações do fluxo hídrico poderiam ser atribuídas às alterações da contribuição relativa das vias protoplasmática (simplástica) e não-protoplasmática (apoplástica) ao transporte de água na folha. A baixas taxas de fluxo, o uso da medida da taxa de transpiração como representação do fluxo hídrico total no SSPA pode levar a erros de estimativa da resistência da planta, pelo fato de não se considerar o fluxo usado no crescimento.

NULSEN & THURTELL (1978) sugeriram que a não-linearidade observada na relação entre o gradiente de potencial da água e a taxa de transpiração, poderia ser devida às variações do potencial osmótico nas membranas das células radiculares, por acúmulo de sais na superfície da raiz ou no espaço livre do córtex. NULSEN & THURTELL (1980) complementaram essas observações, demonstrando a possibilidade de acúmulo de solutos no córtex da raiz, o qual alteraria o gradiente de potencial que estabelece o fluxo de água e invalidaria os cálculos que usam a analogia com a lei de Ohm, nos quais se assume que ψ_s é o potencial da água efetivo na interface solo-raiz.

No presente estudo foram obtidas relações lineares entre a diferença de potencial da água da folha e da superfície da raiz para a cultivar Catuai, em diversas faixas de valores de potencial da água do solo, enquanto que na cultivar Robusta esta linearidade foi observada para a faixa de ψ_s entre -0,03 MPa e -0,06 MPa (figura 14), indicando uma resistência da planta ao fluxo hídrico aproximadamente constante em cada faixa, mas diferente nas diversas faixas de potencial da água no solo. Como a variação da taxa de fluxo hídrico foi obtida pelo secamento do solo, portanto pela variação de ψ_s , em condições aproximadamente constantes de demanda atmosférica, é possível concluir que a resistência da planta ao fluxo hídrico variou com as alterações da taxa de fluxo nas duas variedades.

A forma pela qual foi obtida a variação da taxa de fluxo neste trabalho difere daquela utilizada por BOYER (1974), que manteve alto potencial da água no solo com variação da demanda atmosférica, ou daquela utilizada por BRUNINI (1979), com variação tanto de ψ_s como da demanda atmosférica. Os experimentos aqui relatados foram conduzidos dentro de certas faixas de valores de $\Delta\psi$ e de taxa de transpiração, não permitindo verificar se ocorreram diferenças de potencial da água estatisticamente nulas em taxa de transpiração zero, indicativas de erros de medida ou decorrentes da não consideração do fluxo utilizado para crescimento. Entretanto, os erros devidos a não consideração do fluxo para crescimento, que podem ter ocorrido a potenciais da água na folha elevados, provavelmente foram desprezíveis, pois BRUNINI (1981) determinou que sua magnitude, em plantas jovens de cafeeiro da cultivar

lcatu, crescendo em condições ambientais próximas daquelas do presente experimento, foi em média igual a $0,0078 \text{ g.dm}^{-2}.\text{h}^{-1}$, com um desvio padrão de 0,00018.

Os erros motivados pela falta de relação estreita entre a diferença de potencial da água e a taxa de transpiração a baixas taxas de fluxo hídrico, causada pelo acoplamento de transporte de água e íons (FISCUS & KRAMER, 1975), ou pelo acúmulo de solutos na raiz (NULSEN & THURTELL, 1978, 1980), não podem ser avaliados nas condições em que se desenvolveu o presente experimento. O mesmo acontece com possíveis artifícios introduzidos pelo não estabelecimento de condições exatas de equilíbrio dinâmico, embora tenham sido tomadas precauções nesse sentido, através do monitoramento da variação da resistência estomática à difusão de vapor e da taxa instantânea de transpiração medidas com o porômetro.

Na análise das diferenças encontradas na variação de resistência da planta ao fluxo de água com o aumento do déficit hídrico entre as duas cultivares, é importante considerar que, além dos erros de medida da taxa de transpiração, do potencial da água no solo e na folha, e da estimativa de potencial da água na superfície da raiz, outros podem estar presentes no cálculo da resistência da planta ao fluxo hídrico. Tais erros, de origem conceitual ou provenientes da falta de exato conhecimento das relações entre o fluxo hídrico e o estado de energia da água no sistema solo-planta-atmosfera, são difíceis de serem quantificados, o que não permite avaliar em que grau eles contribuíram para acentuar ou diminuir as reais diferenças das variações da resistência da planta

ao fluxo de água das duas cultivares, durante a progressão do déficit hídrico.

Conquanto se considerem essas ressalvas, os resultados deste trabalho conduziram a algumas indicações do comportamento diferenciado entre as cultivar Catuai e Robusta, embora estudos mais completos sejam necessários para chegar-se a conclusões definitivas sobre as respostas intervarietais às condições variáveis de disponibilidade de água para as plantas. Os dados envolvendo resistência da planta ao fluxo hídrico terão seu significado melhor estabelecido, em relação à resistência dos cultivares ao estresse hídrico, quando os erros de medida e os de origem conceitual puderem ser melhor conhecidos e controlados e quando forem realizados experimentos com essas variedades, nos quais as condições ambientais e de crescimento das plantas forem mais amplas do que as observadas neste trabalho. Ressalte-se, também, que sob o ponto de vista agrônomo, são necessárias informações adicionais relativas aos efeitos do estresse hídrico sobre os processos metabólicos que afetam o crescimento e, em última análise, a produtividade, para que, em conjunto com dados dos tipos observados no presente estudo, se caracterize a resistência varietal às condições adversas de disponibilidade hídrica.

8. RECUPERAÇÃO DAS PLANTAS APÓS ESTRESSE HÍDRICO

Dentre os processos biofísicos e bioquímicos influenciados pela diminuição do potencial da água da folha, o alongamento celular é um dos primeiros a ser afetado. Tal processo é inicialmente reduzido e depois até inibido quando o estado de energia da água atinge determinado valor, conduzindo a uma paralização do crescimento vegetal. Durante a variação diária do potencial na água da folha, este pode atingir valores inferiores aquele inibitório do crescimento, o que também pode acontecer em períodos mais extensos de estresse hídrico, após o qual o crescimento somente é retomado quando o potencial água na folha atinge valores acima daquele inibitório. Portanto, a retomada do crescimento dependerá, em parte, da rapidez com que a planta recupera a turgescência (NULSEN & THURTELL, 1978).

Visando a verificar o comportamento das variedades Catuaí e Robusta quanto a esse aspecto, foram determinadas as variações do potencial da água com o tempo, após a re-hidratação das plantas submetidas anteriormente a diferentes graus de estresse hídrico. As figuras 19 e 20 mostram as curvas de recuperação do potencial da água da folha e do solo, para diversas plantas, sendo que para ψ_s são apresentadas as curvas de variação das duas plantas sob maior déficit hídrico.

Foi observado que a planta número 03 da cultivar Catuaí e número 01 de Robusta, que estavam submetidas a um estresse hídrico severíssimo, no início da re-hidratação (potenciais da água na folha abaixo de -4,0 MPa), apresentaram recuperação do potencial total da água na folha amostra-

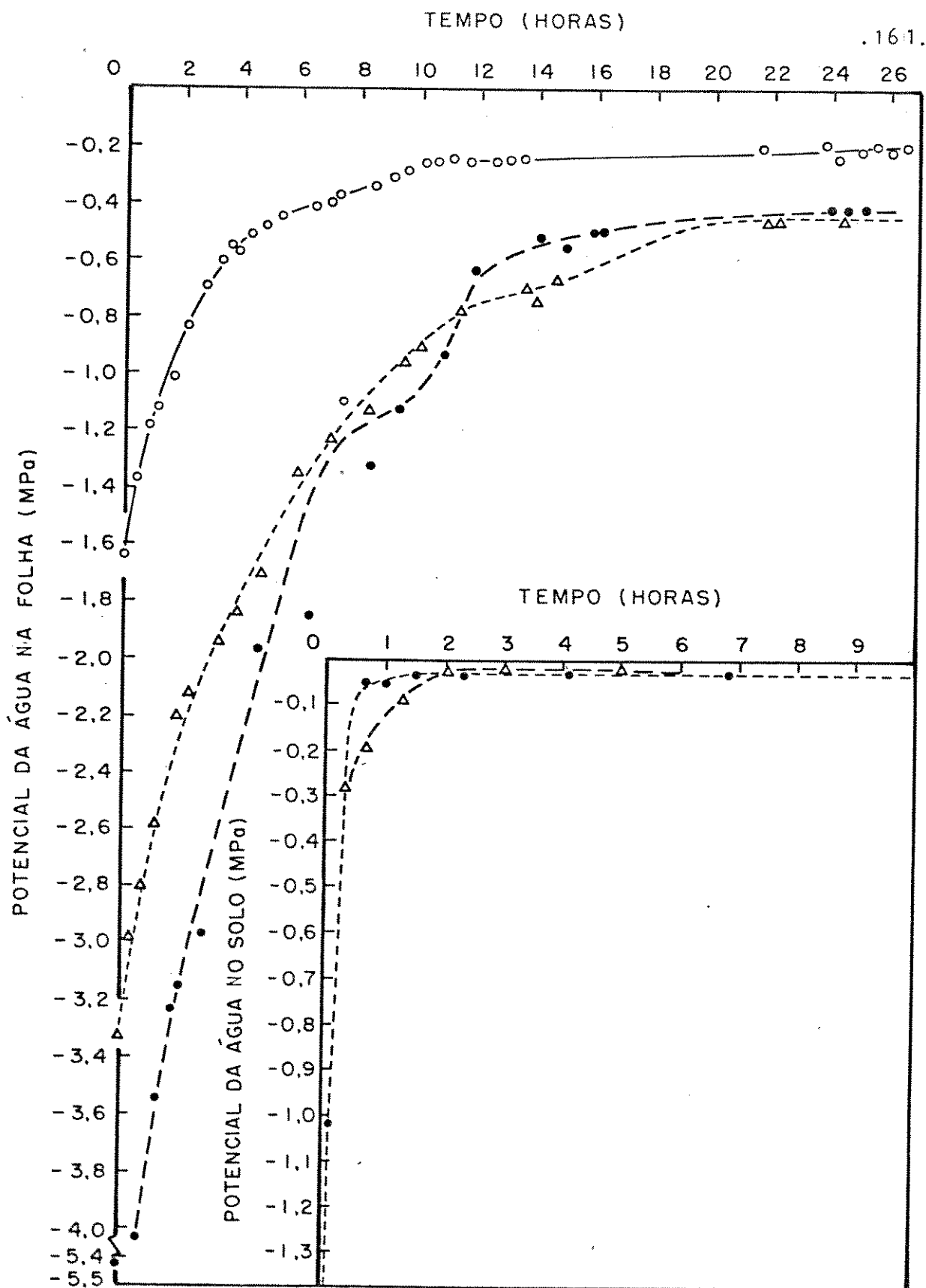


FIGURA 19. Curvas de recuperação dos potenciais da água na folha e no solo na cultivar Catuaí de *Coffea arabica*, após fornecimento de água às raízes de plantas com diferentes graus de estresse hídrico. Cada curva, com o respectivo símbolo, representa uma planta.

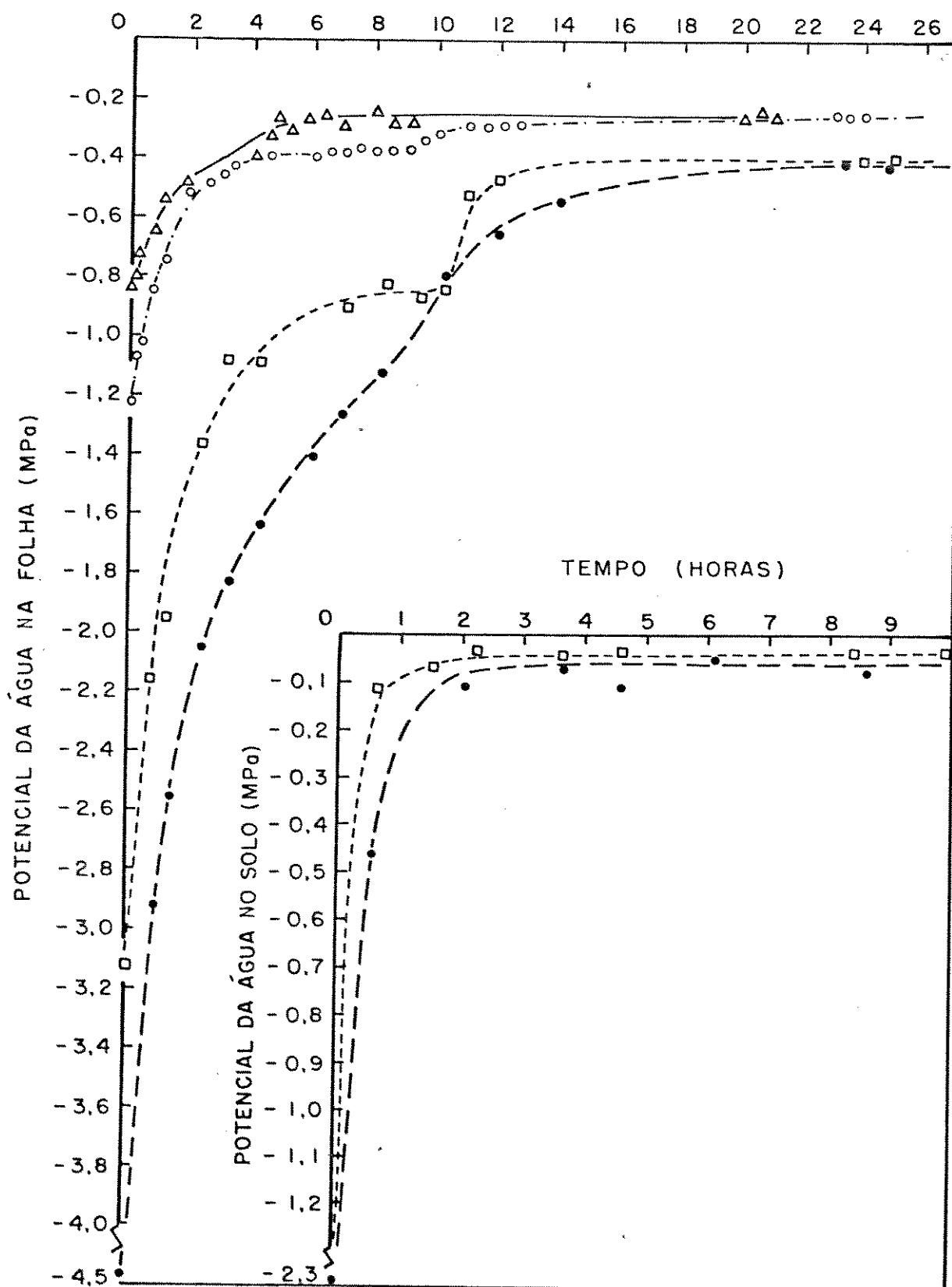


FIGURA 20. Curvas de recuperação dos potenciais da água na folha e no solo na cultivar Robusta de *Coffea canephora*, após fornecimento de água às raízes de plantas com diferentes graus de estresse hídrico. Cada curva, com o respectivo símbolo, representa uma planta.

da, tendo-se visualizado também, a recuperação da turgescência de todas as folhas. Entretanto, a partir do dia seguinte à recuperação, ambas as plantas mostraram uma queda acentuada das folhas, que se prolongou por vários dias e reduziu a área foliar a níveis mostrados no quadro 5 (Capítulo IV).

Com exceção da planta de Robusta com o potencial da água na folha inicial acima de $-1,0$ MPa, é possível observar um padrão idêntico de recuperação entre todas as plantas, representado por uma fase inicial de alta taxa de variação do potencial da água, a qual termina com estabelecimento de um primeiro patamar nas figuras 19 e 20, representativo de uma taxa muito pequena de variação de ψ_F . Uma outra fase é iniciada a seguir, novamente com um rápido aumento do potencial da água, seguido de um segundo patamar representativo de valores praticamente constantes de ψ_F .

Esse padrão de recuperação do potencial da água da folha, chamado de *bifásico*, foi observado em girassol, soja e feijoeiro (BOYER, 1971), em milho (NULSEN & THURTELL, 1978) e em plantas jovens de cafeeiro do cultivar Catuai (BRUNINI, 1981). A inexistência desse padrão bifásico, como observado para a planta da cultivar Robusta com potencial da água na folha no início da recuperação igual a $-0,84$ MPa, também foi constatada por BOYER (1971) e NULSEN & THURTELL (1978), para plantas das espécies por eles estudadas, com potencial da água da folha inicialmente a valores superiores a $-1,0$ MPa.

Os dados obtidos mostram que as cultivares de cafeeiros utilizadas sofreram uma recuperação do potencial da

água na folha mais lenta do que as espécies estudadas por BOYER (1971) e por NULSEN & THURTELL (1978), fato já observado por BRUNINI (1981) para a cultivar Catuaí. Entre as duas cultivares estudadas neste experimento não foram observadas diferenças fundamentais de comportamento quanto ao tempo exigido para cada fase completar-se. O tempo necessário para as plantas sob estresse severo ou severíssimo atingirem a recuperação completa variou entre 10 a 18 horas, dependendo do grau inicial de déficit hídrico e, mesmo para potenciais da água da folha comparáveis aqueles obtidos por BOYER (1971) e NULSEN & THURTELL (1978), o tempo foi cerca de 3 vezes maior nas plantas de cafeeiro.

A raiz tem sido indicada como o órgão responsável pela existência do padrão bifásico, pois a recuperação de plantas com sistema radicular excisado e com o caule colocado diretamente em água, não tem permitido visualizar o patamar intermediário das curvas (NULSEN & THURTELL, 1978; BRUNINI, 1981).

BOYER (1971) afirmou que o comportamento diferente das plantas de uma espécie na recuperação da turgescência a partir de graus diferentes de estresse hídrico, indica existir uma resistência não linear ao transporte hídrico em algum ponto dentro da planta, quando ela se recupera de um déficit hídrico severo.

O mecanismo responsável pelo padrão bifásico na recuperação da turgescência não é exatamente conhecido, existindo hipóteses para explicá-lo. NULSEN & THURTELL (1978, 1980) sugeriram que os períodos de fluxo zero, durante a

recuperação de plantas sob alto estresse hídrico, seria devido ao decréscimo do potencial osmótico da solução externa ao plasmalema das células corticais. Segundo aqueles autores, quando aumentasse o déficit hídrico, o transporte iônico ativo através do plasmalema seria inibido, causando acúmulo de sais dentro do espaço livre da raiz. Quando a planta fosse irrigada, o potencial da água do solo aumentasse e a solução em torno e dentro da raiz fosse diluída, a água entraria passivamente no cilindro central devido ao gradiente de potencial, mas em consequência desse fluxo de massa, o acúmulo salino seria retomado. Somente quando o transporte iônico para o cilindro central fosse restabelecido, o gradiente de potencial da água para o transporte hídrico também seria restabelecido, fluindo a água para as folhas e aumentando ψ_F .

NULSEN & THURTELL (1980) confirmaram a possibilidade da existência do acúmulo de solutos no cortex da raiz de plantas de milho. A ocorrência desse fenômeno e sua intensidade em cafeeiros ainda não foi estudada.

Outras hipóteses podem ser verificadas, sobre a ocorrência do padrão bifásico de recuperação. Além do acúmulo de sais, poderia haver um aumento da resistência na interface solo-raiz, devido à formação de uma camada mais seca adjacente à raiz, após a fase inicial de recuperação rápida de ψ_F . Embora essa hipótese pareça improvável, pelo fato de o solo ser umidecido até próximo da saturação, tendo, portanto, condutividade hidráulica alta, ela pode ser testada em experimentos de recuperação com sistemas radiculares imersos diretamente em água.

Uma outra hipótese a ser levada em conta é a de que o padrão bifásico seria decorrente da existência de caminhos diferentes de fluxo hídrico nos tecidos da planta, como a via apoplástica e a via simplástica. A taxa de recuperação seria resultado da ocorrência simultânea desses fluxos, mas com predominância de um ou de outro em cada fase. Na fase inicial, onde o fluxo ocorre em função de um gradiente hidrostático, predominaria a via apoplástica nas folhas e, na segunda fase, predominaria a via simplástica. Tal hipótese não explica, à primeira vista, a existência do primeiro patamar das curvas de recuperação e a influência da raiz como fator causal, e sua validade só poderá ser confirmada através do conhecimento das relações entre os componentes do potencial e do volume de água dos tecidos envolvidos, além do conhecimento exato das vias de transporte de água nos vegetais, pois, segundo TYREE *et al.* (1981), nenhum modelo existente permite explicar o papel das vias simplásticas e apoplásticas desse transporte em tecidos não-vasculares.

V. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos neste trabalho mostraram a aplicabilidade, em cafeeiros, do método empregado nos estudos sobre transporte hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, em condições ambientais controladas. Tal método pode tornar-se mais útil se ajustes forem realizados para minimizar os erros decorrentes das aproximações contidas nos modelos de estimativa do potencial da água a superfície radicular. Na estimativa das resistências do solo e da planta ao fluxo de água, além daqueles ajustes, é necessário um maior conhecimento dos processos de transporte hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, para que erros decorrentes da aplicação inadequada dos conceitos não suscitem dúvidas com relação aos valores absolutos e aos relativos, das resistências ao fluxo hídrico nos diversos segmentos da via de transporte de água no SSPA.

A resistência estomática à difusão de vapor (R_e) das plantas utilizadas neste estudo, foi variável durante o fotoperíodo. Para valores de potencial da água no solo representativos de défices hídricos não acentuados, aquela variação apresentou um determinado padrão, onde R_e diminuiu após o início do período de luz, atingindo valores mínimos e com menor variabilidade entre as diferentes folhas, no intervalo de duas a oito horas de fotoperíodo. Após esse período, tanto os valores médios como a variabilidade de R_e aumentaram até o final do fotoperíodo, provavelmente em consequência de ritmos

endógenos dos estômatos e também de possíveis respostas destes às variações de fatores ambientais, como o déficit de saturação de vapor d'água do ar, que geralmente atingiu valores máximos após 8 horas de fotoperíodo.

Para valores de potencial da água na folha superiores a $-1,20$ MPa, para a cultivar Catuai de *Coffea arabica*, e $-1,00$ MPa, para a cultivar Robusta de *Coffea canephora*, R_e variou entre $3,0$ a $8,0 \text{ s.cm}^{-1}$, não parecendo ser afetada significativamente pela diminuição do estado de energia da água na folha. Para valores de ψ_F inferiores aos citados acima, o drástico aumento de R_e com a diminuição do potencial da água na folha indicou um efeito do estado de energia da água sobre o comportamento estomático.

Para as duas cultivares foram observadas diferenças desprezíveis entre os potenciais da água no solo e na superfície radicular, em relação àquelas encontradas entre os potenciais da água na folha e na superfície das raízes. A densidade de fluxo transpiratório, considerada como representativa da magnitude do fluxo hídrico através do sistema solo-planta-atmosfera, diminuiu com a redução do potencial da água, sendo que este efeito foi mais evidente no cultivar Robusta.

As estimativas de resistência do solo (R_s) e da planta (R_p) ao fluxo hídrico mostraram que, na faixa observada de valores de energia livre da água no solo, a magnitude de R_p foi superior a R_s por diversas ordens de grandeza. A resistência da planta ao transporte de água aumentou com a diminuição do fluxo hídrico e com a redução do potencial da água no SSPA. No intervalo de valores de potenciais da água compreendidos entre $-0,03$ MPa e $-1,90$ MPa, para a cultivar Ca-

tuai, e entre -0,03 MPa e -1,70 MPa, para a cultivar Robusta, R_p cresceu de 0,10 a 0,36 MPa.h.g⁻¹ para a primeira cultivar e de 0,12 a 4,40 MPa.h.g⁻¹ para a segunda.

Embora indicativa de diferença do comportamento das duas cultivares, o exato significado quantitativo das diferenças dos valores de R_p encontrados para ambas somente poderá ser estabelecido, quando maiores conhecimentos sobre o processo de transporte de água no SSPA permitirem eliminar dúvidas quanto à aplicação de modelos e de conceitos físicos no estudo do processo. Para uma caracterização mais definida de cada cultivar, e das diferenças entre ambas em relação às respostas aos estresses hídricos, é necessário estender os experimentos aqui desenvolvidos a condições ambientais diversificadas e à plantas em vários estádios de crescimento, além do desenvolvimento de estudos dos efeitos de défices hídricos sobre processos metabólicos associados ao crescimento dessas cultivares.

As cultivares estudadas não mostraram diferenças de comportamento quanto à recuperação da turgescência, medida pelo aumento, no tempo, do potencial da água na folha (ψ_F) após o fornecimento de água às raízes das plantas submetidas a diferentes graus de estresse hídrico. O tempo de recuperação até atingir um valor final constante de ψ_F , variou com o potencial da água na folha no momento da irrigação. O tempo para a recuperação da turgescência nas duas espécies de cafeeiros estudadas foi maior do que aquele encontrado, na literatura para plantas herbáceas, se considerados graus similares de estresse hídrico no momento da irrigação. Para po-

tenciais da água da folha inferiores a -1,0 MPa, verificou-se um padrão bifásico de recuperação, com uma fase inicial de aumento rápido de ψ_F , finalizada por um período de fluxo hídrico zero. A segunda fase apresentou um novo período de aumento rápido de ψ_F , seguido de um período de estabilização do potencial da água na folha, indicando o final da recuperação. As causas desse padrão bifásico não são exatamente conhecidas, sendo aventadas hipóteses sobre as mesmas, como: acúmulo de sais em torno da raiz durante o secamento e posteriormente durante a re-hidratação, alterando o gradiente da água responsável pelo fluxo hídrico; aumento da resistência na interface solo-raiz durante a fase inicial da recuperação; existência de duas vias de fluxo hídrico durante a re-hidratação, cada uma predominando em determinada fase em relação à outra.

VI. RESUMO

Plantas jovens de *Coffea arabica* L. cv. Catuaí e de *Coffea canephora* cv. Robusta, crescendo em vasos, foram submetidas a défices hídricos crescentes, por secamento progressivo do solo. Durante dois ciclos de secamento foram feitas medidas de potencial da água do solo e da folha, pelo uso de higrômetros de par termoeletrico, de resistência estomática à difusão de vapor, com porômetro de difusão gasosa em equilíbrio dinâmico, e de taxa de transpiração, através da pesagem dos vasos. Foram estimados os potenciais da água na superfície da raiz, utilizando-se o modelo proposto por GARDNER (1960) e as resistências do solo e da planta ao fluxo hídrico, empregando a analogia da lei de Ohm para o transporte de água no sistema solo-planta-atmosfera. As determinações foram realizadas numa câmara de crescimento, com fotoperíodo de 12 horas, temperatura do ar durante as medidas de $25,5 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$, e densidade de fluxo energético no topo das plantas de 250 W.m^{-2} .

A resistência estomática à difusão de vapor (R_e) variou durante o fotoperíodo, mostrando determinado padrão a défices hídricos no solo pequenos e moderados, com diminuição de R_e até 8 horas após o início do período luminoso. A menor variabilidade nos valores de R_e entre folhas ocorreram no período de duas a oito horas de luz. A valores de potencial da água da folha (ψ_F) superiores a $-1,20 \text{ MPa}$ para Catuaí e $-1,00 \text{ MPa}$ para Robusta, a resistência estomática oscilou entre $3,0$ a $8,0 \text{ s.cm}^{-1}$, não parecendo ser afetada por variações de ψ_F .

A valores de ψ_F inferiores aos citados, R_e aumentou drasticamente, indicando um possível efeito do estado de energia da água da folha sobre o comportamento estomático.

As diferenças estimadas entre o potencial da água do solo (ψ_S) e de superfície da raiz (ψ_{SR}) foram desprezíveis em relação aquelas obtidas entre os potenciais da água da folha e da superfície radicular, na faixa de valores de ψ_S correspondentes à água disponível no solo. Foi verificado que a resistência da planta ao fluxo hídrico (R_p) foi sempre superior à do solo (R_S) por várias ordens de grandeza. Os valores de R_p variaram com as alterações do estado de energia da água e do fluxo hídrico no sistema solo-planta-atmosfera, a cultivar Robusta mostrando maiores valores do que a cultivar Catuai. São discutidas as possíveis fontes de erro na estimativa de ψ_{SR} , de R_S e de R_p . Concluiu-se que as respostas foram diferentes nas duas cultivares em relação ao déficit hídrico, mas o exato significado das diferenças entre ambas, tanto sob o aspecto quantitativo dos resultados, como sob o aspecto de uma definição das respostas intervarietais ao estresse hídrico, somente poderá ser encontrado se estudos adicionais, envolvendo condições mais amplas de fatores ambientais e de crescimento das plantas, forem realizados.

As observações da recuperação da turgescência da folha, medida pelo acréscimo dos valores de ψ_F após a irrigação dos vasos, com plantas sob diferentes estresses hídricos, mostraram um padrão bifásico de recuperação, para plantas com potencial da água da folha inferiores a -1,0 MPa no momento da irrigação. O tempo para atingir o final da recuperação

foi tanto maior quanto maior foi o déficit hídrico ao qual a planta estava submetida, não se constatando diferenças acen-
tuadas entre as duas cultivares com relação ao tempo para re-
cuperação, quando o déficit de água era aproximadamente igual
em ambas. São discutidas possíveis hipóteses sobre as causas
do padrão bifásico de recuperação.

VII. SUMMARY

Young plants of *Coffea arabica* cv. Catuai and *Coffea canephora* cv. Robusta growing in pots, were water stressed by progressive soil water withdrawal. Simultaneous measurements of soil and water potentials, stomatal diffusive resistance and transpiration rate were made during soil drying, by using, respectively, dewpoint thermocouple hygrometers, steady-state parameter and balances. Water potential differences between the bulk soil and the root surface were estimated by GARDNER's model (1960) and the soil and plant resistances to water flow were calculated by an Ohm's law analogous equation. The experiments were carried out in a growth chamber in which the following conditions prevailed during measurement periods: photoperiod of 12 hours, air temperature of $25.5 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$, energy flux density at plant top of 250 W.m^{-2} .

Under low and moderate soil-water deficits, the stomatal diffusive resistance (R_e) showed a variation pattern during the photoperiod, in which until about 8 hours of illumination decreasing values of R_e were found and from that time on increasing values were obtained. When leaf water potential (ψ_F) values were higher than -1.20 MPa for Catuai and higher than -1.0 MPa for Robusta, stomatal diffusive resistance values oscillated in the range of 3.0 to 8.0 s.cm^{-1} , not being affected apparently by ψ_F variations. For values of ψ_F lower than those above cited, values of R_e

increased sharply, indicating a probable effect of leaf water status.

The estimated values of water potential differences between the bulk soil and the root surface (ψ_{SR}) were negligible as compared to water potential difference between the root surface and the leaf. The plant resistance to water flow (R_p) was higher than the soil resistance (R_s) in the soil water potential values corresponding to the soil available water. The values of R_p for both cultivars increased as the water status in the soil system was reduced, the cultivar Robusta showing higher values of R_p than the cultivar Catuai. Error sources for ψ_{SR} , R_s and R_p estimates are discussed. The results indicated some different response of each cultivar when submitted to water deficits. However, the exact significance of these differences in terms of plant resistance may be conclusively defined only when additional experiments are performed, including more wide range of environmental and plant development conditions than used here.

Observations of leaf turgor recovery, measured by the increase in the leaf water potential with time after soil rewatering, showed no significant differences between the two cultivars. Plants with leaf water potential lower than -1.0 MPa before irrigation showed a biphasic pattern of recovery and the possible causes for this are discussed.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- ACKERSON, R.C. 1981. Osmoregulation in cotton in response to water stress. II. Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. *Plant Physiol.* 67:489-93.
- _____.; KRIEG, D.R.; SUNG, F.J.M. 1980. Leaf conductance and osmoregulation of field grown sorghum genotypes. *Crop Sci.* 20:10-4.
- ANDREWS, R.E. & NEWMAN, E.I. 1969. Resistance to water flow in soil and plant. *New Phytol.* 68:1051-8.
- ALVIM, P.T., 1968. Some factors to be considered in diagnosing moisture deficiency by stomatal opening. *Ciênc. Cult.* 20: 726-31.
- _____. & HAVIS, J.R. 1954. An improved infiltration series for studying stomatal openings as illustrated with coffee. *Plant Physiol.* 29:97-8.
- ASTON, M.J. 1976. Variation of stomatal diffusive resistance with ambient humidity in sunflower (*Helianthus annuus*). *Aust. J. Plant Physiol.* 3:489-01.
- BARRS, H.D. 1970. Controlled environment studies of the effects of variable atmospheric water stress on photosynthesis, transpiration and water status of *Zea mays* L. and other species. In: SLATYER, R.O. (ed.). *Plant response to climate factors*. Proceedings of the Uppsala Symposium, Paris, p. 249-58.

- BECK, W.A. 1928. Osmotic pressure, osmotic value and suction tension. *Plant Physiol.* 3:413-40.
- BISCOE, P.V. 1972. The diffusion resistance and water status of leaves of *Beta vulgaris*. *J. exp. Bot.* 23: 930-40.
- BLACK, C.R. & SQUIRE, G.R. 1979. Effects of atmospheric saturation deficit on the stomatal conductance of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S.e H.) and groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *J. exp. Bot.* 30: 935-45.
- BLIZZARD, W.E. & BOYER, J.S. 1980. Comparative resistance of the soil and the plant to water transport. *Plant Physiol.* 66: 809- 14.
- BOYER, J. 1965. Comportement hydrique des deux grands groupes de *Coffea canephora* de Côte d'Ivoire. *Café-Cacao - Thé* 9: 263- 81.
- BOYER, J.S. 1969. Free-energy transfer in plants. *Science* 163:1219- 20.
- _____. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potential in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46:236-9.
- _____. 1971. Resistances to water transport in soybean, bean, and sunflower. *Crop Sci.* 11: 403-7. .
- _____. 1974. Water transport in plants: mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta* 117:187-207.

BRAVO, C. M. e FERNANDEZ, C.E. 1964. Respuesta de plantas jóvenes de café a la aplicación de tres niveles de humedad en un suelo e dos fertilizantes nitrogenados. *Turrialba* 14:15-23.

BROWN, K.W.; JORDAN, W.R.; THOMAS, J.C. 1976. Water stress induced alteration in the stomatal response to leaf water potential. *Physiol. Plant.* 37:1-5.

BROYER, T.C. 1947. The movement of materials into plants. I: Osmosis and the movement of water into plants. *Bot. Rev.* 13: 1-58.

BRUNINI, O. 1979. *New devices for in situ measurements of soil and root water potentials and transport of water in the soil-plant system.* Ph.D. Thesis. University of Guelph. 144 p.

1980a. Transporte de água em cafeeiros - resultados preliminares sobre transpiração e medidas "in situ" do potencial da água nas folhas e no solo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEIEIRAS, 89, Campos de Jordão, 1980. *Resumos.* IBC - GERCA. p. 239-41.

1980b. Recuperação no potencial da água em folhas de cafeeiros após um "stress" de água severo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEIEIRAS, 89, Campos de Jordão, 1980. *Resumos.* IBC - GERCA. p. 111-12.

- BRUNINI, O. 1981. Relação entre o potencial da água no solo e nas folhas e a transpiração em mudas de cafeeiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE AGROMETEOROLOGIA, II, Pelotas, 1981. *Anais* p. 125-9.
- _____ & PAES DE BARROS, M.B. 1981. Relação entre o potencial da água no solo, elementos climáticos e a resistência estomatal em cultivares de cafeeiros a pleno sol. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE AGROMETEOROLOGIA, II, Pelotas, 1981. *Anais* p. 130-3.
- _____ & THURTELL, G.W. 1981. Medidas simultâneas do potencial da água no solo e em folhas e raízes de plantas de milho (*Zea mays* L.). *Turrialba* 31:299-304.
- BUCKINGHAM, E. 1907. Studies on the movement of soil moisture. *U.S. Dept. Agr. Bur. Soils*, Bull. nº 38.
- BURCH, G.J. 1979. Soil and plant resistances to water absorption by plant root systems. *Aust. J. agric. Res.* 30:279- 92.
- CHILDS, E.C. & COLLIS-GEORGE, N. 1950. The permeability of porous materials. *Proc. R. Soc.* A.201:392-405.
- COLE, P.J & ALSTON, A.M. 1974. Effect of transient dehydration on absorption of chloride by wheat roots. *Plant and Soil* 40: 243-7.
- COWAN, I.R. 1965. Transport of water on the soil-plant-atmosphere system. *J. appl. Ecol.* 2: 221- 39.

- COWAN, I.R. 1972. Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance: observations and a model. *Planta* 104:185-219.
- CURTISS, O.F. & SCHOLFIELD, H.T. 1933. A comparison of osmotic concentration of supplying and receiving tissues and its bearing on the Münch hypothesis of the translocation mechanism. *Amer. J. Bot.* 20: 502-512.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. 1980a. Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. *Crop Sci.* 20: 307- 18.
- _____; _____; _____ 1980b. Dynamics of osmotic adjustment in rice. *Crop Sci.* 310- 14.
- DALTON, F.N.; RAATS, P.A.C. & GARDNER, W.R. 1975. Simultaneous uptake of water and solutes by plant roots. *Agron. J.* 67:334- 8.
- DAY, P.R. 1942. The moisture potential of soils. *Soil Sci.* 54: 391-400.
- DENMEAD, O.T. & MILLAR, B.D. 1976a. Field studies of the conductance of wheat leaves and transpiration. *Agron. J.* 68: 307-311.
- _____ & _____ 1976b. Water transport in wheat plants in the field. *Agron. J.* 68:297-311.
- DRAKE, B.G.; RASCHKE, K.; SALISBURY, F.B. 1970. Temperatures and transpiration resistance of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity and wind speed. *Plant Physiol.* 46: 324- 30.

EDLEFSEN, N.E. 1941. Some thermodynamic aspects of the use of soil moisture by plants. *Trans. Amer. geophys. Un.* 22: 917- 40.

_____ & ANDERSON, A.B.C. 1943. Thermodynamics of soil moisture. *Hilgardia* 15: 31-298.

FAIZ, S.M.A. & WEATHERLEY, P.E. 1977. The location of the resistance to water movement in the soil supplying the roots of transpiring plants. *New Phytol.* 78:337- 47.

FISCUS, E.L. 1972. In situ measurement of root-water potential. *Plant Physiol.* 50: 191- 3.

_____ & KRAMER, P.J. 1975. Liquid phase resistance to water flow in plants. *What's New in Plant Physiol.* 7(3): 1-4.

FISHER, N.M. & BROWNING, G. 1979. Some effects of irrigation and plant density on the water relations of high density coffee (*Coffea arabica* L.) in Kenia. *J. hort. Sci.* 54: 13-22.

FRANCO, C.M. 1938. Sobre a fisiologia dos estomas do cafeeiro *Coffea arabica* L. In: REUNIÃO SUL-AMERICANA DE BOTÂNICA, 1ª, *Anais* 3:293-302.

_____ & INFORZATTO, R. 1950. Quantidade de água transpirada pelo cafeeiro cultivado a sol. *Bragantia* 10:247- 57.

GAASTRA, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. LandbHoogesch. Wageningen* 59:1-68.

GARDNER, W. & CHATELAIN, J. 1943. Thermodynamic potential and soil moisture. *Hilgardia* 15:142- 5.

GARDNER, W.B.; GARDNER, W.H.; GARDNER, W. 1951. Thermodynamics and soil moisture. *Soil Sci.* 72: 101-5.

GARDNER, W.R. 1960 . Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.* 89:63-73.

_____ 1964. Relation of root distribution to water uptake and availability. *Agron. J.* 56: 41- 5.

_____ 1970. Internal water status and plant response in relation to the external water regime. In: SLATYER, R.O. (ed.). *Plant Response to climatic factors*. Proc. Uppsala Symp. Unesco. 221-5.

_____ & MAYHUGH, M.S. 1958. Solutions and tests of the diffusion equation for the movement of water in soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 22:197-201.

_____ & EHLIG, C.F. 1962a. Some observation on the movement of water to plant roots. *Agron. J.* 54: 453-6.

_____ & _____ 1962b. Impedance to water movement in soil and plant.. *Science* 138: 522-3.

HAILEY, J.L.; HILER, E.A.; JORDAN, W.R. e VAN BAVEL, C.H.M.

1973. Resistance to water flow in *Vigna sinensis* L.
(Endl.) at high rates of transpiration. *Crop Sci.* 13:
264- 7.

HANSEN, G.K. 1974a. Resistance to water transport in soil
and young wheat plants. *Acta Agric. scand.* 24: 37-48.

_____ 1974b. Resistance to water flow in soil and
plants, plant water status, stomatal resistance and
transpiration of italian ryegrass, as influenced by
transpiration demand and soil water depletion. *Acta Agric.
scand.* 24: 83-92.

HEATH, O.V.S. & MEIDNER, H. 1957. Effects of carbon dioxide
and temperature on stomata of *Allium cepa* L. *Nature*
180:181-2.

_____ & ORCHARD, B. 1957. Midday closure of stomata.
Nature. 180:180- 1.

HENDRICKSON, A.H. & VIEHMEYER, J.F. 1945. Permanent wilting
percentage of soils obtained from field and laboratory
trials. *Plant Physiol.* 20: 517-39.

HERKELRATH, W.N.; MILLER, E.E.; GARDNER, W.R. 1977a. Water
uptake by plants: I. Divided root experiments. *Soil Sci.
Soc. Am. J.* 41: 1033- 8.

_____ ; _____ ; _____ 1977b. Water
uptake by plants: II. The root contact model. *Soil Sci.
Soc. Am. J.* 41: 1039- 42.

- HOFSTRA, G. & HESKETH, J.D. 1969. The effect of temperature on stomatal aperture in different species. *Can. J. Bot.* 47:1307- 10.
- IKE, I.F. 1982. Effect of water deficits on transpiration, photosynthesis and leaf conductance in cassava. *Physiol. Plant.* 55: 411- 14.
- _____ ; THURTELL, G.W.; STEVENSON, K.R. 1978. Water relations of cassava: water osmotic and turgor potential relationships. *Can. J. Bot.* 59: 956- 64.
- JANES, B.E. 1970. Effect of carbon dioxide, osmotic potential of nutrient solution, and light intensity on transpiration and resistance to flow of water in pepper plants. *Plant Physiol.* 45:95-103.
- JONES, R.J. & MANSFIELD, T.A. 1970. Increases in the diffusion resistances of leaves in a carbon-enriched atmosphere. *J. expl. Bot.* 21:951- 8.
- JONES, M.M. & TURNER, N.C. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61:122- 26.
- _____ & RAWSON, H.M. 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant.* 45: 103- 11.
- JONES, J.W.; ZUR, B.; BOOTE, K.J.; HAMMOND, L.C. 1982. Plant resistance to water flow in field soybeans: I. Non-limiting soil moisture. *Agron. J.* 74:92-105.

JORDAN, W.R. & RITCHIE, J.T. 1971. Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton. *Plant Physiol.* 48:783-8.

KANEMASU, E.T. & TANNER, C.B. 1969. Stomatal diffusion resistance of snap beans. I: Influence of leaf-water potential. *Plant Physiol.* 44: 1547- 52.

KIRKHAM, M.B.; GARDNER, W.R. & GERLOFF, G.C. 1969. Leaf water potential of differentially salinized plants. *Plant Physiol.* 44:1378- 83.

KLUTE, A. 1952. A numerical method for solving the flow equation for water in insaturated materials. *Soil Sci.* 73:105- 16.

KRAMER, P.J. 1933. The intake of water through dead root systems and its relation to the problem of absorption by transpiring plants. *Amer. J. Bot.* 20: 481- 92.

_____ 1937. The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants. *Am. J. Bot.* 20:10-15.

_____ 1938. Root resistance as a cause of the absorption lag. *Am. J. Bot.* 25:101- 13.

_____ & BULLOCK, H.C. 1966. Seasonal variations in the proportions of suberized and insuberized roots of trees in relation to the absorption of water. *Ann. J. Bot.* 53: 200-4.

- KUMAR, D. & TIESZEN, L.L. 1980a. Photosynthesis in *Coffea arabica*. I. Effects of light and temperature. *Expl. Agric.* 16:13-19.
- _____ & _____ 1980b. Photosynthesis in *Coffea arabica*. II. Effects of water stress. *Expl. Agric.* 16:21-27.
- LANDSBERG, J.J.; BLANCHARD, T.W.; WARRIT, B. 1976. Studies on the movement of water through apple trees. *J. exp. Bot.* 27: 579- 96.
- LANG, A.R.G. 1967. Osmotic coefficients and water potentials of sodium chloride solutions from 0 to 40°C. *Aust. J. Chem.* 20: 2017-23.
- LAWLOR, D.W. 1973. Growth and water absorption of wheat with parts of the roots at different water potentials. *New Phytol.* 72: 297-305.
- LEMÉE, G. & BOYER, J. 1960. Influence de l'humidité du sol sur l'économie d'eau et la croissance de caféiers du groupe canephora cultivés en Côte d'Ivoire. *Café - Cacao - Thé.* 4: 55-63.
- LEOPOLD, A.C. & KRIEDEMANN, P.E. 1975. *Plant growth and development*. 2nd ed. London, Mc Graw-Hill.
- LEVIT, J. 1966. Resistance to water transport in plants - a misconception. *Nature* 212:527.
- LEVY, Y. 1980. Effect of evaporative demand on water relations of *Citrus limon*. *Ann. Bot.* 46: 695-700.

- LIVINGSTON, B.E. & KOKETSU, R. 1920. The water-supplying power of the soil as related to the wilting of plants. *Soil Sci.* 7:469- 85.
- MACKLON, A.E.S. & WEATHERLEY, P.E. 1965. Controlled environment studies of the nature and origins of water deficits in plants. *New Phytol.* 64:414-27.
- MAESTRI, M. & VIEIRA, C. 1958. Movimento de estômatos em café sob condições naturais. *Ceres* X: 324- 31.
- _____ & BARROS, R.S. 1977. Coffee. In: ALVIM, P. de T. & KOZLOWSKI, T.T. (ed.). *Ecophysiology of Tropical Crops*. New York, Academic Press. p. 249- 78.
- MANSFIELD, T.A. & MEIDNER, H. 1966. Stomatal opening in light of different wavelengths: effects of blue light independent of carbon dioxide concentration. *J. expl. Bot.* 17:510- 21.
- MEIDNER, H. & MANSFIELD, T.A. 1968. *Physiology of stomata*. London, Mc Graw-Hill. 179 p.
- MEGURO, N.E. 1981. *Alterações da atividade da redutase de nitrato e da resistência à difusão de vapor d'água em plantas de café submetidas à condições de deficiência hídrica*. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas. 114 p.
- _____ & MAGALHÃES, A.C. 1983. Water stress affecting nitrate reduction and leaf diffusive resistance in *Coffea arabica* L. cultivars. *J. hort. Sci.* 58:147- 52.

- MEYER, B.S. 1945. A critical evaluation of the terminology of diffusion phenomena. *Plant Physiol.* Lancaster, 20: 142- 64.
- MICHEL, B.E. e ELSHARKAWI, H.M. 1970. Investigation of plant water relations with divided root systems of soybean. *Plant Physiol.* 46:728- 31.
- MILLAR, A.A.; GARDNER, W.R. e GOLTZ, S.M. 1971. Internal water status and water transport in seed onion plants. *Agron. J.* 63:779- 84.
- MILLAR, B.D. e DENMEAD, O.T. 1976. Water relations of wheat leaves in the field. *Agron. J.* 68:303- 07.
- MORGAN, J.M. 1977. Differences in osmoregulation between wheat genotypes. *Nature* 270:234- 35.
- NEUMANN, H.H. & THURTELL, G.W. 1973. A Peltier cooled thermocouple dewpoint hygrometer for "in situ" measurement of water potentials. In: BROWN, R.W. e VAN HAVEREN, B.P. (eds.). *Psychrometry in water relations research*. Utah State University- Logan, Utah.
- _____; _____; STEVENSON, K.R. 1974 . In situ measurements of leaf water potential and resistance to water flow in corn, soybean, and sunflower at several transpiration rates. *Can. J. Plant Sci.* 54: 175- 84.
- NEWMAN, E.I. 1966. A method of estimating the total lenght of root in a sample. *J. appl. Ecol.* 3:139- 45.

- NEWMAN, E.I. 1969. Resistance to water flow in soil and plant. I. Soil resistance in relation to amount of root: theoretical estimates. *J. appl. Ecol.* 6:1-12.
- NULSEN, R.A. & THURTELL, G.W. 1978. Recovery of corn leaf water potential after severe water stress. *Agron. J.* 70: 903- 07.
- _____ & _____ 1980. Effects of osmotic around the roots on water uptake by maize plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 7:27-34.
- NUNES, M.A.; BIERHUIZEN, J.F.; PLOEGMAN, C. 1968. Studies on the productivity of coffee. I. Effect of light temperature and CO₂ concentration on photosynthesis of *Coffea arabica*. *Acta Bot. Neerl.* 17:93-102.
- NUTMAN, F.J. 1934. The root-system of *Coffea arabica*. Pt. III. The spatial distribution of the absorbing area of the root. *Emp. J. exp. Agric.* 11: 293-302.
- _____ 1937. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions. *Ann. Bot.* 1: 681- 93.
- _____. 1941. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. III. Transpiration rates of whole trees in relation to natural environmental conditions. *Ann. Bot.* 5:59-81.

- PASSIOURA, J.B. & COWAN, I.R. 1968. On solving the non-linear diffusion equation for the radial flow of water to roots. *Agric. Meteorol.* 5:129- 34.
- PHILIP, J.R. 1957. The physical principles of soil water movement during the irrigation cycle. In: INTERN. CONGR. IRRIGATION DRAINAGE, 3rd. *Proceedings.* 8:152-4.
- _____ 1966. Plant water relations: some physical aspects. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17: 245- 68.
- RASCHKE, K. 1970. Leaf hydraulic system: rapid epidermal and stomatal responses to changes in water supply. *Science* 167:189- 91.
- REICHARDT, K. 1975. Processos de transferência no sistema solo-planta-atmosfera. Fundação Cargill. 286 p.
- _____ ; LIBARDI, P.L.; NIELSEN, D.R. 1975. Unsaturated hydraulic conductivity determination by a scaling technique. *Soil Sci.* 120: 165- 8.
- REICOSKY, D.C. & RITCHIE, J.T. 1976. Relative importance of soil resistance and plant resistance in root water absorption. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40:293- 7.
- RICHARDS, L.A. 1928. The usefulness of capillary potential to soil moisture and plant investigations. *J. agric. Res.* 37: 719-42.
- RICHTER, H. 1973. Frictional potential losses and total water potential in plants: a re-evaluation. *J. exp. Bot.* 24: 983- 94.

- ROBERTS, J. 1976. An examination of the quantity of water stored in mature *Pinus sylvestris* L. Trees. *J. exp. Bot.* 27: 473- 9.
- RUNNING, S.W. 1980. Field estimates of root and xylem resistances in *Pinus contorta* using root excision. *J. exp. Bot.* 31: 555- 69.
- SAMUI, R.P. & KAR, S. 1981. Soil and plant resistance effects on transpirational and leaf water responses by groundnut to soil water potential. *Aust. J. Soil Res.* 19: 51-60.
- SÁNCHEZ-DÍAZ, M.F. & MOONEY, H.A. 1979. Resistance to water transfer in desert shrubs native to Death Valley, California. *Physiol. Plant.* 46:139- 46.
- SCHOFIELD, R.K. 1935. The pF of water in soil. *Trans. Int. Congr. Soil Sci.*, Oxford. 2:37.
- SCHULZE, E.D.; LANGE, O.L.; KAPEN, L.; BUSCHBOM, U. EVENARI, M. 1973. Stomatal responses to changes in temperature at increasing water stress. *Planta* 110:29-42.
- SEATON, K.A.; LANDSBERG, J.J.; SEDGLEY, R.H. 1977. Transpiration and leaf water potentials of wheat in relation to changing soil water potential. *Aust. J. Agric. Res.* 28:355-67.
- SHONE, M.G.T. & FLOOD, A.V. 1980. Studies on uptake and loss of water by barley roots in relation to changes in root resistance. *J. exp. Bot.* 31: 1147- 59.

- SHULL, C.A. 1930. Absorption of water and forces involved. *J. Am. Soc. Agron.* 22:459- 71.
- SLATYER, R.O. 1967. Plant water relationships. London Academic Press. 366 p.
- SLAVIK, B. 1974. Methods of studying plant water relations. Praga, Academia Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences. Berlin-Heidelberg, Nova York, Springer-Verlag. 449 p.
- SONDHAL, M.R. 1974. Incorporação de $^{14}\text{CO}_2$ em folhas intactas de cafeeiros. Dissertação de Mestrado. E.S.A. "Luiz de Queiroz" - USP. 70 p.
- STALFELT, M.G. 1962. The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiol. Plant.* 15:772- 9.
- STILES, W. 1922. The suction pressure of the plant cell. *Biochem. J.* 16:727- 28.
- STOCKER, O. 1928. Das wasserhaushalt ägyptischer wüsten und salzpflanzen. *Bot. Abh.* 13:1-200.
- STOKER, R. & WEATHERLEY, P.E. 1971. The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. *New Phytol.* 70:547- 54.
- TAYLOR, S.A. 1968. Terminology in plant and soil water relations. In: KOZLOWSKI, T.T. (ed.). *Water deficits and plant growth.* vol. I. New York, Academic Press. p. 49-72.

- TAYLOR, H.M. 1980. Modifying root systems of cotton and soybean to increase water absorption. In: N.C. TURNER e P.J. KRAMER (Eds.). *Adaptation of plants to water and high temperatyre stress*. Wiley-Interscience Publication, New York, 75-84.
- _____ & KLEPPER, B. 1975. Water uptake by cotton root systems: an examination of assumptions in the single root model. *Soil Sci.* 120: 57-67.
- _____ & _____ 1978. The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.* 30:99-128.
- TAYLOR, S.A. & SLATYER, R.O. 1960. Water-soil-plant relations terminology. *7th Intern. Congress of Soil Science*, Madison, Wisc., U.S.A. I. 41:394-403.
- _____ & _____ 1962. Proposals for a unified terminology in studies of plant-soil-water relationships. *In: Plant Water Relationships in Arid and Semi-arid Conductions*. Proc. Madrid Symp. (Arid Zone Res. 16). UNESCO. Paris. p. 339-348.
- TENNANT, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63:995-1001.
- THODAY, D. 1918. On turgescence and the absorption of water by the cells of plants. *New Phytol.* 17: 108- 13.

- THOMAS, J.C.; BROWN, K.W.; JORDAN, W.R. 1976. Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. *Agron. J.* 68: 706-8.
- TINKER, P.B. 1976. Transport of water to plant roots in soil. In: MONTEITH, J.L. & WEATHERLEY, P.E. (eds.). A discussion on water relations of plants. *Phil. Trans. R. Soc.* 273:455-61.
- TINKLIN, R. & WEATHERLEY, P.E. 1968. The effect of transpiration on leaf water potential of sand and soil rooted plants. *New Phytol.* 67:605-15.
- TURNER, N.C.; BEGG, J.E.; TONNET, M.L. 1978. Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata close. *Aust. J. Plant Physiol.* 5:597-608.
- _____ & JONES, M.M. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: TURNER, N.C. & KRAMER, P.J. (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York Wiley-Interscience Publication.
- TYREE, M.T.; CRUIZIAT, B.; BENIS, M.; LOGULLO, M.A.; SALLEO, S. 1981. The kinetics of rehydration of detached sunflower leaves from different initial water deficits. *Plant Cell Envir.* 4:309-17.

- URSPRUNG, A. & BLUM, G. 1916. Über die verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. *Ber. dt. bot. Ges.* 34: 88-104.
- VAN DEN HONERT, T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.* 3:146- 53.
- VIEHMEYER, F.J. & HENDRICKSON, A.H. 1927. Soil moisture conditions in relation to plant growth. *Plant Physiol.* 2:71-82.
- WARD, K.J.; KLEPPER, B.; RICKMAN, R.W.; & ALLMARAS, R.R. 1978. Quantitative estimation of living wheat-root lengths in soil cores. *Agron. J.* 70: 675- 77.
- WEATHERLEY, P.E. 1950. Studies in the water relations of cotton plants. 1) The field measurements of water deficits in leaves. *New Phytol.* 49:81-7.
- WILLIAMS, J. 1974. Root density and water potential gradients near the plant root. *J. exp. Bot.* 25:669-674.
- WILSON, J.D. & LIVINGSTON, B.E. 1937. Lag in water absorption by plants in water culture with respect to changes in wind. *Plant Physiol.* 12: 135- 50.
- WORMER, T.M. 1965. The effect of soil moisture, nitrogen fertilization and some meteorological factors on stomatal aperture of *Coffea arabica* L. *Ann. Bot.* 20:523- 39.
- YANG, S.J. & DE JONG, E. 1971. Effect of soil water potential and bulk density on water uptake patterns and resistance to flow of water in wheat plants. *Can. J. Soil Sci.* 51:211- 20.

YOUNGS, E.G. 1957. Moisture profiles during vertical infiltration. *Soil Sci.* 84:283- 90.

ZEIGER, E.; BLOOM, A.J. e HEPLER, P.K. 1978. Ion transport in stomatal guard cells: a chemiosmotic hypothesis. *What's New in Plant Physiol.* . 9:29-32.

ZUR, B.; JONES, J.W.; BOOTE, K.J.; HAMMOND, L.C. 1982. Total resistance to water flow in field soybeans: II. Limiting soil moisture. *Agron. J.* 74:105.