

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



ESTUDO DAS RELAÇÕES HÍDRICAS DURANTE O PROCESSO DE EMISSÃO
DE PANÍCULAS E ANTESE DO ARROZ DE SEQUEIRO (Oryza sativa L.)

BEATRIZ DA SILVEIRA PINHEIRO

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

CAMPINAS - SP
1989

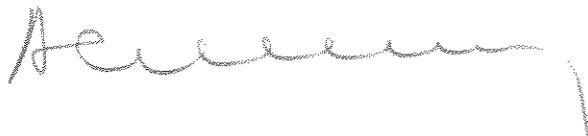


**ESTUDO DAS RELAÇÕES HÍDRICAS DURANTE O PROCESSO DE EMISSÃO
DE PANÍCULAS E ANTESE DO ARROZ DE SEQUEIRO (Oryza sativa L.)**

*Este exemplar corresponde à
revisão final da tese defendida
pela candidata Beatriz da Silveira
Pinheiro e aprovada pela Comissão
Julgadora.*

BEATRIZ DA SILVEIRA PINHEIRO

Pesquisadora do Centro Nacional de Pesquisa de
Arroz e Feijão - CNPAF/EMBRAPA



Orientador: Prof. Dr. Antonio Celso Novaes de Magalhães

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

À memória de meu irmão Roberto.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) e ao Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF), pela oportunidade e pelas facilidades postas a disposição para realização desta pesquisa.

A Universidade Estadual de Campinas, pelos ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Antonio Celso Magalhães pela orientação, constante estímulo e amizade.

A Prof. Dra. Maria de Fátima Pereira e Pesquisadores científicos Dr. Orivaldo Brunini e Dr. Flávio Arruda pela revisão do texto na fase de pré-banca e valiosas sugestões apresentadas.

Ao Dr. Orivaldo Brunini, pela orientação no que se refere às medições psicrométricas do potencial da água, e pelo empréstimo de equipamento.

Ao colega Dr. Francisco José P. Zimmermann pelo valioso assessoramento quanto à análise estatística.

Ao colega Dr. José Francisco V. Moraes pelo auxílio na solução dos problemas de nutrição das plantas durante os experimentos preliminares.

Ao colega Dr. Tomás de Aquino Portes e Castro,

pela ajuda no estabelecimento da metodologia de realização de curvas de pressão volume.

Ao colega Dr. Marcel du Raissac pela paciente revisão do manuscrito.

Ao técnico agrícola Getúlio Ferreira Brunet pela sua dedicação e inestimável auxílio prestados durante todo o período de coleta de dados.

Aos funcionários do Laboratório de Fisiologia Vegetal do CNPAF, Antonio Gonzaga Damasceno e Herminio Ferreira, pelo apoio na condução dos experimentos.

A Maria Auxiliadora Afonso Alves, pelo excelente serviço de datilografia do texto, e Sebastião de Araújo e Lauro Pereira da Mota, pela colaboração na reprodução dos gráficos.

Aos colegas Marisa Carlucci, Heloisa Torres da Silva, Elcio Guimarães e Pedro Arraes Pereira pela amizade e constante incentivo.

À minha família, pelo carinho, apoio e pela paciência com que suportaram minhas constantes ausências.

INDICE

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Fases de desenvolvimento da planta de arroz e períodos críticos de sensibilidade	4
2.2. Mecanismos de resistência à seca	8
2.3. Medição das relações hídricas com câmara de pressão	19
2.3.1. Calibração das medições de câmara de pressão com medições psicrométricas do potencial da água	20
2.3.2. Curvas de pressão-volume	24
3. MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1. Condução de plantas em casa de vegetação	30
3.2. Condução de plantas em câmara de crescimento ..	32
3.3. Metodologia de medição das relações hídricas e demais parâmetros fisiológicos	34
3.3.1. Potencial da água em folhas e panículas.	35
3.3.2. Potencial da água de espiguetas	36
3.3.3. Curvas de pressão-volume	36
3.3.4. Transpiração	40
3.3.5. Área foliar	41
3.3.6. Enrolamento de folhas	42
3.3.7. Indução de esterilidade de espiguetas por deficiência hídrica.....	42
3.3.8. Emissão da panícula.....	44
3.3.9. Inibição da abertura de flores	46

3.3.10.Dessecamento de espiguetas.....	47
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	49
4.1. Adaptações da folha à deficiência hídrica	49
4.2. Indução de esterilidade de espiguetas por deficiência hídrica no florescimento	68
4.3. Processos relacionados à indução de esterilidade de espiguetas por deficiência hídrica na fase de florescimento.....	87
4.3.1. Emissão da panícula	87
4.3.2. Inibição da antese	105
4.3.3. Dessecamento das espiguetas	114
4.4. Relações hídricas em folhas e panículas	124
5. CONCLUSÃO	146
6. RESUMO	148
7. ABSTRACT	151
LITERATURA CITADA	154

1. INTRODUÇÃO

O arroz de sequeiro, que representa 66% da produção nacional de 11 milhões de toneladas, é cultivado em área que excede de 4,5 milhões de hectares, em grande parte localizada na região dos cerrados. Essa região se caracteriza por um regime pluviométrico em que 85% das chuvas ocorrem de outubro a abril (ESPINOZA et alii, 1982; STEINMETZ et alii, 1988). Apesar do total médio anual de chuvas nessa região situar-se ao redor dos 1500 mm, é comum a ocorrência de períodos de estiagem, denominados regionalmente de "veranico", que normalmente coincidem com o desenvolvimento reprodutivo da cultura.

Os solos de cerrado são ácidos, de baixa fertilidade natural e baixa capacidade de retenção de água (LOPES, 1983). Tais características contribuem a um enraizamento deficiente e à má conservação da água do solo e interagem com a alta demanda evaporativa prevalente durante os períodos de estiagem no estabelecimento do dano à cultura por deficiência

hídrica.

STEINMETZ et alii (1988) ressaltam a importância do sistema radicular e da reserva de água no solo na determinação do risco e consequente classificação agroclimática de uma dada localidade ou região. De acordo com o balanço hídrico da cultura, e considerando um nível de água disponível de 30 mm, a maior parte dos cerrados é classificada como de risco intermediário ou desfavorecido para arroz de sequeiro.

A criação de cultivares mais resistentes à seca é uma das metas do Programa Nacional de Arroz (EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA, 1981). Esse trabalho é, no entanto, seriamente dificultado, pois a resistência à seca é um caráter altamente complexo, envolvendo características morfológicas, fisiológicas e bioquímicas, cuja herdabilidade não é conhecida.

Tem sido amplamente destacada a necessidade de cooperação interdisciplinar entre fisiologistas e melhoristas como forma de viabilizar o aumento da resistência à seca das culturas (GOTOH, 1979; TURNER, 1979; O'TOOLE & CHANG, 1979; SCHIMDT, 1983). Até o final da década de 70, a resposta do arroz de sequeiro à deficiência hídrica havia sido pouco caracterizada, em contraste com outros cereais, como milho, sorgo ou trigo. Os estudos nessa área de conhecimento foram, na sua grande parte, gerados pelo International Rice Research Institute (IRRI), nas Filipinas, que iniciou maiores esforços nesse sentido à partir de 1978. Esse crescimento, a nível internacional, da pesquisa em arroz de sequeiro, gerou conhecimento básico e novas cultivares.

Contudo, as cultivares brasileiras, de reputada maior resistência à seca, foram pouco estudadas ou utilizadas como fonte de resistência, devido ao seu alegado menor potencial produtivo.

O programa de melhoramento para resistência à seca no CNPAF se fundamenta particularmente na relação entre a produtividade e a fertilidade das espiguetas. Desde 1979, o programa de fisiologia vem avaliando genótipos em condições de campo e indicando como progenitores para cruzamento aqueles que conseguem manter uma maior fertilidade de espiguetas sob deficiência hídrica severa (PINHEIRO et alii, 1987). Não são, no entanto, conhecidas as bases fisiológicas desse mecanismo de resistência à seca.

O presente estudo foi realizado com o objetivo de caracterizar as relações hídricas em folhas e panículas de arroz de sequeiro, em plantas submetidas à deficiência hídrica na fase de emissão de panículas e de florescimento, buscando relacionar esses parâmetros fisiológicos com as alterações na fertilidade das espiguetas e conseqüentemente na produção de grãos.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Fases de desenvolvimento da planta de arroz e períodos críticos de sensibilidade

O ciclo de vida da planta de arroz pode ser dividido em três fases distintas (VERGARA et alii, 1969; VERGARA, 1970): a fase vegetativa, a fase reprodutiva e a fase de maturação.

Fase vegetativa é o período compreendido entre a germinação da semente e a iniciação da panícula. É modificada pela temperatura e pelo fotoperíodo, o que permite sua divisão em fase vegetativa básica ou basal (b.v.p.) e a fase sensível ao fotoperíodo (p.s.p.). Diferenças varietais na duração do crescimento devem-se basicamente à diferenças na fase vegetativa (VERGARA et alii, 1969; VERGARA, 1970; TANAKA et alii, 1964). A emissão de perfilhos e a diferenciação das folhas ocorre nessa fase. O número máximo de perfilhos coincide com o início da diferenciação de panículas em cultivares de ciclo curto, enquanto

em cultivares de ciclo longo se prolonga pela fase reprodutiva.

A fase reprodutiva, que vai da iniciação da panícula ao florescimento, tem duração relativamente constante de cultivar para cultivar, requerendo normalmente 35 dias em condições tropicais (VERGARA, 1970).

O processo de desenvolvimento da panícula, a nível citológico, foi dividido por MATSUSHIMA (1975) em 25 estádios. Essa divisão foi simplificada pelo mesmo autor, para sua aplicação prática. Dessa forma, são reconhecidos dois períodos, o de formação da panícula jovem, que vai da determinação da primeira bráctea ao estádio final de diferenciação de espiguetas, e o de gestação da panícula, que finaliza com a maturação do grão de pólen. Esse último período, etapa crucial do desenvolvimento reprodutivo, é dividido em quatro subperíodos; de diferenciação da célula-mãe do pólen, de divisão da célula-mãe do pólen (meiose), de formação da exina, e de maturação do pólen.

A panícula jovem torna-se visível a olho nu como uma estrutura cônica, plumosa, medindo de 0,5 a 1,5 mm, cerca de 10 dias após sua diferenciação (FERNANDEZ et alii, 1985). Contudo, como essa estrutura em desenvolvimento se encontra envolvida pela bainha das folhas, sua observação só é possível mediante dissecação do colmo (VERGARA, 1970).

O alongamento dos entrenós normalmente tem início com a diferenciação da panícula e ocorre apenas nos quatro últimos entrenós. O último entrenó do colmo é o pedúnculo que

subtende a inflorescência, e seu alongamento determina a emergência da panícula (FERNANDEZ et alii, 1985). A emergência da panícula dá início ao período de florescimento, em que ocorrem os processos de abertura de flores, polinização e fertilização.

De acordo com CHANDRARATNA (1964), a panícula, em condições normais, completa sua emissão em três dias. O florescimento tem seu pico do 2o. ao 4o. dia após emergência. No intervalo que precede a abertura da espiguetas, os filetes alongam rapidamente, pressionando as anteras contra a porção superior da espiguetas. A deiscência da antera ocorre em sincronia com a abertura da espiguetas, mas pode também precedê-la ou segui-la. O pólen pode perder sua viabilidade 5 minutos após a deiscência bem como permanecer viável por até 50 h.

Ainda de acordo com CHANDRARATNA (1964), o intervalo entre a iniciação da panícula e a sua emissão representa a fase mais vulnerável do ciclo da planta de arroz, em que esta exibe a mais alta sensibilidade aos fatores adversos de ambiente.

A fase de maturação, etapa final do ciclo de vida da planta de arroz, vai do florescimento à maturação dos grãos; tem uma duração de 30 a 35 dias, e subdivide-se em fase leitosa, cerosa e de grão maduro (VERGARA, 1970).

O efeito da deficiência hídrica depende de coincidência entre o seu período de ocorrência e o dos processos fisiológicos determinantes da produtividade, além da tolerância relativa da planta (O'TOOLE & GARRITY, 1982). De forma geral, a

deficiência hídrica não causa prejuízos muito severos ao rendimento quando ocorre na fase vegetativa da planta de arroz (O'TOOLE & CHANG, 1979; O'TOOLE & MOYA, 1981a; REYNIERS et alii, 1982). Contudo, HSIAO et alii (1980) chamam a atenção para o fato de que qualquer redução na área fotossintética, mesmo ocorrendo na fase vegetativa, vai ter como resultado uma menor fitomassa total e possivelmente uma menor produtividade biológica.

A sensibilidade acentuada dos cereais à deficiência hídrica na fase reprodutiva vem sendo desde muito reconhecida (SALTER & GOODE, 1967; BOYER & McPHERSON, 1976; BEGG & TURNER, 1976). Como essa fase de desenvolvimento é constituída por uma série de eventos fisiológicos com pouca flexibilidade ou capacidade compensatória, o rendimento do arroz é afetado de forma acentuada e irreversível (O'TOOLE & CHANG, 1979). Vários estudos tem ressaltado esse efeito sobre o rendimento do arroz de sequeiro (REYNIERS et alii, 1982; O'TOOLE & MOYA, 1981a; PUCKRIDGE & O'TOOLE, 1981, HSIAO, 1982), que se dá através da redução da fertilidade das espiguetas (O'TOOLE & MOYA, 1981a; JONES, 1981; PINHEIRO et alii, 1985). Dentre os períodos de fase reprodutiva, destacam-se como especialmente sensíveis a esporogênese e o florescimento (MATSUSHIMA, 1968). HSIAO (1982), em um experimento envolvendo 16 épocas de plantio, verificou que a maior queda de produtividade ocorreu quando o pico máximo da deficiência hídrica coincidiu com o pico máximo do florescimento. De acordo com o mesmo autor, essa acentuada sensibilidade do arroz na floração supera a dos demais cereais.

2.2. Mecanismos de resistência à seca

De acordo com JONES et alii (1981) resistência à seca é um termo genérico usado para abranger uma série de mecanismos pelos quais as plantas suportam períodos de tempo sem chuvas.

TURNER (1979) descreve os três tipos de resistência à seca, definidos por May & Milthorpe em 1962, que são o escape, a tolerância à seca com um alto conteúdo interno de água e a tolerância à seca com um baixo conteúdo interno de água. Escape é definido como a capacidade da planta de completar seu ciclo de vida antes que a deficiência hídrica se estabeleça. Tolerância com alto conteúdo de água é a capacidade da planta de suportar períodos de falta de chuva mantendo um bom estado hídrico. Tolerância com baixo conteúdo de água é a capacidade de sobreviver durante períodos sem chuva, suportando um baixo potencial de água interno.

LEVITT (1972) classificou os mecanismos de resistência a estresses em geral em duas categorias: evasão ou capacidade de excluir o estresse, e tolerância, ou capacidade de sobreviver ao estresse interno. Para o caso específico da deficiência hídrica são identificadas diferentes categorias dentro da classificação geral. Dessa forma plantas ou organismos que exercem o mecanismo de evasão se diferenciam em gastadores ou conservadores de água. Plantas ou organismos que exercem o mecanismo de tolerância podem evitar a desidratação ou tolerar a desidratação. O escape, apesar de não ser considerado pelo autor

como um mecanismo de resistência, é classificado como um atributo associado à xeromorfia.

É evidente que as classificações de May & Milthorpe e de Levitt são similares na sua essência, diferindo mais por uma questão de terminologia. De acordo com O'TOOLE & CHANG (1979), a classificação mais simples e mais amplamente aceita é a que considera a resistência à seca como o somatório da evasão e da tolerância. Num sentido mais amplo, a resistência à seca engloba também o escape e a recuperação.

Dentro do contexto de escape a forma mais conhecida e efetiva de resistência à seca é exercida através de plantas de ciclo curto. Nesse sentido, TURNER (1979) afirma que os maiores avanços do melhoramento para ambientes onde a água é limitante foram obtidos pela redução do ciclo das culturas. Esse tipo de estratégia, contudo, é aplicável sem restrições nos casos em que as chuvas são escassas e a cultura depende basicamente da água armazenada no solo para completar seu ciclo de vida. Este é o caso da cultura do sorgo, em Israel (BLUM, 1974) e do trigo, na Austrália (PASSIOURA, 1972). Para os casos em que a deficiência hídrica é episódica, existe a necessidade de adequar o ciclo da cultura de forma a evitar a coincidência do período de maior sensibilidade da planta com o de maior chance de ocorrência da estiagem. Dessa forma, O'TOOLE & CHANG (1979), recomendam a utilização de cultivares com sensibilidade fotoperiódica de forma a coincidir o período reprodutivo e o segundo pico de chuvas em locais com uma distribuição bimodal. Para as condições do

Centro-Oeste brasileiro, existe uma tendência da estiagem ocorrer tardiamente na estação de cultivo. Dessa forma, é encontrada uma forte correlação negativa entre ciclo e produtividade tornando cultivares precoces mais recomendáveis (PINHEIRO et alii, 1985).

Em função de sua origem recente de um ancestral semi-aquático (O'TOOLE & CHANG, 1979) existe tendência de atribuir as adaptações à seca do arroz de sequeiro basicamente ao mecanismo de evasão. Nesse sentido, a espessura e a profundidade das raízes desempenham um papel importante. A análise dos estudos sobre sistema radicular realizada por YOSHIDA & HASEGAWA (1982) apresentou os resultados discutidos a seguir:

A idéia generalizada de que o sistema radicular da planta de arroz é menos desenvolvido do que outras culturas de sequeiro não é sempre verdadeira. A cultivar de arroz de sequeiro estudada, OS4, apresentou uma densidade radicular em profundidade tão grande ou maior do que a do sorgo, milho, soja ou trigo. Por outro lado, a cultivar de arroz irrigado, IR 36, apresentou uma menor densidade nas camadas profundas, mas em contra-partida a densidade nas camadas superficiais foi muito maior do que a das demais culturas. A comparação entre centenas de cultivares de arroz indicou diferenças marcantes no hábito de crescimento radicular, tanto lateral como verticalmente, diferenças essas maximizadas a partir dos 30 cm de profundidade do perfil do solo. De forma geral, as cultivares tradicionais de sequeiro apresentam raízes longas e espessas, enquanto as semi-anãs, finas e fibrosas. Normalmente, a maior relação raiz-parte aérea é relacionada à uma maior proporção de raízes espessas. Foi,

também, constatada inexistência de relação entre ciclo e profundidade radicular. Além disso, a aparente relação positiva entre altura e profundidade do sistema radicular não se confirmou verdadeira, pois deve-se à associação negativa entre altura e número de perfilhos, que, por sua vez, se associa negativamente com desenvolvimento radicular. Um estudo com linhas isogênicas demonstrou que é possível associar baixa estatura e sistema radicular profundo.

Dadas as citadas diferenças do sistema radicular e da relação raiz-parte aérea não é surpreendente que as cultivares tradicionais de sequeiro apresentem um comportamento superior em condições de deficiência hídrica. REYNIERS et alii (1976) compararam a cultivar irrigada IR 5 e a africana de sequeiro Moroberekan, submetidas a curtos períodos de deficiência hídrica. Constataram que o melhor comportamento da cultivar de sequeiro deveu-se a um enraizamento superior e a um moderado perfilhamento. O'TOOLE & MOYA (1978) sugerem que a maior capacidade de manutenção do potencial hídrico da cultivar tradicional Kinandong Patong não se deva a mecanismos de conservação de água como o enrolamento de folha ou à resistência estomática. Posteriormente, PUCKRIDGE & O'TOOLE (1981) constataram que efetivamente essa cultivar extrai mais água do perfil do solo do que cultivares de arroz irrigado, devido a um sistema radicular mais profundo.

O estudo da herança de várias características do sistema radicular foi realizado em cultura aeropônica (EKANAYAKE

et alii, 1985), indicando uma herança poligênica. É sugerido que a realização de seleção para tipos de raiz desde as gerações precoces tenha bons resultados.

A medida que a absorção vai sendo superada pela perda de água, devido ao secamento do solo, ou aumento da resistência axial das raízes ao movimento da água, adaptações da parte aérea, de caráter constitutivo ou facultativo, podem contribuir à conservação da água pela planta. Apesar do seu discutível papel como mecanismo adaptativo, ou mera consequência do estado hídrico interno, o enrolamento das folhas e o fechamento estomático (O'TOOLE & CRUZ, 1980) se fazem notar, exercendo um papel modulador à transpiração. Diferenças genotípicas ou de grupo foram reportadas no que tange à resposta do enrolamento ao potencial da água. Em um estudo em casa de vegetação, o enrolamento teve início entre -0,8 e -1,2 MPa, tanto para a cultivar IR 28, de cultivo irrigado quanto para a cultivar Kinandong Patong, de cultivo de sequeiro (O'TOOLE & CRUZ, 1980). Contudo, a inclinação da linha de regressão da nota de enrolamento no potencial da água diferiu para as duas cultivares, sendo maior para a cultivar de arroz irrigado. JONES (1979) avaliou 18 cultivares de arroz, compreendendo sequeiro e irrigado, em condições de campo, e também observou diferenças entre os dois grupos. O grau de enrolamento em qualquer potencial de água, tendeu a ser maior para as cultivares de arroz de sequeiro, em relação à de irrigado. TURNER et alii (1986a), também observaram uma maior sensibilidade do enrolamento em cultivares de arroz de sequeiro do que irrigado. As cultivares

IAC 25 e Azucena apresentaram enrolamento a potenciais da água e de pressão superiores em relação às cultivares IR 20 e IR 36. Devido a essas particularidades, TURNER et alii (1986a) contestam a validade de utilização da nota de enrolamento, como um parâmetro na avaliação da resistência à seca.

TURNER (1979), sumarizou os resultados da literatura referentes à sensibilidade do estômato à deficiência hídrica. Apesar da inerente variabilidade reportada para o potencial da água crítico para fechamento estomático, que é função da posição da folha, das condições de crescimento e do histórico da cultura, diferenças entre espécies e mesmo entre genótipos são aparentes. Para a cultura do arroz a existência desse nível crítico é contestado por O'TOOLE & CRUZ (1980), os quais observaram um aumento gradual da resistência estomática, com a redução do potencial da água, a partir de -1,0 a -1,2 MPa. Esse resultado, segundo os autores, contrasta com o rápido fechamento reportado para outras espécies.

O'TOOLE & CRUZ (1980) relatam, ainda, a existência de uma interação singular, entre a resistência estomática e o enrolamento. À medida que este progride, a superfície abaxial da folha torna-se menos responsiva ao estresse, em função da consequente modificação de microclima no interior da folha enrolada, com menor radiação incidente, menor demanda e possivelmente menor concentração de CO₂. TURNER (1979) enfatiza que mesmo quando o estômato é sensível à deficiência hídrica, e o potencial da água crítico para fechamento é alto, o benefício à planta só é completo quando a resistência cuticular é alta e o

estômato está completamente fechado.

As folhas de todas as cultivares nacionais melhoradas de arroz de sequeiro são pubescentes. Certas cultivares africanas como IRAT 13 e 63-83, amplamente utilizadas como progenitores no programa de melhoramento de arroz para resistência à seca no CNPAF (PINHEIRO et alii, 1987), são pilosas e essa é uma característica não desejada pelos melhoristas. Contudo, a pilosidade das folhas é considerada como uma característica adaptativa a ambientes áridos. Segundo EHLERINGER (1980), a variação da pubescência da espécie *Encelia farinosa*, ao longo de um gradiente de aridez, da costa da Califórnia aos desertos da Califórnia, Arizona e México, ilustra de forma muito clara o valor adaptativo da característica. O aumento da pubescência de um local para outro resultou em redução da absorvância, devido à maior reflectância, o que permitiu uma modificação do balanço de energia da folha e a regulação da sua temperatura. Por outro lado, o ambiente em que se desenvolve o arroz de sequeiro, onde o ciclo de deficiência hídrica ocorre de forma episódica e imprevisível, é possível que uma redução significativa da absorvância durante toda a estação de cultivo, pudesse resultar em redução da fotossíntese e do balanço de carbono total, impondo assim limitação à produtividade potencial.

Outro fator relacionado à transpiração é a espessura da camada de cera depositada na superfície da folha. A sua eliminação com cloroformio reduziu a resistência cuticular de 50 a 60% (O'TOOLE et alii, 1979b). No referido estudo foi

demonstrado também que a cultivar africana 63-83 possui 4 vezes mais cera do que a cultivar IR 20, de cultivo irrigado e suscetível à deficiência hídrica. Em estudo posterior (O'TOOLE & CRUZ, 1983), em que 30 cultivares foram analisadas através de método cromatográfico, foi verificado que a quantidade de cera epicuticular está intimamente relacionada à altitude do local de origem. As cultivares nacionais IAC 1246, IAC 25 e as africanas IRAT 13 e 63-83 situaram-se entre as 6 primeiras, o que demonstra a importância da locação fisiográfica nas características hidrológicas dos ambientes de arroz de sequeiro. Um dos componentes não identificados da cera (pico 3) aparenta ser de importância significativa na adaptação de genótipos a ambiente de sequeiro.

GARRITY et alii (1984) encontraram uma ampla variação genotípica na espessura da camada de sílica que reveste a cutícula das espiguetas em 17 cultivares examinadas. Contudo, não foi observada uma clara relação entre a espessura da camada de sílica e a adaptação da cultivar à deficiência hídrica. Por outro lado, Yoshida (1965), citado por GARRITY et alii (1984), sugere que a camada de sílica atua na prevenção da perda de água pela panícula, e que sua espessura determina a taxa de transpiração pela epiderme. Desde que as espiguetas não possuem estômato, o controle da transpiração cuticular torna-se de particular importância à planta de arroz em condições de deficiência hídrica. Conforme demonstrado por BATCHELOR & ROBERTS (1983), 27% do consumo de água pela planta deve-se à panícula.

Portanto, esses atributos da parte aérea podem exercer um papel moderador do consumo de água pela planta, contribuindo juntamente com um sistema radicular profundo, para retardar o estabelecimento de potenciais de água críticos aos processos fisiológicos.

Por permitir à planta conviver com baixos potenciais da água, o ajustamento osmótico é considerado como um mecanismo de tolerância. De acordo com TURNER & JONES (1980), ajustamento osmótico é a redução do potencial osmótico resultante da acumulação de solutos em resposta à deficiência hídrica. Essa alteração das relações hídricas traz como consequência a manutenção total ou parcial da turgescência e a consequente manutenção da condutância estomática, do crescimento dos órgãos da planta e da viabilidade da estrutura reprodutiva.

O potencial de pressão tem sido considerado como o transmissor primário da deficiência hídrica ao processo de crescimento. Dessa forma, o ajustamento osmótico em resposta à deficiência hídrica poderia evitar a perda total da turgescência e permitir a manutenção dos processos fisiológicos apesar da redução do potencial da água (STEPONKUS et alii, 1982). A partir da análise da sensibilidade dos processos fisiológicos à deficiência hídrica (HSIAO, 1973), e da postulação do papel da turgescência como parâmetro mediador do seu efeito sobre o crescimento (HSIAO et alii, 1976), hipóteses alternativas têm sido propostas. Apesar das claras evidências de que o acúmulo de solutos e a turgescência sustentam, por algum tempo, o

crescimento (ACEVEDO et alii, 1979; CUTLER et alii, 1980c; FERRERES et alii, 1978; JONES & TURNER, 1978; MORGAN, 1984; MUNNS et alii, 1979), este é reduzido e eventualmente inibido em situações onde o potencial de pressão se mantém constante (CUTLER et alii, 1980c; MICHELENA & BOYER, 1982; WESTGATE & BOYER, 1984). STENPONKUS et alii (1982) ressaltaram que a consequência primária do ajustamento osmótico é o decréscimo do potencial químico da água, e que seria mais prudente concentrar nessa consequência primária do que no efeito secundário sobre o potencial de pressão.

CUTLER et alii (1980d) sugeriram um modelo de crescimento sustentado por gradientes de potencial da água gerados pelo ajustamento osmótico. WESTGATE & BOYER (1984) evidenciaram que o ajustamento osmótico desempenha um importante papel na manutenção de gradientes favoráveis ao crescimento em expansão. WESTGATE & BOYER (1985a) determinaram que a sensibilidade diferencial de órgãos da planta à deficiência hídrica devem-se à diferenças na turgescência e na manutenção dos gradientes de potencial da água.

Quaisquer que sejam os meios pelos quais o ajustamento osmótico afeta os processos fisiológicos, é um fenômeno comum em cereais, tendo sido observado em folhas de sorgo (FERRERES et alii, 1978; JONES & TURNER, 1978; ACEVEDO et alii, 1979), folhas, talos e raízes de milho (HSIAO et alii, 1976; FERRERES et alii, 1978, ACEVEDO et alii, 1979; MICHELENA & BOYER, 1982; WESTGATE & BOYER, 1984, 1985a), e folhas, ápice reprodutivo e espiguetas de trigo (MUNNS et alii, 1979; MORGAN,

1980a, 1983), entre outros.

A planta de arroz é também capaz de realizar ajustamento osmótico. CUTLER et alii (1980a) observaram ocorrência de ajustamento osmótico em quatro cultivares de arroz condicionadas por um ciclo de secamento prévio. O grau do ajustamento foi função do histórico da cultura e da intensidade do estresse (CUTLER et alii, 1980b). Foi observado também que o ajustamento osmótico reduz o potencial da água crítico para alongamento (CUTLER et alii, 1980c), bem como para enrolamento e secamento da folha (HSIAO et alii, 1984). Considerando esses resultados sobre folhas não parece improvável supor que a estrutura reprodutiva da planta de arroz também seja capaz de realizar ajustamento osmótico. Esse fenômeno foi observado em ápices (MUNNS et alii, 1979) e espiguetas (MORGAN, 1980a) de plantas de trigo, contribuindo para a manutenção do conteúdo relativo de água e do gradiente de potencial da água com os órgãos adjacentes, permitindo assim a sobrevivência do tecido. Por outro lado, WESTGATE & BOYER (1985a) não observaram ajustamento osmótico no estilete da flor do milho, em contraste com o ocorrido em raízes, talos e folhas da mesma planta.

Enquanto diferenças genotípicas no grau do ajustamento foram observadas em cultivares de trigo (MORGAN, 1980a), os estudos de CUTLER et al. (1980c) não evidenciaram diferenças para quatro cultivares de arroz de sequeiro. TURNER et alii (1986b) também não observaram diferenças entre sete cultivares de arroz, pertencentes aos grupos de sequeiro e

irrigado.

2.3. Medição das relações hídricas com câmara de pressão

KAUFFMAN (1981) considera que o estudo dos vários processos fisiológicos afetados pela deficiência hídrica é relevante e aplicável apenas quando o estado da água na planta é perfeitamente caracterizado.

De acordo com KRAMER (1983), uma terminologia termodinâmica para caracterizar o estado hídrico não é nova, tendo sido preconizado desde o início do século. Contudo, o meio científico somente passou a utilizar o termo potencial da água após a proposta de Slatyer & Taylor em 1960.

A câmara de pressão é, na atualidade, o equipamento utilizado rotineiramente na determinação do potencial da água de tecidos vegetais, devido à sua rusticidade, praticidade e facilidade de utilização em condições de campo, ou em situações onde um grande número de amostras é requerido (TURNER, 1981a; BEADLE et alii, 1985).

De acordo com TYREE & HAMMEL (1972), a primeira câmara de pressão foi projetada por Dixon, no início deste século. Por meio de um aparato rudimentar, composto por um cilindro de vidro e uma bomba de compressão, foram determinadas a pressão de equilíbrio e a pressão para murchamento. Esses experimentos pioneiros foram abandonados devido à ocorrência de explosões e à intoxicação derivada do uso de CO₂. Ainda de acordo com TYREE & HAMMEL (1972), não houveram tentativas de

reproduzir ou melhorar os experimentos de Dixon até a década de 60, quando Scholander e colaboradores projetaram um aparato similar ao de Dixon.

A câmara de pressão de Scholander foi desenvolvida a partir da teoria de Walter & Steiner (SCHOLANDER et alii, 1965), as quais através da determinação da depressão do ponto de congelamento do macerado de folhas e raízes de plantas de mangue, predisseram um valor mínimo de $-2,4\text{MPa}$ para a pressão hidrostática no xilema. A partir dessa teoria, SCHOLANDER et alii (1965) desenvolveram um conceito esquemático das relações hídricas que demonstraram na prática através da câmara de pressão. A técnica utilizada pelos autores para determinação do potencial da água no sistema consiste basicamente em introduzir um ramo dentro da câmara, de forma a deixar a extremidade cortada para fora, permitindo sua observação através de uma lente. Pressão é então introduzida vagarosamente no sistema, até que a seiva receda novamente até a superfície cortada. A pressão em que o líquido apenas umedece a superfície, denominada de pressão de equilíbrio, se iguala idealmente com a tensão existente no ramo antes da sua retirada da planta.

2.3.1. Calibração das medições de câmara de pressão com medições psicrométricas do potencial da água

O uso generalizado da câmara de pressão na determinação do potencial de água de tecidos vegetais exige o pressuposto de que a seiva do sistema seja muito diluída. Os

experimentos de SCHOLANDER et alii (1966) indicam efetivamente valores reduzidos de depressão do ponto de congelamento da seiva do xilema, numa amostragem que abarcou variados habitats, incluindo espécies halófitas, de deserto e de floresta. Em plantas de arroz, CUTLER et alii (1979) encontraram valores superiores a $-0,15\text{MPa}$ para o potencial de solutos da seiva do xilema sugerindo não haver necessidade de corrigir os valores de potencial da água obtidos em câmara de pressão, pela concentração da seiva. Por outro lado, a maioria dos autores considera necessário calibrar essas leituras com as obtidas em psicrometro de termopar, consideradas como mais exatas. Essa calibração foi realizada para soja (BOYER & GORHASHI, 1971), sorgo (De ROO, 1969; BLUM et alii, 1973), milho (De ROO, 1969), trigo (FRANK & HARRIS, 1973), café (ANGELOCCI & MAGALHAES, 1977) e arroz (O'TOOLE & MOYA, 1981b). Os resultados em geral, indicam variação da relação entre as duas medidas, em função da espécie estudada, e da idade do material. Em todos os trabalhos, contudo, foi encontrada uma estreita relação linear entre o potencial da água do xilema e o potencial de água da folha. Como exceção, temos o trabalho de ISHIHARA & HIRASAWA (1978), em folhas de arroz. Esses autores observaram que as leituras do potencial da água em psicrometro de termopar apresentavam uma boa concordância com as de câmara de pressão, apenas em plantas sem transpiração. Em plantas com transpiração intensa, as leituras psicrométricas apresentavam valores superiores às de câmara. Isso foi interpretado pelos autores como indicação de que as células do mesofilo estão isoladas da corrente transpiratória, não recebendo a transmissão das pressões

negativas dos vasos condutores, e mantendo dessa forma, potenciais da água superiores. O estudo de MOLZ & BOYER (1978) não dá suporte a esta hipótese ao concluir que o potencial da água de tecidos em expansão deve ser, ao contrário, de 0,12 a 0,33 MPa mais negativo do que o do tecido vascular, para estabelecer o gradiente necessário ao movimento da água associada ao crescimento. Ademais, o trabalho de ISHIHARA & HIRASAWA é contestado por TURNER & LONG (1980), os quais atribuem as diferenças de leitura à falta de proteção à perda de água. Esses autores demonstraram que o potencial da água de folhas descobertas, medido em câmara de pressão, pode resultar em valores de 0,6 a 0,7 MPa mais negativos do que o de folhas cobertas, devido à intensa perda de água nos primeiros 20 a 30 segundos após excisão da folha. Por outro lado, quando o estômato está cerrado, não foram observadas diferenças entre os valores do potencial da água de folhas cobertas e descobertas, explicando assim os resultados de ISHIHARA & HIRASAWA.

A técnica psicrométrica, apesar de ainda ser considerada como padrão para a determinação do potencial da água de tecidos vegetais, é tediosa e, em função do longo tempo de equilíbrio requerido, não é aplicável ao manuseio de grande número de amostras. Além disso, devido à necessidade de controle da temperatura, sua utilização é limitada a laboratório. Ainda assim, está também sujeita a erro experimental. Dessa forma, TALBOT et alii (1975) questionam se as eventuais faltas de concordância com as medidas de câmara de pressão não seriam

também função das medidas psicrométricas, ao serem afetadas pelo corte e conseqüente dano ao tecido amostrado. Quando os autores mediram folhas inteiras de *Picea abies* e *Tsuga canadensis* no psicrômetro de termopar, observaram uma boa concordância com as medidas de câmara de pressão. Por outro lado, significantes desvios foram observados quando, ao usar pedaços de tecido em câmara psicrométrica, a relação entre a área cortada e o volume era pequena (1 a 2 cm²/cm³ de tecido). Seus resultados revelam também que a sensibilidade ao dano físico varia de espécie para espécie.

Ao comparar medidas obtidas em higrômetro de ponto de orvalho e psicrômetro de termopar, NELSEN et alii (1978) apontam a liberação de ions pelas células da superfície cortada, e sua posterior reabsorção, como responsáveis pelo erro experimental. Observaram também que a dimensão do problema varia com o estado hídrico do tecido, e como observado por TALBOT et alii (1975), é específico da espécie e amenizado pela manipulação da relação superfície cortada/volume do tecido.

Ainda com respeito às medidas psicrométricas BAUGH & TANNER (1976a) preconizam as medições "in situ" como única forma de contornar os problemas associados à psicrometria de tecido cortado, que pode resultar em secamento da amostra, liberação da tensão do xilema, anoxia e alongamento celular, entre outros efeitos. Erros significativos podem ocorrer devido à excisão, especialmente na faixa de potencial da água mais positivos. Em suas medições, o tecido cortado apresentou

leituras 0,1 a 0,3 MPa mais negativas do que as leituras "in situ", para batata, girassol, pimenta e soja. Para aveia o potencial da água cresceu após o corte do tecido. Quando os mesmos autores (BAUGH & TANNER, 1976b) comparam as medidas de câmara de pressão com a de um higrometro, "in situ", nas mesmas espécies herbáceas, concluem que em vista da importância da câmara de pressão como um instrumento de campo, muita atenção deve ser dada às perdas evaporativas da água da folha após sua remoção da planta.

2.3.2. Curvas de pressão-volume

Além do seu uso implícito na determinação do potencial da água total, a câmara de pressão tem aplicação na avaliação dos demais componentes do potencial da água, através da técnica de pressão-volume, desenvolvida por SCHOLANDER et alii (1965). De acordo com os autores, essa curva permite caracterizar a deficiência hídrica na planta e reflete com muita precisão as alterações de turgescência.

A elaboração de uma curva de pressão-volume exige que o procedimento para medição do potencial de água do sistema descrito anteriormente (SCHOLANDER et alii, 1965) seja repetido por várias vezes, coletando-se à cada incremento de pressão, a seiva extraída. É necessário, contudo, após a determinação da pressão de equilíbrio, ou seja, aquela em que a seiva não fluiu para o interior, nem para fora da planta, aplicar pressões capazes de fazer fluir seiva ("overpressure") e após a coleta, determinar a nova pressão de equilíbrio. É então construído um

gráfico de recíproco da pressão de equilíbrio versus o volume cumulativo da seiva extraída (TYREE & HAMMEL, 1972).

TYREE & HAMMEL (1972) e CHEUNG et alii (1976), apresentam em detalhe o desenvolvimento da teoria relacionada à aplicação das curvas de pressão-volume nas relações hídricas. Mais recentemente, RITCHER (1978b) apresenta um diagrama baseada na relação clássica entre potencial de solutos e volume celular, de Boyle & Vant Hoff para descrever as relações hídricas em células e órgãos vegetais.

Em sumário, os pontos a serem destacados no que tange à aplicação prática das curvas de pressão-volume são os que se seguem.

a) A curva de pressão volume inicialmente não é linear para pequenos volumes de água extraída do simplasto, mas atinge uma relação linear à medida que o volume extraído torna-se maior.

b) A pressão de equilíbrio inicial é igual em magnitude à tensão da água do apoplasto antes da aplicação de pressão, desde que o potencial da água do suco celular está em equilíbrio com o do xilema.

c) Ao atingir a porção linear da curva, o potencial de pressão da maioria das células é zero e dessa forma a pressão de equilíbrio se iguala ao potencial osmótico do suco celular.

d) A extrapolação de porção linear da curva até a ordenada, estima o potencial osmótico inicial ou à plena turgescência, enquanto a sua extrapolação até a abscissa dá uma medida do volume do simplasto.

De acordo com HINCKLEY et alii (1980), as intercessões da porção linear da curva com a abscissa e a ordenada, fornecem uma estimativa do comportamento ideal de um conjunto de dados. Além disso, diferenças entre curvas podem ser usadas para demonstrar a ocorrência de ajustamento osmótico. WENKERT et alii (1978) propõem utilizar a diferença entre potenciais osmóticos a plena saturação e no ponto de perda da turgescência como outra maneira de estimar ajustamento osmótico através de curvas de pressão volume.

As curvas de pressão-volume foram, na prática, aplicadas mais amplamente na determinação das relações hídricas em ramos de espécies lenhosas (SCHOLANDER et alii 1965; TYREE et alii 1973; HELLKVIST et alii 1974; TALBOT et alii 1975) e o procedimento é considerado, por alguns autores, como muito trabalhoso. Em função das características dessas espécies, e do uso de ramos inteiros, são requeridos de 8 a 24 horas de trabalho para uma única amostra. De acordo com TYREE et alii (1978), a ocorrência de embolias ou outros bloqueios ao fluxo axial da água leva a tempos de equilíbrio muito longos. Além disso, como apontado por BEESON et alii (1986), existe o risco de ao extrapolar os resultados do ramo inteiro para suas unidades, no caso as agulhas de pinheiro, fazer uma superestimação da água apoplástica.

TALBOT et alii (1975) propuseram uma variação da metodologia clássica em que, ao invés de extrair água dos ramos sob pressão, estes são deixados transpirar livremente ao ar. Enquanto a variação do volume da água, é determinado por pesagens consecutivas, o potencial da água é estimado por meio de psicrometro de termopar, em discos de folhas. Essa técnica permite um ganho bem acentuado de tempo.

CHEUNG et alii (1975) foram pioneiros na aplicação do procedimento clássico de SCHOLANDER et alii (1965), a folhas isoladas de espécies lenhosas. A utilização rotineira de ramos ao invés de folhas, devia-se basicamente à dificuldade de recuperar os pequenos volumes de água extraída. Devido a isso, os autores estabeleceram limites mínimos para peso e área das folhas, além de limitar a amostragem a espécies com pecíolo redondo e resistente.

RITCHER (1978a), aplicou a técnica de TALBOT et alii (1975), para folhas de espécies lenhosas e herbáceas. Mais recentemente, HINCKLEY et alii (1980) associaram as duas técnicas de obtenção das curvas de pressão-volume, realizando pesagens consecutivas de ramos de espécies herbáceas, intercaladas por determinação do potencial de água dos mesmos ramos, por meio de câmara de pressão. De acordo com RITCHIE & RODEN (1985), essa técnica alternativa é atrativa porque simula uma desidratação natural, em que a água é perdida através da transpiração estomática e cuticular, ao invés de ser empurrada artificialmente através do talo até a superfície cortada. Além disso, diversas

análises podem ser conduzidas simultaneamente, por uma única pessoa, com um único aparelho. Como argumentado por WENKERT (1980), apesar da técnica clássica permitir uma medição precisa de pequenas alterações de volume com alterações da turgescência, seus resultados não abrangem um grande número de amostras. Além disso, equipamento e técnica especializados são requeridos para medição da seiva extraída. Em função de suas vantagens a metodologia alternativa foi adotada por WILSON et alii (1980) para folhas de forrageiras, por WENKERT (1980) para folhas de milho e KARLIC & RITCHER (1983) para folhas de espécies herbáceas.

Curvas de pressão-volume para arroz foram obtidas por CUTLER et alii (1979), usando o procedimento clássico. Os autores determinaram a sequência de pressões em excesso e tempo de coleta requerido para a espécie. Em contraste com o longo tempo preconizado para as espécies lenhosas, o autor preconiza 25 a 60 minutos como suficiente para estabelecer uma curva completa. O procedimento adotado por AGGARWAL & SINHA (1984) para folhas de trigo é similar ao de CUTLER et alii (1979) não sendo observadas maiores precauções com respeito à estabelecimento de equilíbrio.

Apesar de na maior parte dos casos a curva de pressão-volume ser representada como o recíproco da pressão de equilíbrio versus o volume cumulativo de água extraído, existem algumas variantes utilizadas por alguns autores. Os valores da abscissa podem ser transformados em conteúdo relativo de água (GRACE & RUSSEL, 1977; WILSON et alii, 1980; AGGARWAL & SINHA,

1984), e dessa forma a comparação de diferentes curvas é facilitada apresentando a perda de água como um percentual do conteúdo de água à plena saturação. Uma outra variante é preconizada por RITCHER (1978b). De acordo com o autor, a curva do potencial da água versus o recíproco do conteúdo relativo de água permite contornar os seguintes problemas, em relação à apresentação tradicional:

a) impossibilidade de apresentar o intervalo completo de potencial da água, desde que seu recíproco, para uma célula turgida, resulta em um valor infinito na ordenada. Pela mesma razão os potenciais de pressão próximos a saturação não podem ser representados no gráfico;

b) para valores mais negativos de potencial da água, o recíproco tende a encobrir as oscilações devido a erro experimental, dando idéia errônea da precisão das observações.

Essa forma de apresentação contudo, não é empregada comumente na literatura, onde prevalecem os procedimentos clássicos de obtenção e apresentação de curvas de pressão-volume.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado nas instalações do Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAF), da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), localizado na Fazenda Capivara, município de Goianira, em Goiás, no período de 1986 a 1988.

3.1. Condução de Plantas em Casa de Vegetação

Os experimentos que fazem parte do presente estudo foram realizados em câmara de crescimento, utilizando plantas cultivadas em vasos e mantidas em casa de vegetação, até o estágio de crescimento adequado à imposição dos tratamentos.

A cultivar de arroz de sequeiro selecionada para o estudo foi a IAC 165, que já havia sido avaliada para resistência à seca em condições de campo e classificada como moderadamente resistente. Essa característica, aliada ao ciclo curto e

consequente menor período de ocupação de espaço em casa de vegetação, além da sua moderada resistência à brusone, tornaram-na especialmente adequada às condições do estudo.

Recipientes plásticos, com capacidade para 10 litros e possuindo 25 cm de diâmetro superior, foram cheios com uma mistura composta por 5,3 kg de solo Latossolo Vermelho-Amarelo e 2,7 kg de areia lavada, num total de 8 kg de substrato por vaso.

O baixo pH do solo foi corrigido pela adição, à cada vaso, de 7,5 g de calcário dolomítico finamente moído e misturado de forma homogênea. A adubação consistiu em 1,0 g de sulfato de amônia, 1,4 g de superfosfato triplo, 1,2 g de cloreto de potássio, 0,5 g de FTE BR-2 e 0,3 g de sulfato de zinco, também adicionados de forma homogênea à cada vaso.

Por ocasião da semeadura foram feitas doze covas, distribuídas de forma simétrica, e colocadas 5 sementes por cova. Vinte dias após foi feito o desbaste conservando-se apenas uma planta por cova. À medida que iam sendo emitidos, os perfilhos secundários foram eliminados, de forma a manter 12 colmos uniformes na aparência e sincronia do desenvolvimento em cada vaso.

Aos 30 e aos 60 dias após semeadura as plantas receberam 1 g de sulfato de amônia por vaso. Para possibilitar uma adubação homogênea, o adubo foi previamente dissolvido em 100 ml de água.

A primeira irrigação dos vasos, realizada antes da semeadura, foi feita de forma a saturar o solo. Subsequentemente, a irrigação foi feita duas vezes ao dia para manter as plantas supridas de água e, ao mesmo tempo, evitar a excessiva percolação dos nutrientes, adicionando quantidades conhecidas de água que variavam em função do crescimento vegetativo das plantas e das variações sazonais de temperatura e umidade. Saliente-se que, para assegurar a existência contínua de plantas no estágio adequado, foram realizados plantios espaçados de 30 dias, ao longo de todo o ano. Apesar da impossibilidade de controlar a temperatura da casa de vegetação, o sistema de ventilação permitiu manter as máximas abaixo de 35°C. Devido ao efeito danoso de temperaturas abaixo de 16°C à fertilidade de espiguetas, grupos de plantas que suportaram tais temperaturas na fase reprodutiva não foram utilizados nos experimentos.

Para evitar efeito de posição, foi feito, rotineiramente, o rodízio dos vasos nas bancadas.

3.2. Condução das Plantas em Câmara de Crescimento e Indução da Deficiência Hídrica

Aproximadamente sete dias antes do início dos tratamentos, os vasos foram transferidos para uma câmara de crescimento, marca Percival, modelo PGW-180.

Para minimizar a perda de água por evaporação durante os experimentos, 200 g de palha de arroz foram distribuídas na superfície dos vasos. Estes foram pesados em

balança, com precisão de 0,1 g, e água adicionada até que o solo atingisse capacidade de campo. Levando em consideração o peso do solo, dos vasos, da palha de arroz e das plantas, bem como a curva de retenção de água para o solo em questão, o peso a ser atingido situava-se entre 10,3 e 10,4 kg. Os vasos passaram, então, a ser pesados diariamente, às 8 horas da manhã, e recalibrados para o peso inicial. Após esse período foram descartados os vasos que apresentaram um padrão de consumo de água muito diferenciado, e mantidos os mais uniformes. Dependendo da finalidade e da duração do experimento, foram mantidas as doze plantas por vaso, ou eliminadas duas delas.

Em todos os experimentos realizados no decorrer do estudo, foi mantida uma temperatura diurna em torno de $27 \pm 1^{\circ}\text{C}$ e noturna de $24 \pm 1^{\circ}\text{C}$. O fotoperíodo foi de doze horas, com uma densidade de fluxo de fótons de $800 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ na altura da copa das plantas, fornecidas por lâmpadas fluorescentes e incandescentes. A umidade relativa do ar não foi um fator totalmente controlável, mas procurou-se, através de variação na abertura da tampa do umidificador, ou mantendo-o ligado ou desligado, variá-la de acordo com os objetivos dos experimentos. Normalmente mantinha-se o umidificador desligado no início dos experimentos para acelerar a entrada das plantas em estresse, ligando-o quando era atingido esse ponto, e retirando-se a tampa quando as plantas apresentavam murchamento total.

A indução de deficiência hídrica consistiu em suspensão da irrigação, por um período mínimo de quatro dias e máximo de oito dias. Na maior parte dos experimentos a irrigação

foi suspensa em nove vasos, mantendo-se nove vasos continuamente irrigados como controle. Em dois dos experimentos, a indução de tratamentos adicionais implicou em variação da época da suspensão da irrigação. Em um terceiro experimento, as plantas foram mantidas em um potencial da água pré-fixado, através da reposição diária da água consumida.

No decorrer dos experimentos, as medições de caráter destrutivo foram realizadas em todos os vasos, medindo-se uma planta por vaso, diariamente.

Após a realização das medições planejadas, os vasos permaneceram em câmara de crescimento até completar o período reprodutivo das plantas remanescentes, sendo, então, transferidos para casa de vegetação para amadurecimento dos grãos. Em alguns casos, por não haver planta remanescente, ou interesse nos dados de colheita, os vasos foram eliminados após completar o ciclo de medições.

3.3. Metodologia de medição das relações hídricas e demais parâmetros fisiológicos

A seguir é descrita a metodologia utilizada para caracterizar a resposta da cultivar IAC 165 à deficiência hídrica na fase de florescimento. Devido ao caráter destrutivo das medições e da impossibilidade de conduzir muitos vasos de uma só vez na câmara de crescimento, foram realizados vários experimentos, nos moldes já descritos, para atender aos objetivos do estudo.

3.3.1. Potencial de água em folhas e panículas (Ψ_{FB} e Ψ_{PAN})

As medições de potencial da água de folhas (Ψ_{FB}) e panículas (Ψ_{PAN}), visando caracterizar a intensidade da deficiência hídrica e correlacioná-la com outros parâmetros, foram normalmente realizadas das 13:00 às 15:00 h (meio do dia). Conforme caracterizado em experimentos preliminares, o potencial da água das plantas, nas condições da câmara de crescimento, decrescia do início da manhã até as 13:00 h, mantendo-se então relativamente constante até as 17:00 h. Em alguns casos foi também determinado o potencial da água no início do dia, medido às 7:00 h, após o acender das luzes da câmara.

Foi normalmente amostrada uma planta por vaso, diariamente, nos dois tratamentos, quais sejam, plantas irrigadas ou plantas submetidas à deficiência hídrica. As folhas ou panículas selecionadas foram envoltas em envelope duplo de papel alumínio e seccionadas com lâmina de barbear, na altura do colar (porção espessa da folha situada entre a lâmina e a bainha) no caso de folhas, ou do último entrenó do colmo, no caso de panículas. A amostra foi imediatamente afixada a um suporte de amostras e encerrada hermeticamente em uma câmara de pressão, modelo 3005 da Soilmoisture Corp., ficando apenas um pequeno segmento da folha contendo a superfície cortada, exposto ao ambiente. Ar comprimido foi então introduzido vagarosamente no sistema e quando, através de uma lupa manual, observou-se a primeira gotícula de água na superfície cortada, o fluxo de ar

foi estancado e feita a leitura da pressão aplicada no manômetro do aparelho. Essa metodologia baseou-se na técnica desenvolvida por SCHOLANDER et alii (1965), tendo sido tomadas as precauções descritas por TURNER (1981a).

3.3.2. Potencial da água de espiguetas (Ψ_{ESP})

Após a estimativa do potencial da água da panícula através de câmara de pressão, espiguetas do terço médio foram retiradas e imediatamente encerradas em câmara psicrométrica, modelo C-52 da Wescor, previamente calibrada com soluções de KCl. Decorrido o prazo para equilíbrio, foi lida em um microvoltímetro, modelo HR-33 da Wescor, a força eletromotriz gerada no sistema pela aplicação do método de ponto de orvalho (Brunini 1983). Foram normalmente realizadas três medições após o suposto equilíbrio. A média das duas leituras mais próximas foi utilizada para estimar o potencial da água das espiguetas, aplicando as equações de regressão calculadas à partir das curvas de calibração para cada câmara. Em função do limitado número de câmaras disponíveis, e do longo tempo requerido para o equilíbrio das amostras (3 a 6 h), foram realizadas apenas duas a três medições por tratamento/dia.

3.3.3. Curvas de pressão-volume

Para a obtenção de curvas de pressão volume e consequente determinação das relações hídricas em folhas e panículas, foram utilizadas duas metodologias distintas, aqui designadas como metodologia clássica e metodologia alternativa.

A metodologia clássica foi baseada na técnica de SCHOLANDER et alii (1965) e descrita por CUTLER et alii (1979).

Perfilhos selecionados em cada tratamento foram recolhidos na tarde anterior ao dia da medição, e cortados novamente sob água. Af permaneceram envoltos por plástico preto até a manhã seguinte, quando já plenamente reidratadas, folhas e panículas do mesmo perfilho foram amostradas sequencialmente. Previamente à sua excisão do perfilho, a amostra foi envolta em saco plástico e em envelope duplo de papel alumínio, visando minimizar a perda de água durante a permanência na câmara de pressão. A amostra foi pesada com a precisão de 0,001g para determinação do peso turgido (PT), e rapidamente afixada no suporte de amostra e encerrada no vaso de pressão, lendo-se a pressão de equilíbrio inicial conforme descrito para a medição do potencial da água no item 3.3.1. Amostras com potencial da água superior a $-0,2\text{MPa}$ foram descartadas nessa etapa de medição. Após a determinação da pressão de equilíbrio inicial a pressão foi aumentada, e a seiva extraída recolhida em recipiente apropriado, durante um período de tempo pré-determinado. Isso feito, a pressão em excesso foi retirada, voltando-se à pressão de equilíbrio e o recipiente retirado para imediata pesagem, com precisão de 0,001g. Logo após foi lida a nova pressão de equilíbrio e todo o procedimento repetido até serem atingidos potenciais ao redor de $-4,0\text{MPa}$, limite imposto pelas características da câmara de pressão utilizada. Para cada etapa de construção da curva para folhas ou para panículas, foram

impostas as pressões em excesso e utilizados os tempos de recolhimento de seiva determinados em experimentos preliminares, e que são especificados na tabela 1. Foram normalmente requeridos em torno de 1 hora e 30 minutos para obter os dados necessários para construção de uma curva de pressão-volume para folhas, e cerca de 3 horas para panículas.

Tabela 1. Tempos de aplicação de pressão, e pressão em excesso à pressão de equilíbrio, utilizados rotineiramente na coleta de seiva e elaboração de curvas de pressão-volume, em folhas ou panículas de arroz.

Ordem de coleta	Folhas		Panículas	
	Tempo (min.)	Pressão (MPa)	Tempo (min.)	Pressão (MPa)
1	2	2	10	2
2	2	2	10	2
3	3	2	12	2
4	3	2	12	3
5	3	2	15	3
6	5	3	20	3
7	8	3	20	4
8	10	3	20	4
9	10	3	20	5
10	12	4	20	5
11	12	4		
12	10	4		

Em função do longo tempo requerido pela aplicação da metodologia clássica em plantas de arroz, optou-se por testar um método alternativo, embasado na metodologia preconizada por WENKERT (1980), com algumas modificações.

Perfilhos foram amostrados e reidratados na forma já descrita para a metodologia clássica. Em torno de 50 folhas e panículas, após determinação do peso úrgido (PT), foram deixadas

secar por tempos variados à temperatura ambiente, sob uma bancada dotada de lâmpadas fluorescentes, fornecendo cerca de $100 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (ponto de compensação). Para evitar que o secamento se desse muito rapidamente, a umidade ambiente em torno de 40%, foi elevada para 70% por meio de um umidificador.

Para abranger todo o intervalo de potencial da água necessário à construção de uma curva, foram usados diversos tempos de secamento, compreendidos entre um mínimo de 5 minutos, e um máximo de 1 hora. Cada panícula ou cada folha foi utilizada apenas uma vez, compondo assim um ponto da curva.

Dessa forma, panículas e folhas foram retiradas sequencialmente da bancada, para determinação do peso fresco (PF) e imediatamente inseridas em câmara de pressão para determinação do potencial da água correspondente. Subsequentemente, as amostras foram deixadas secar em estufa de ventilação forçada a 70°C por no mínimo 24 horas, até peso constante, e pesadas novamente para determinação do peso seco (PS). As determinações de peso da amostra permitiram a determinação do conteúdo relativo de água (CRA) pela seguinte fórmula (TURNER, 1981a):

$$\text{CRA} = \frac{\text{PF} - \text{PS}}{\text{PT} - \text{PF}} \times 100$$

Para determinação da curva de pressão volume o potencial da água (Ψ) foi transformado no seu recíproco, $1/\Psi$, e elaborados gráficos em que esse valor foi usado na ordenada e o CRA na abscissa.

Em ambas as metodologias, clássica e alternativa, foram realizadas medições sobre o controle irrigado e sobre o tratamento que sofreu deficiência hídrica, quatro dias após suspensão da irrigação. Foram medidas três folhas e três panículas em cada tratamento, pela metodologia clássica, e 50 folhas e 50 panículas em cada tratamento, pela metodologia alternativa. No caso da metodologia clássica, foram calculados graficamente o potencial osmótico a plena turgescência (Ψ_{st}), e o potencial da água no ponto de turgescência zero (Ψ_{zo}), de acordo com o sugerido por TYREE & HAMMEL (1972) e CUTLER et alii (1979). Para a metodologia alternativa o Ψ_{st} foi calculado através de ajuste matemático da porção linear da curva de pressão-volume obtida.

3.3.4. Transpiração

O efeito da deficiência hídrica sobre a transpiração das plantas foi estudado durante um ciclo de secamento de oito dias, nos dois tratamentos padrão, controle irrigado ou plantas sem irrigação, cada um constituído por nove vasos contendo doze plantas em estágio de emissão de panículas. A transpiração foi estimada através da variação diária do peso de vasos, utilizando balança com precisão de 0,1g. Para minimizar a evaporação, a superfície do solo foi coberta com palha de arroz. Além disso, foi usada a variação do peso de vasos similares, sem plantas, como fator de correção. Como o experimento compreendeu amostragens destrutivas para determinação de outros parâmetros, o

número de plantas existente foi levado em consideração ao se calcular a transpiração por planta por dia.

3.3.5. Área foliar

As alterações de área foliar decorrentes dos processos de enrolamento, senescência e morte das folhas, foram estudadas em paralelo com o efeito da deficiência hídrica sobre a transpiração.

A área foliar foi medida em nove plantas por tratamento por dia. Para tanto foi utilizado um medidor integrador automático, dotado de sensor fotoelétrico, modelo LI-3000 da Lambda Instruments Corp. Previamente à medição da área foliar, foi determinado o potencial da água e o enrolamento da folha bandeira. Logo após todas as folhas de um perfilho foram destacadas e passadas pelo medidor, para caracterizar a área foliar efetivamente exposta à radiação (AFE). Foram tomados cuidados necessários para evitar perda de água adicional e consequente alteração do enrolamento original. Posteriormente, as folhas foram reidratadas e novamente medidas para caracterizar a área foliar real (AFR). A exposição relativa da área foliar (ER) foi calculada pela seguinte fórmula, desenvolvida durante o estudo:

$$ER = \frac{AFE}{AFR} \times 100$$

À medida que os sintomas de senescência e morte

das folhas se evidenciaram, as folhas foram separadas de acordo com sua categoria em área verde, senescente ou morta, as duas primeiras sendo medidas antes e após reidratação. As áreas mortas não eram passíveis de reidratação e foram medidas uma única vez.

3.3.6. Enrolamento de folhas

O enrolamento das folhas foi quantificado através de escala visual em que a nota 1 equivaleu a ausência de enrolamento e nota 5 a enrolamento máximo.

A relação entre o enrolamento e o potencial da água da folha foi estudado em dois experimentos, o 2o. deles medindo-se adicionalmente a área foliar e a transpiração, conforme descrito no item 3.3.5. Uma medição adicional foi realizada sobre o experimento em que foram determinadas as curvas de pressão volume pela metodologia alternativa (item 3.3.3). A quantificação do enrolamento após hidratação das plantas, em paralelo à determinação do potencial da água e do conteúdo relativo de água, seguiu a metodologia de HSIAO et alii (1984). Dessa forma, foi induzido enrolamento sobre folhas não submetidas à deficiência hídrica, e realizada a comparação da relação do potencial da água versus enrolamento nesse tratamento com o tratamento submetido a um ciclo de secamento de quatro dias.

3.3.7. Indução de esterilidade de espiguetas por deficiência hídrica

O estudo foi realizado utilizando plantas e condições de câmara de acordo com o descrito anteriormente. Foram induzidos quatro tratamentos diferenciais, no que tange à época de suspensão da irrigação, cada um deles aplicado sobre cinco vasos com doze plantas:

- a) controle irrigado ou tratamento 1
- b) suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias após a semeadura ou tratamento 2
- c) suspensão da irrigação dos 65 aos 70 dias após a semeadura ou tratamento 3
- d) suspensão da irrigação dos 67 aos 70 dias após a semeadura ou tratamento 4.

O potencial da água foi medido à cada dois dias durante o ciclo de secamento, permanecendo dessa forma nove plantas por vaso para verificação do efeito sobre as panículas. Foram anotadas as datas de emissão ou emergência (DAEP) e de início do florescimento (DAF) para todas as panículas. Na maturidade, foi determinada a altura das plantas e estas foram colhidas individualmente, tendo sido determinados o comprimento total da panícula (CPAN), medido do pedúnculo à ponta da panícula, e o comprimento da porção exposta ou emitida da panícula (CEXP), medido do colar da folha bandeira à ponta da panícula. O percentual de exposição da panícula (% EXP) foi calculado pela seguinte fórmula (O'TOOLE & NAMUCO, 1983):

$$\% \text{ EXP} = \frac{\text{CEXP}}{\text{CPAN}} \times 100$$

Em laboratório foram realizadas as contagens de grãos cheios (GCH) e grãos vazios. Do seu somatório foi obtido o número de espiguetas (ESP). O percentual de fertilidade das espiguetas (% FERT) foi calculado como segue (NAMUCO & O'TOOLE, 1986):

$$\% \text{ FERT} = \frac{\text{GCH}}{\text{ESP}} \times 100$$

Foi realizada a análise de variância para os parâmetros estudados, e as médias dos tratamentos foram comparadas através do teste de Tukey a 5% de significância.

3.3.8. Emissão da panícula

Durante a fase de emissão de panículas foram introduzidos três tratamentos diferenciais quanto ao manejo da água, e que tinham por objetivo gerar variabilidade na intensidade da deficiência hídrica:

- a) Controle irrigado, constituído por cinco vasos contendo dez plantas, e denominado tratamento 1
- b) tratamento com suspensão da irrigação um dia antes da emissão das panículas, visando induzir uma deficiência hídrica fraca, constituído por cinco vasos contendo dez plantas, e denominado tratamento 2
- c) tratamento com suspensão da irrigação dois dias

antes da emissão das panículas, visando induzir deficiência hídrica moderada. Este tratamento foi aplicado em dez vasos, para selecionar os cinco mais homogêneos quanto ao estado hídrico das plantas. No entanto, foi possível dividi-los em dois grupos, de acordo com a variação do potencial da água durante os três primeiros dias de emissão das panículas. Os cinco vasos que atingiram, ao final do ciclo de secamento, potenciais da água da folha em torno de $-1,8$ MPa, caracterizando uma deficiência hídrica de intensidade moderada, compuseram o tratamento 3. Os cinco vasos que atingiram potenciais da água da folha em torno de $-2,5$ MPa, caracterizando uma deficiência hídrica severa, compuseram o tratamento 4.

O alongamento do pedúnculo da panícula foi acompanhado por um período de três dias, em duas panículas de cada vaso, em intervalos que variaram de duas a três horas, a partir das 8:00 até as 17:00 hs. Para minimizar a variabilidade no crescimento inerente ao grau de emissão das panículas, foram selecionadas para medição apenas aquelas emitidas simultaneamente. Tomando-se como referência o colar da folha bandeira, mediu-se a distância deste à ponta da panícula utilizando uma régua.

Diariamente, foi realizada medição do potencial da

água, no meio do dia, em panículas possuindo o mesmo grau de emissão daquelas selecionadas para avaliar o crescimento. No 1o. e 3o. dias essa medição foi realizada também no início do dia. Em ambos os casos, foi medido também o potencial da água da folha bandeira, correspondente à panícula amostrada.

Foram calculadas as taxas horárias de crescimento para cada intervalo de medição, nos quatro tratamentos. Para estabelecer o potencial da água crítico ao processo, foram calculados os valores médios do percentual de inibição do crescimento e o correspondente potencial da água da panícula, nos períodos em que ambos os parâmetros foram medidos.

3.3.9. Inibição da abertura de flores

Foram realizados dois experimentos em que a abertura de flores foi observada a intervalos de 2h, à partir das 10 e até as 16h. Flores abertas nos intervalos considerados foram contadas e marcadas com cores diferenciadas, em vasos submetidos ou não à deficiência hídrica. Ao mesmo tempo, durante os três dias de duração dos experimentos, foi determinado o potencial da água em panículas no mesmo vaso e possuindo o mesmo grau de emissão das panículas em que se observou a abertura de flores. Para o 1o. estudo foram utilizados os tratamentos descritos no item 3.3.8, sendo observadas duas panículas por vaso, cinco vasos por tratamento.

No 2o. estudo foram utilizadas plantas com diferentes níveis de potencial da água, obtidos através do

manejo diferenciado da irrigação, previamente à antese, em um grande número de vasos. No 10. dia de antese, foram selecionados 6 vasos, representando uma graduação de potencial da água entre -0,6 e -1,8 MPa, e possuindo panículas homogêneas quanto ao estágio de emissão. Os potenciais da água assim induzidos foram, dentro do possível, mantidos durante os três dias de acompanhamento da antese, pela adição, ao final do período luminoso, do volume de água consumido durante o dia. As observações da antese, em cada nível de potencial da água, representado por vasos individuais, abrangeram três plantas, as quais serviram posteriormente à determinação da fertilidade das espiguetas. O potencial da água foi determinado diariamente, no meio do dia, em três panículas por vaso.

3.3.10. Dessecamento de espiguetas

O dessecamento de espiguetas, expresso pelo aparecimento de áreas de coloração mais clara, abrangendo toda ou parte da espiguetas, foi observado em paralelo com o potencial da água na maioria dos experimentos, classificando-se a panícula em duas categorias, com ou sem dessecamento, o que permitiu estabelecer a amplitude de variação do potencial da água crítico à indução do processo.

Durante a realização das curvas de pressão volume de panículas, descritas no item 3.3.3, foi determinado o número de espiguetas dessecadas, pela adaptação da metodologia sugerida por O'TOOLE et alii (1984) para quantificar a área morta em panículas. Dessa forma, após a secagem parcial e determinação do

peso fresco e do potencial da água, as panículas foram deixadas equilibrar por 2h, em sacos plásticos, à temperatura ambiente, e feita a contagem do número de espiguetas em que áreas esbranquiçadas eram discerníveis. Logo após foram levadas para estufa de ventilação forçada a 70°C, para posterior determinação do peso seco. Dessa forma, foi possível construir gráficos para estabelecimento da relação do dessecamento versus o potencial da água e o conteúdo relativo de água, nos dois tratamentos, ou seja, plantas irrigadas e plantas submetidas a um ciclo de secamento de quatro dias.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Adaptações da folha à deficiência hídrica

Em gramíneas, o enrolamento das folhas é uma resposta comum à deficiência hídrica resultando numa redução acentuada da área foliar exposta à radiação bem como numa orientação mais vertical das folhas. Desta forma, são reduzidos, ao mesmo tempo, a área foliar efetiva e a carga de energia incidente e, conseqüentemente, a taxa de transpiração (BEGG, 1980).

A relação entre o enrolamento da folha e o potencial da água, para a cultivar IAC 165, foi estabelecida inicialmente em dois experimentos, durante um ciclo de secamento de 8 dias aplicado no estágio de emissão das panículas. Em ambos os casos, os primeiros sinais de enrolamento foram detectados no 4º dia após suspensão da irrigação. Apesar das plantas terem sido conduzidas de forma análoga no período anterior e durante o ciclo

de secamento, foram observadas diferenças nítidas de resposta nos dois experimentos, conforme pode ser observado na figura 1. O 1º experimento (Fig. 1A) apresentou enrolamento (nota 2) num potencial da água mínimo de -0,54 MPa, ao passo que, no 2º experimento (Fig. 1B), o enrolamento se evidenciou apenas a -0,80 MPa. O potencial mínimo requerido para atingir as notas 3 e 4 também foi superior no 1º experimento. A nota 5, contudo, foi atingida a potenciais similares.

A literatura também aponta uma grande amplitude de potenciais da água capazes de induzir enrolamento de folhas. O início do enrolamento ocorreu entre -1,0 e -1,2 MPa (TOMAR & GHILDYAL, 1973), -1,2 a -1,6 MPa (HSIAO et alii, 1980) e -0,8 a -1,2 MPa (O'TOOLE & CRUZ, 1980), enquanto a escala completa, com base em nota visual, se evidenciou entre -0,8 e -2,3 MPa (O'TOOLE & CRUZ, 1980). Além das inerentes diferenças genotípicas, especialmente quando cultivares de sequeiro e irrigado são comparadas (O'TOOLE & MOYA, 1978; JONES, 1979; O'TOOLE & CRUZ, 1980 e TURNER et alii, 1986a), contribui para a variação na relação potencial da água versus enrolamento, o histórico da cultura. Plantas conduzidas em casa de vegetação (O'TOOLE & CRUZ, 1980) apresentam enrolamento em potenciais mais positivos do que plantas conduzidas em campo (JONES, 1979; TURNER et alii, 1986a).

O resultado obtido com a cultivar IAC 165 no 2o. experimento foi mais compatível com o observado por O'TOOLE & CRUZ (1980). A diferença em relação ao 1o. experimento deve estar relacionada a diferenças ambientais durante o crescimento das

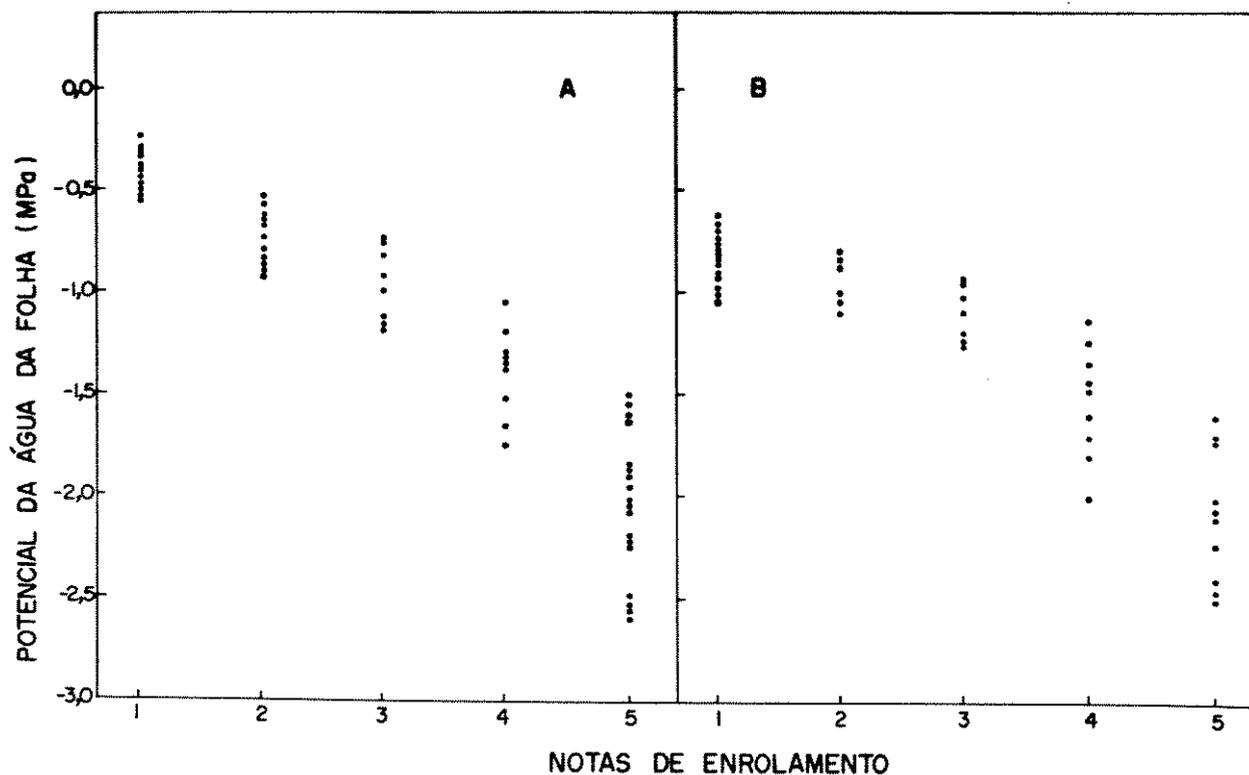


Fig. 1. Notas de enrolamento observadas em folhas de arroz nos potenciais da água induzidos por suspensão da irrigação de vasos, em condições de câmara de crescimento, em dois experimentos distintos (A e B).

plantas em casa de vegetação, induzindo a diferenças no potencial de solutos. Sabe-se que o enrolamento da folha do arroz é normalmente associada com a perda do potencial de pressão ou turgescência (Ψ_p) de células especializadas denominadas 'buliformes' (O'TOOLE & CRUZ, 1980). De acordo com FAHN (1977) essas células são normalmente encontradas na epiderme das folhas de gramíneas, localizando-se em faixas paralelas nas áreas entre as nervuras e apresentando-se dispostas em formato de leque, numa sessão transversal. A parede celular é constituída por celulose e substâncias pecticas, sendo a camada mais externa coberta por cutícula. Essas células quase não possuem cloroplastos e contém muita água, tendo uma função definida no enrolamento e desenrolamento das folhas como resultado da perda ou ganho de água.

Devido à estreita dependência do Ψ_p no potencial de solutos (Ψ_s), é evidente que alterações desse componente do estado hídrico deve causar efeito sobre o enrolamento. De acordo com o observado por HSIAO et alii (1984), o ajustamento osmótico alterou a relação entre o potencial da água e o enrolamento, retardando o seu aparecimento em um ciclo de secamento.

Em consequência das adaptações apresentadas pela planta em resposta à deficiência hídrica, o processo de enrolamento tem um caráter dinâmico e transitório, especialmente em cultivares de arroz de sequeiro. Conforme observado por O'TOOLE & MOYA (1978), tais cultivares apresentam uma alta capacidade de reidratação noturna em condições de campo, e são capazes de manter um potencial da água superior durante o dia.

Suas folhas podem se apresentar desenroladas pela manhã, enrolar no decorrer do dia, para desenrolar novamente no fim da tarde, num potencial da água inferior ao requerido anteriormente para a mesma resposta. O'TOOLE & CHANG (1979) consideram uma vantagem adaptativa do arroz de sequeiro em relação ao irrigado, a maior flexibilidade de enrolamento e desenrolamento de folhas.

Devido à baixa capacidade de reidratação noturna das plantas conduzidas em vasos contendo 8 l de solo, e do pequeno gradiente de defice de pressão de vapor ao longo do dia, nas condições de câmara de crescimento, a variação do potencial da água não foi tão intensa no presente estudo, e dessa forma o enrolamento apresentou pouca variação ao longo do período luminoso, sendo medido das 13:00 às 14:00 hs. É possível que a ampla dispersão dos potenciais para uma mesma nota (Fig. 1) reflita a variação na resposta de um dia para outro, desde que a relação foi medida ao longo de um ciclo de secamento. Para sanar esse inconveniente e, ao mesmo tempo, dirimir a aparente discrepância entre os dois experimentos, foi realizado um experimento adicional. Em função da nova metodologia adotada (HSIAO et alii, 1984), que compreendeu reidratação da folha e secamento parcial por tempos variados, foi possível seguir a evolução do enrolamento em função do potencial da água em um mesmo dia, para folhas supostamente possuindo o mesmo Ψ_s inicial. Para esse experimento foram realizadas duas amostragens; a 1ª utilizando apenas plantas irrigadas, cujo potencial da água era de $-0,52 \pm 0,02$ MPa no momento do recolhimento das plantas; e a 2ª utilizando plantas submetidas a um ciclo de secamento de 4

dias, e cujo potencial da água era $-1,65 \pm 0,03$ MPa. Conforme pode ser visto na figura 2, a nova metodologia permitiu reduzir a dispersão do potencial da água para as notas 2 a 4, independente das plantas terem (Fig. 2B) ou não (Fig. 2A) sofrido deficiência hídrica. Saliente-se que as notas 1 e 5, por representarem pontos extremos, ou seja, ausência do sintoma ou sintoma máximo, não possuem os limites de potencial da água superior ou inferior claramente definidos. Dessa forma, a dispersão dessas notas foi ampla em qualquer das metodologias.

Verifica-se ainda na mesma figura que, para um mesmo potencial da água, a nota de enrolamento foi sempre inferior em plantas submetidas à deficiência hídrica do que em plantas controle. O potencial osmótico na plena turgescência, (Ψ_{st}) determinado paralelamente em curvas de pressão-volume, a serem apresentadas posteriormente (item 4.4.), apresentaram um valor de $-1,16$ MPa para plantas irrigadas e $-1,46$ MPa para plantas sob estresse, o que evidencia um ajustamento osmótico de $0,3$ MPa. Esse valor é inferior ao encontrado por HSIAO et alii (1984), de $0,5$ MPa, para plantas de uma cultivar de arroz irrigado (IR 36) conduzida em vasos em casa de vegetação. Um ajustamento maior, de $0,99$ MPa, foi observado em condições de campo, para a mesma cultivar.

Considerando a escassa quantidade de cloroplastos presentes nas células buliformes (FAHN, 1977), pode-se especular que o seu potencial de solutos seja normalmente inferior ao das células do mesófilo foliar com função fotossintética. Dessa

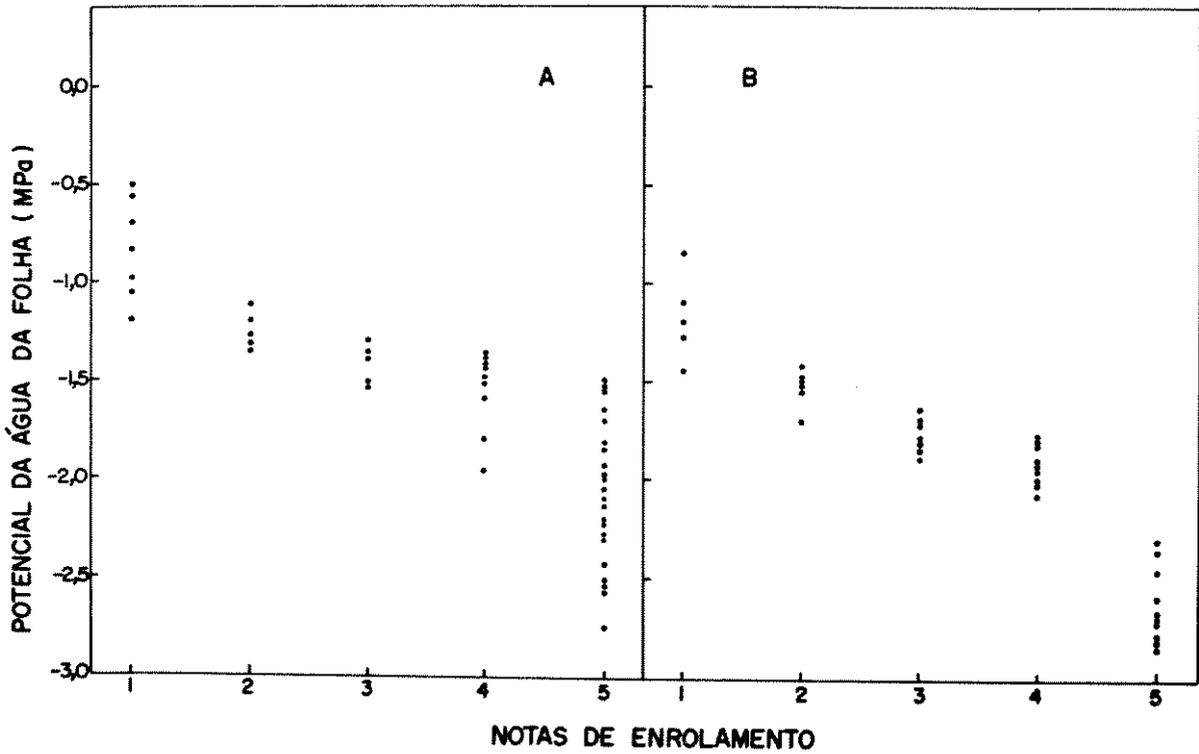


Fig. 2. Notas de enrolamento observadas em folhas de arroz, nos potenciais da água induzidas por secamento parcial por tempos variados, em condições ambiente, de plantas constantemente irrigadas (A) ou plantas submetidas a um ciclo de secamento de 4 dias (B), em condições de câmara de crescimento.

forma, o potencial de pressão das células (ψ_p) seria mais intimamente relacionado ao seu conteúdo de água. Portanto, o enrolamento seria observado antes que fossem atingidos os patamares críticos para os processos fisiológicos essenciais e, ao mesmo tempo, concorreria para retardar seu atingimento, funcionando assim como um mecanismo efetivo de 'evasão'. É evidente, contudo, que não é esse o seu papel. Pelo fato do ajustamento osmótico não alterar a inclinação da linha de regressão do enrolamento no potencial da água, resposta esta também observada no presente estudo (Fig. 2), HSIAO et alii (1984) concluem que as células buliformes mantêm o turgor da mesma forma que as células do mesófilo.

Conforme evidenciado pela figura 3, a transpiração das plantas em um ciclo de secamento de 8 dias sofreu decréscimo em relação ao controle, apenas após o 4º dia de suspensão da irrigação. Nota-se, nos três primeiros dias do ciclo, um ligeiro aumento em relação à testemunha irrigada, que não atingiu contudo significância estatística. PICARD et alii, (1980), trabalhando com uma cultivar de sequeiro africana, observaram um aumento da transpiração das plantas logo após suspensão da irrigação.

No presente estudo, o aumento da transpiração no controle irrigado excedeu de 50% do valor inicial até ao 6º dia do experimento. Como a área foliar total do controle se manteve similar do início ao fim do experimento, dois fatores podem ter contribuído ao aumento da transpiração. Estes foram a crescente exposição das folhas à radiação, em função da retirada diária de

1 planta por vaso e a exposição das panículas, em função de sua emissão. Contudo as primeiras panículas foram emitidas apenas no 30. dia após diferenciação dos tratamentos, enquanto a transpiração se elevou desde o 10. dia, estabilizando-se no 50. dia (Fig. 3).

BEGG (1980) argumenta que a quantificação do enrolamento através de escala visual tem o inconveniente de não permitir a comparação entre notas dadas por diferentes observadores, bem como relacioná-las adequadamente com outros parâmetros afetados por deficiência hídrica. Para evitar esses inconvenientes o autor propõe um índice de enrolamento, caracterizado como a relação entre a largura aparente da folha e sua largura máxima.

Com o objetivo de relacionar as notas de enrolamento observadas na cultivar IAC 165 com a exposição efetiva da área foliar, é apresentada a figura 4. Verifica-se que aos primeiros sinais de enrolamento (nota 2) 10% da área foliar é reduzida. A progressão de 2 para 3 a reduz em mais 20%. A redução da exposição é muito pequena ao progredir de 3 para 4. Ao atingir nota 5, a exposição da área foliar está reduzida de 50% do valor inicial.

Para tornar mais claros os resultados obtidos, os dados de transpiração nas plantas com deficiência hídrica foram transformados em percentual do controle irrigado, e esta relação é apresentada juntamente com o percentual de exposição e o potencial da água das folhas (Fig. 5). Observa-se um grande

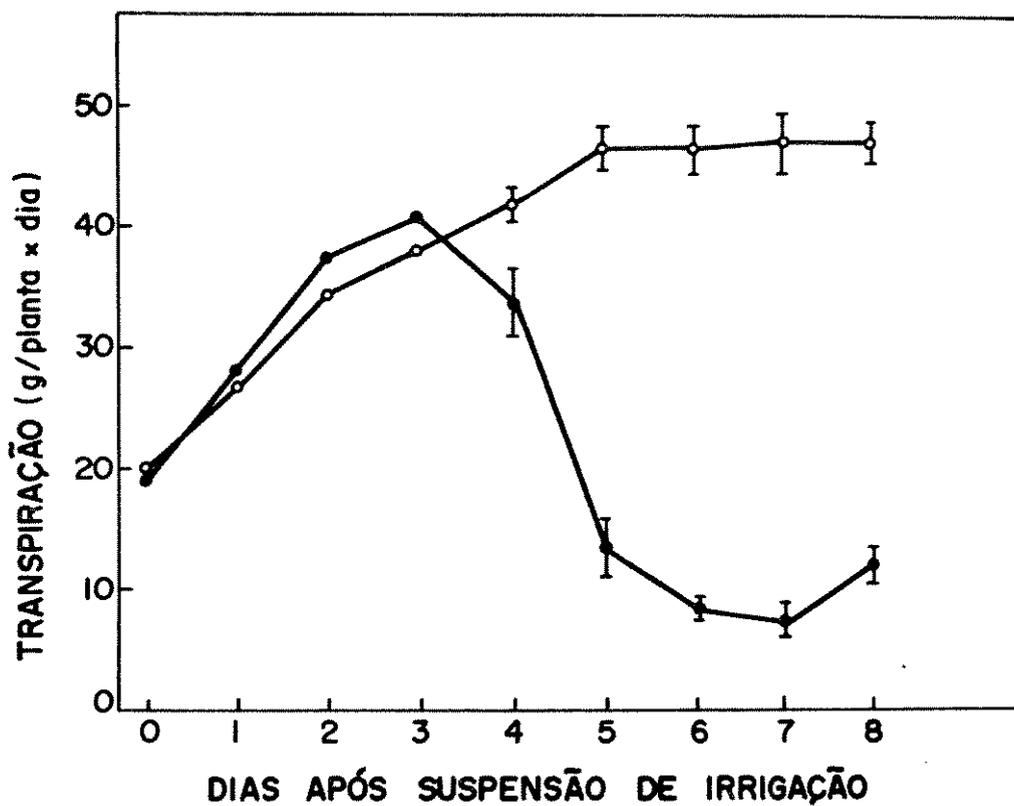


Fig. 3. Transpiração de plantas de arroz na fase de emissão de panículas, em condições de câmara de crescimento, mantidas constantemente irrigadas (o—o) ou submetidas a um ciclo de secamento de 8 dias (●—●). Barras verticais representam o erro padrão da média de 9 observações.

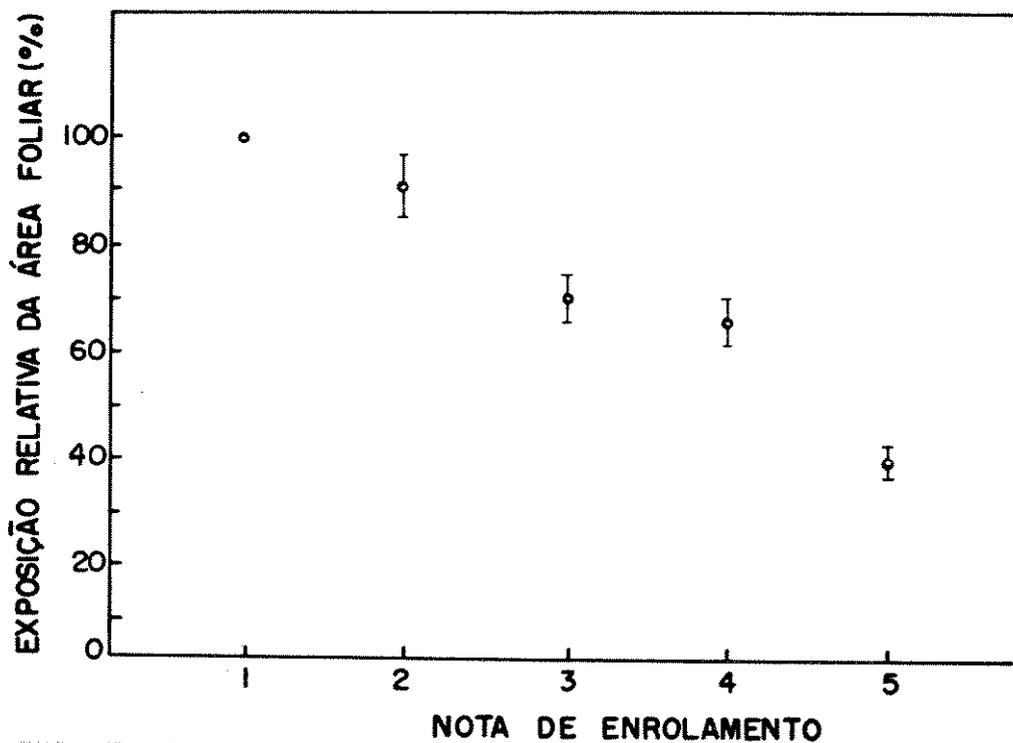


Fig. 4. Relação entre a exposição relativa da área foliar (área foliar exposta/área foliar reidratada x 100) e a nota visual de enrolamento, em plantas submetidas a um ciclo de secamento de 8 dias, em câmara de crescimento. Barras verticais representam o erro padrão da média, de um número mínimo de 5 e número máximo de 18 observações.

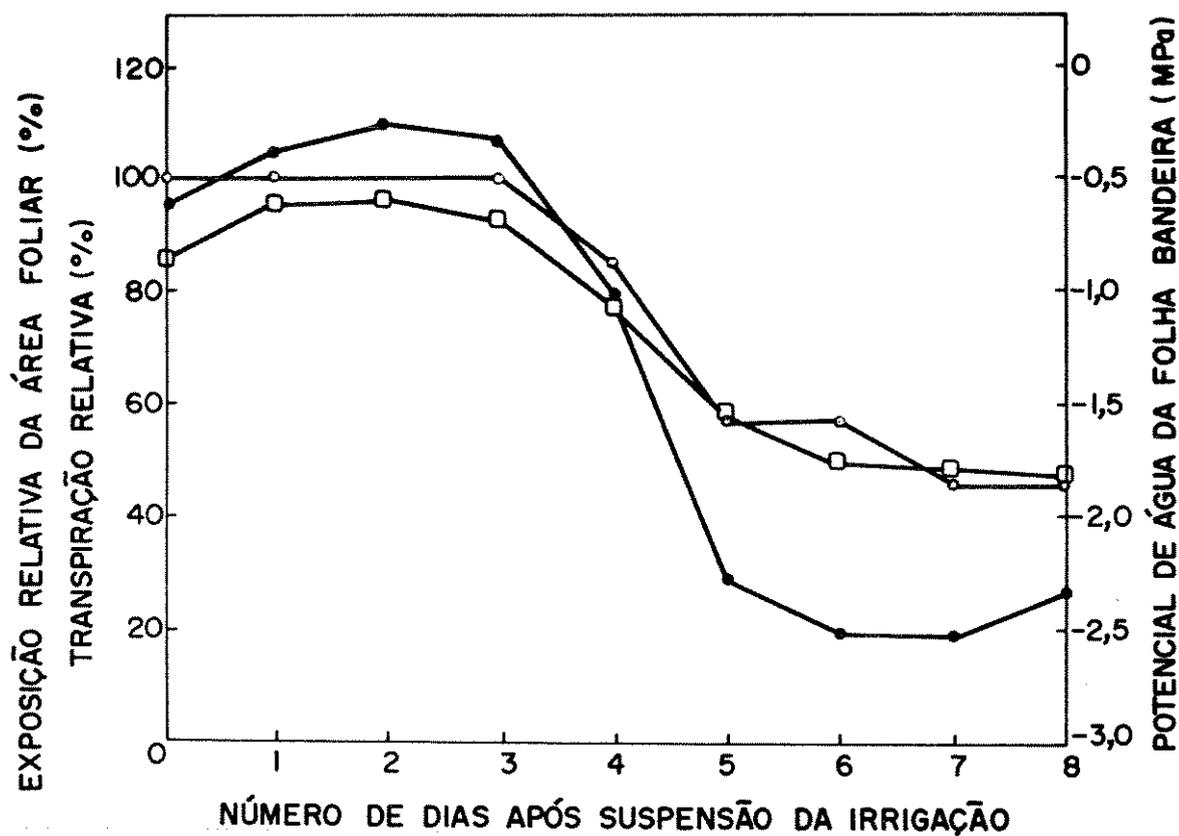


Fig. 5. Variação da transpiração relativa (●—●), da exposição relativa da área foliar (○—○) e do potencial da água das folhas (□—□) em plantas submetidas a um ciclo de secamento de 8 dias, em câmara de crescimento. Valores representam médias de 9 observações.

paralelismo entre a redução do potencial da água e da área foliar exposta, denotando a íntima relação entre o potencial da água e enrolamento, já discutido anteriormente. Em função da adição de pequenas quantidades de água aos vasos a partir do 6º dia para manter um nível moderado de deficiência hídrica, esses parâmetros atingiram seus valores mínimos nesse dia, permanecendo relativamente estáveis até o final do ciclo de secamento. A transpiração apresentou uma redução significativa no 4º dia, em consonância com a redução do potencial da água e da exposição das folhas (Fig. 5).

O'TOOLE et alii (1979a) investigaram o efeito do enrolamento artificial de folhas de arroz, na transpiração medida através de potômetro. Dessa forma os autores evitaram a variação da resistência estomática por deficiência hídrica, e o efeito do enrolamento, propriamente, pode ser quantificado. Quando o enrolamento variou de 1 para 3, e subsequentemente para 5, a taxa de absorção (ganho) de água diminuiu de 36 e 47%, respectivamente. Esse estudo ilustra o potencial de enrolamento como uma forma de moderar o gasto de água pela planta. Contudo, em condições normais, torna-se impraticável separar a contribuição do enrolamento e da resistência estomática às alterações na transpiração.

De acordo com a figura 5, a redução da transpiração foi de maior magnitude do que a dos demais parâmetros, no 5º dia do ciclo de secamento, o que pode estar relacionado ao atingimento de um nível crítico para fechamento

estomático. Para arroz, a existência de tal nível é contestada por O'TOOLE & CRUZ (1980) os quais observaram um aumento gradual da resistência estomática com a redução do potencial da água, a partir de - 1,0 a - 1,2 MPa. Esse resultado, segundo os autores, contrasta com o rápido fechamento reportado para outras espécies.

No presente estudo, em que a condutância estomática não foi quantificada, a figura 5 parece indicar um aumento da resistência difusiva no 5º dia, em que o potencial da água atingiu cerca de -1,6 MPa, e a transpiração foi reduzida de 80% para cerca de 30% da testemunha irrigada.

APARICIO-TEJO & BOYER (1983) observaram que a transpiração de plantas de milho num potencial de - 1,8 a - 2,0 MPa, se manteve em torno de 20% da transpiração de plantas irrigadas, devido ao controle estomático. Os autores não mencionam a ocorrência de enrolamento. A permanência nesse nível de deficiência hídrica por um período de 2 semanas fez com que a transpiração decrescesse até 7% do controle, em função da antecipação da senescência.

A deficiência hídrica reduz a área foliar por acelerar a taxa de senescência das folhas fisiologicamente mais maduras (LUDLOW, 1975). Os resultados na figura 6 indicam que plantas submetidas à deficiência hídrica apresentaram efetivamente um rápido declínio da área foliar verde após o 50. dia de suspensão da irrigação, quando o potencial da água das folhas atingiu -1,6 MPa (Fig. 5). No final do ciclo de secamento essas plantas apresentaram uma redução da área verde de 57,0% em

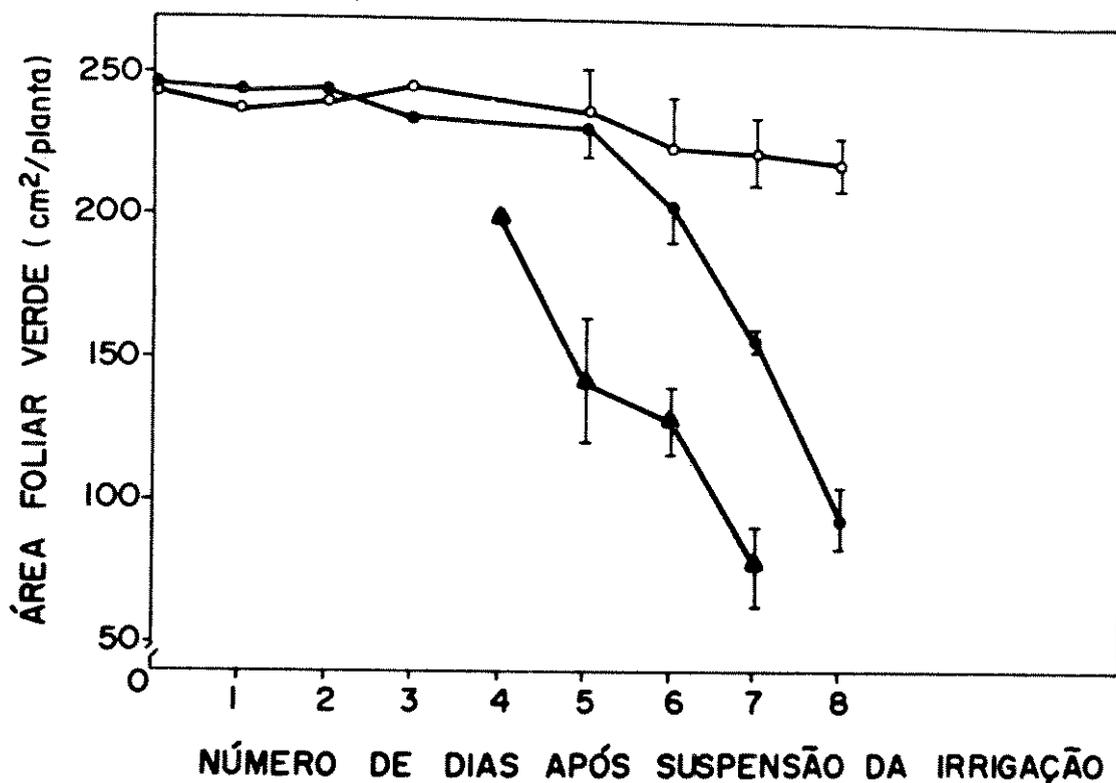


Fig. 6. Variação da área foliar verde em plantas de arroz mantidas constantemente irrigadas (o—o), ou submetidas a um ciclo de secamento de 8 dias em câmara de crescimento, medidas ainda enroladas (▲—▲; área foliar exposta) ou após reidratação (●—●; área foliar total). Barras verticais representam o erro padrão da média de 9 observações.

relação ao controle irrigado, e de 62% em relação à área verde inicial.

A redução da área fotossintética deveu-se à senescência e subsequente morte das folhas, fenômeno este também observado, em menor proporção, nas plantas controle (Fig. 7). No 5o. dia foi observado um ligeiro aumento da área senescente das plantas sob estresse em comparação com a testemunha, sem contudo ter sido atingida significância estatística. A diferença entre tratamentos tornou-se relevante no 6o. dia, tendo a área senescente estressada atingido 48 cm^2 por planta, em contraste com 19 cm^2 na testemunha. A partir do 6o. dia nota-se um rápido aumento da área morta, em função do decréscimo da área senescente. A aparente discrepância entre a redução da área foliar verde ($153,18 \text{ cm}^2$) e o somatório das áreas morta e senescente ($56,2 \text{ cm}^2$) nas plantas que sofreram deficiência hídrica, deveu-se a impossibilidade de reidratação da primeira e da reidratação deficiente na segunda, o que inviabilizou o estabelecimento de seus valores reais. A figura 7, no entanto, permite traçar um perfil da dinâmica das alterações da área foliar sob condições de deficiência hídrica na fase de florescimento. É possível que a redução adicional da transpiração após o 6o. dia (Fig. 5), quando foi atingida a máxima deficiência hídrica, deva-se ao crescimento da área senescente e morta (Fig. 7), que exerceu um controle da transpiração de cerca de 10%, em adição ao exercido pela resistência estomática e enrolamento.

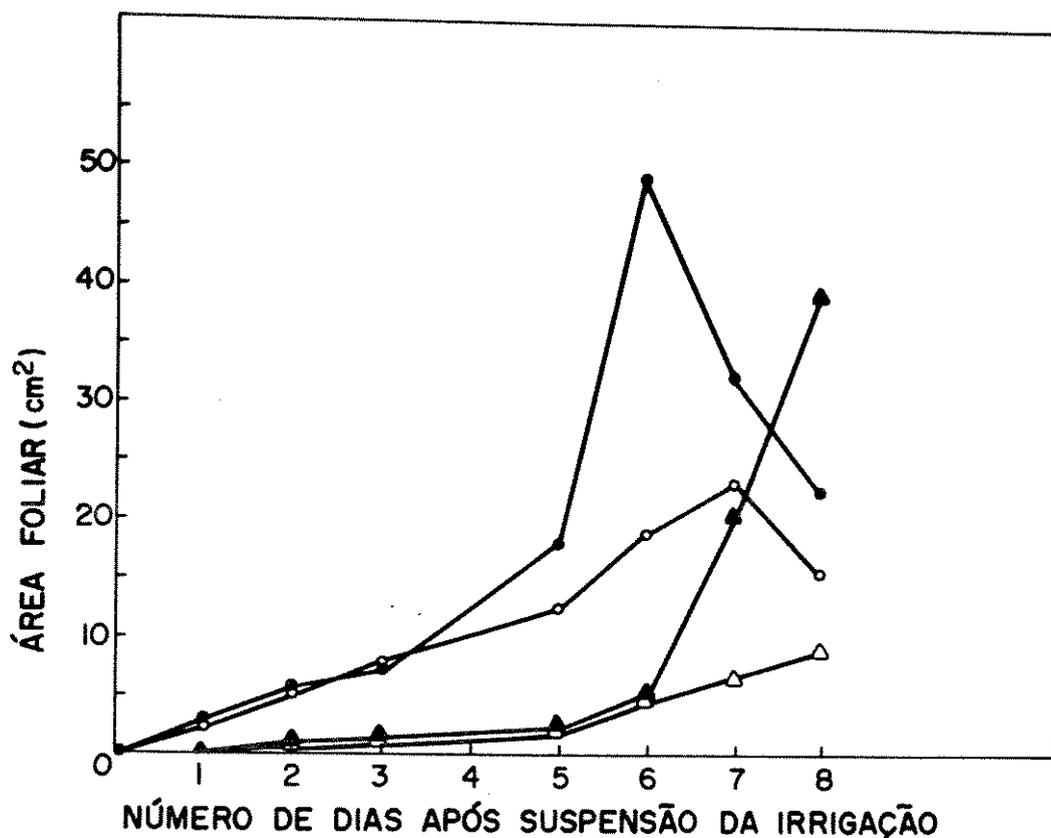


Fig. 7. Variação da área foliar senescente e morta em plantas de arroz mantidas constantemente irrigadas (Δ — Δ : área morta; \circ — \circ : área senescente), ou submetidas a um ciclo de secamento de 8 dias em câmara de crescimento (\blacktriangle — \blacktriangle : área morta; \bullet — \bullet : área senescente). Valores representam a média de 9 observações.

A senescência em cereais pode conferir uma vantagem adaptativa em condições de deficiência hídrica, se acompanhada por uma substancial redução na transpiração. MICHELENA & BOYER (1982) investigaram as implicações da senescência de folhas na economia da água em plantas de milho submetidas a um potencial de - 1,8 a - 2,0 MPa, na fase de enchimento de grãos. Apesar da aparente redução da transpiração do tecido dessecado, este continuou perdendo água na taxa de 0,6 a 2,8 $\text{mg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em contraste com 7,0 $\text{mg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ no tecido viável remanescente. Além disso a transpiração em talos e bainhas de plantas dessecadas passou a representar cerca de 35% do total, enquanto em plantas irrigadas apenas 18%. Desde que, no nível de deficiência hídrica a que foram submetidas as plantas, o controle estomático por si só, manteve a transpiração em torno de 20% do controle, os autores consideram que a pequena quantidade de água economizada pela antecipação da senescência torna-se secundária em relação à perda associada de tecido fotossintético, caso ocorra reidratação das plantas. Consideram, também, que a perda de folhas seja um mecanismo mais eficiente de economia de água pela planta. BEGG (1980) também é de opinião que é discutível a vantagem adaptativa da senescência das folhas em culturas de hábito determinado.

O decréscimo de 62% da área fotossintética da cultivar IAC 165 com um estresse de nível moderado como o atingido no experimento, indica uma grande sensibilidade da área foliar ao dessecamento, o que contrasta com o observado por TURNER et alii (1986a). Esses autores, ao compararem sete

cultivares entre arroz de sequeiro e irrigado, constataram uma relativa insensibilidade das folhas ao dessecamento, para qualquer dos grupos. Contudo, naquele estudo os genótipos estavam no período vegetativo ou no início do período reprodutivo enquanto que, no presente estudo, a cultivar IAC 165 se encontrava no estágio de emissão de panículas. Nessa fase, a área foliar já está completamente determinada, e as folhas possuem diferentes idades fisiológicas. Enquanto nas folhas inferiores o processo normal de senescência está tendo início, as folhas superiores, e especialmente a folha bandeira, encontram-se em plena maturidade fisiológica. Dessa forma, o secamento foi proporcionalmente maior nas folhas inferiores do que nas superiores. Uma vantagem dessa sensibilidade diferencial das folhas é que a perda observada de 62% da área fotossintética não deve ser seguida por uma redução de mesmo nível na fotossíntese. Mas, por outro lado, os dados evidenciam que a antecipação da senescência das folhas por deficiência hídrica na cultivar IAC 165 é mais uma consequência negativa do que uma adaptação vantajosa. Quando o processo se evidenciou, o efeito conjugado do enrolamento e do controle estomático já havia reduzido a transpiração em cerca de 70% do controle (Fig. 5). A redução adicional de 10% não parece relevante, ao se levar em consideração a possibilidade que o arroz de sequeiro possui de retornar a condições favoráveis após uma estiagem. Portanto, como concluído por APARICIO-TEJO & BOYER (1983) para plantas de milho, podemos concluir que, para arroz, a senescência das folhas não é vantajosa. Por outro lado, o enrolamento da folha, ao ocorrer

logo no início do ciclo de secamento, poderia oferecer uma possibilidade maior à planta de manter seu potencial da água acima dos patamares para fechamento estomático.

4.2. Indução de esterilidade de espiguetas por deficiência hídrica na fase de florescimento

O dano por deficiência hídrica na fase de emissão de panículas e florescimento é muito acentuado, e nessas circunstâncias a fertilidade das espiguetas desempenha papel fundamental na determinação da produtividade (JONES, 1981; PINHEIRO et alii, 1985). Para quantificar esse tipo de dano, e relacioná-lo com estágios específicos de suscetibilidade dentro dessa fase, foram aplicados quatro tratamentos que compreenderam um controle irrigado (tratamento 1), ou suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2), dos 65 aos 70 dias (tratamento 3), e dos 67 aos 70 dias após semeadura (tratamento 4). Aos 63 dias, as panículas ainda não haviam emergido do envelope formado pela bainha da folha bandeira. Aos 70 dias, as panículas das plantas controle já haviam completado o processo de emissão de panículas e florescimento.

Os três tratamentos de suspensão da irrigação resultaram em diferentes graus de deficiência hídrica imposta às plantas, conforme indicam as medições de potencial da água da folha bandeira (Ψ_{FB}) e da panícula (Ψ_{PAN}), apresentadas nas figuras 8 e 9, respectivamente.

O'TOOLE & MOYA (1981a) sugerem que o grau da

deficiência hídrica seja caracterizado como a diferença entre o potencial da água mínimo observado, e o potencial da água crítico estabelecido arbitrariamente como -1,7 MPa. Se a folha bandeira é considerada como um indicador satisfatório do estado hídrico da planta, a figura 8 mostra que o tratamento 3 resultou em maior deficiência hídrica às plantas do que os tratamentos 2 e 4. Esses últimos resultaram em potenciais da água similares e, portanto, no mesmo grau de deficiência hídrica. Essa situação é um pouco alterada quando o Ψ_{PAN} é considerado (Fig. 9). Apesar do tratamento 3 manter sua posição, o tratamento 4 induziu um maior grau de deficiência hídrica do que o tratamento 2, apesar da sua menor duração. Além disso, a comparação das medidas na folha e na panícula indica que estas não foram equivalentes, e que sua relação foi variável de tratamento para tratamento.

A figura 10 apresenta o comprimento da porção exposta da panícula, nas amostras que serviram à determinação de Ψ_{FB} e Ψ_{PAN} . Nota-se que a diferença básica entre os tratamentos de suspensão da irrigação, aplicados a pequenos intervalos de tempo durante a fase de emissão de panículas, foi dado pelo grau de emissão destas últimas.

E, portanto, possível que as variações do Ψ_{PAN} em relação ao Ψ_{FB} estejam intimamente relacionadas à diferenças no grau de emissão das panículas. O tratamento 2, em que as panículas apresentaram de 0 a 3,8 cm do início do final dos tratamentos, o Ψ_{PAN} se mostrou sempre superior ao Ψ_{FB} . No tratamento 3, em que o comprimento das panículas variou de 3,6

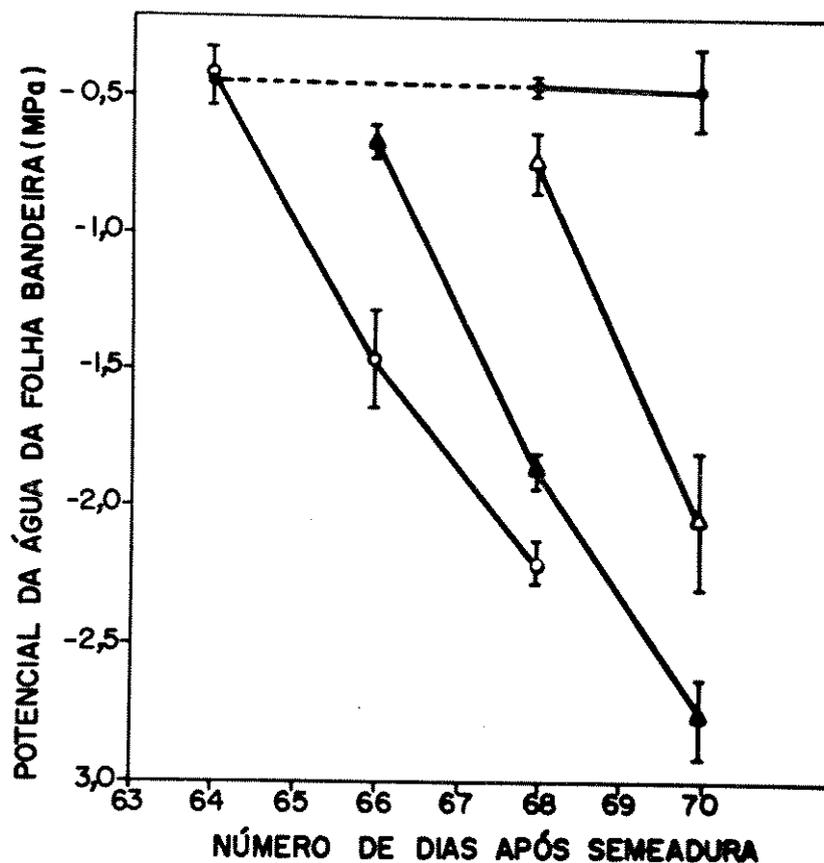


Fig. 8. Variação do potencial da água da folha bandeira (Ψ_{FB}), medido no meio do dia, durante o período de imposição dos tratamentos que compreenderam um controle irrigado (tratamento 1: ●—●) ou suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2: ○—○), 65 aos 70 dias (tratamento 3: ▲—▲) e dos 67 aos 70 dias após semeadura (tratamento 4: △—△). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 observações.

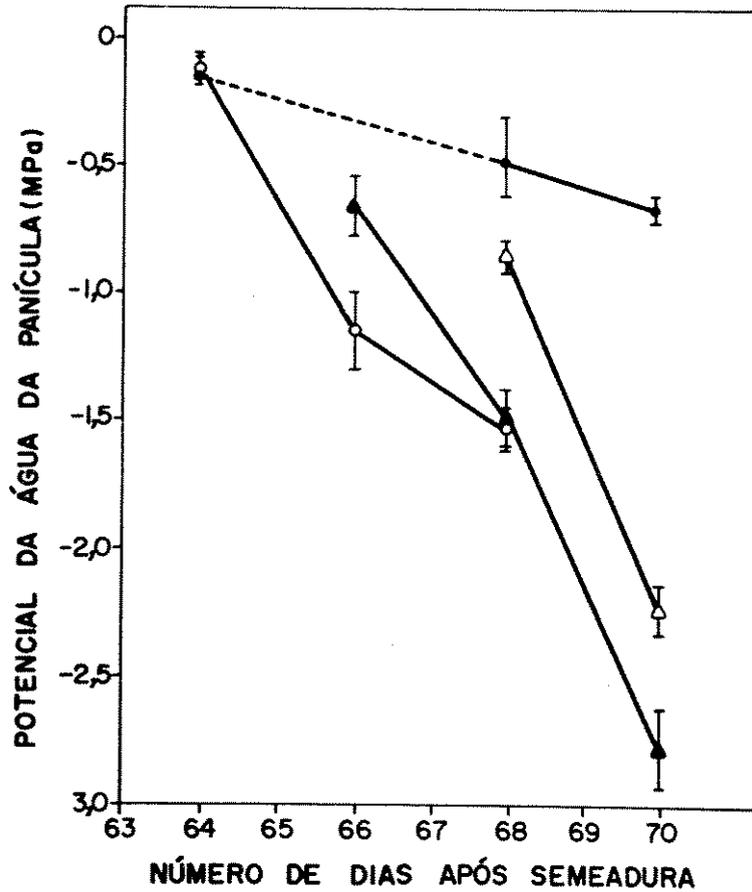


Fig. 9. Variação do potencial da água da panícula (Ψ_{PAN}) medido no meio do dia, durante o período de imposição dos tratamentos que compreenderam um controle irrigado (tratamento 1: ●—●) ou suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2: ○—○), 65 aos 70 dias (tratamento 3: ▲—▲) e dos 67 aos 70 dias após semeadura (tratamento 4: △—△). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 observações.

para 8,2 cm, o Ψ PAN se apresentou de inferior até equivalente ao Ψ FB. No tratamento 4, em que as panículas apresentaram de 10,4 a 16,0 cm, o Ψ PAN apresentou valores inferiores ao Ψ FB. Além disso, no tratamento 1, que não sofreu deficiência hídrica, o Ψ FB permaneceu inalterado, ao passo que o Ψ PAN variou de -1,5 para -6,5 MPa, enquanto o comprimento da porção emitida variou de 0 para 24,5 cm.

Ainda na figura 10, verifica-se que a deficiência hídrica afetou a velocidade de emissão das panículas, resultando em diferenças acentuadas de comprimento da porção exposta ao final do ciclo de secamento.

Conjugado à redução exercida pela deficiência hídrica sobre a taxa de emissão de panículas, outro efeito marcante dos tratamentos foi a alteração do padrão de emergência das panículas. A figura 11 indica que, no tratamento 1, que não sofreu deficiência hídrica, a emergência das panículas obedeceu a uma curva normal de distribuição, iniciando-se aos 63 dias após sementeira, atingindo o máximo aos 66 dias e completando-se aos 68 dias. Dessa forma, os tratamentos 2, 3 e 4, que compreenderam suspensão da irrigação dos 63 aos 68, dos 65 aos 70 e dos 67 aos 70 dias, respectivamente, foram aplicados sobre panículas em vários estádios de emissão e presentes em variadas proporções. Quando a suspensão da irrigação teve início aos 63 dias (tratamento 2), ocorreu uma redução na proporção das panículas emitidas até o 67^o dia, seguido por uma paralização ao 68^o dia. As panículas restantes (66%) somente foram emitidas após a

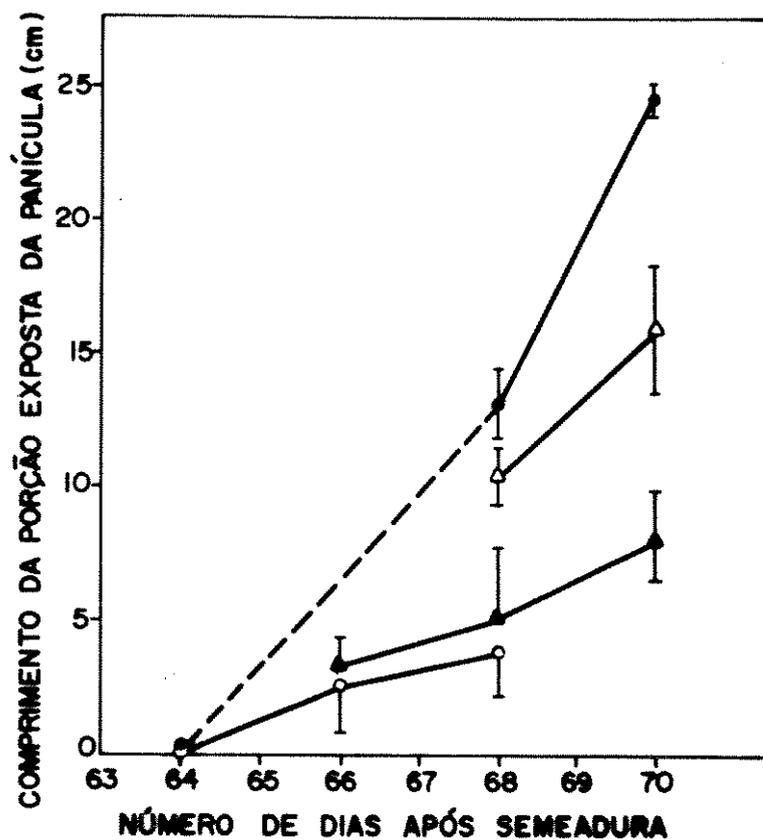


Fig. 10. Variação do comprimento da porção exposta da panícula durante o período de imposição dos tratamentos, que compreenderam um controle irrigado (tratamento 1: ●—●) ou suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2: ○—○), 65 aos 70 dias (tratamento 3: ▲—▲) e dos 67 aos 70 dias após sementeira (tratamento 4: △—△). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 observações.

reposição da água, estendendo o período de emissão por mais 4 dias.

O padrão de emergência de panículas do tratamento 3 foi também alterado (Figura 11) com a diferença de que, devido à imposição mais tardia da deficiência hídrica, uma maior proporção de panículas foi emitida antes que ocorresse paralização, no 68º dia. Assim como no tratamento 2, a fração remanescente só foi emitida após reposição da água, tendo o processo se completado em apenas 2 dias. O número médio de dias até emissão das panículas (DAEP) foi o mesmo nos tratamentos 2 e 3 (Tabelas 2 e 3).

O tratamento 4 apresentou o mesmo DAEP que a testemunha irrigada (Tabelas 2 e 3). O padrão de emergência, apesar de um pouco diferenciado do da testemunha, também atingiu o máximo aos 66 dias e se completou até o 68º dia (Fig. 11). Como a suspensão da irrigação ocorreu somente aos 67 dias, quando 60% das panículas já haviam emergido, não houve tempo para que a deficiência hídrica alterasse de forma significativa o processo, apesar da taxa de emissão ter sido reduzida, conforme sugerem os dados de comprimento de panícula já apresentados (Fig. 10).

Da mesma forma que o DAEP, o número de dias para início do florescimento (DAF) foi também afetado pela deficiência hídrica (Tabelas 2 e 3). Os tratamentos 1 e 2 foram significativamente diferentes, situando-se os demais em valores intermediários. Nota-se ainda uma tendência da deficiência hídrica sofrida pelos tratamentos 2 e 3, em reduzir o intervalo

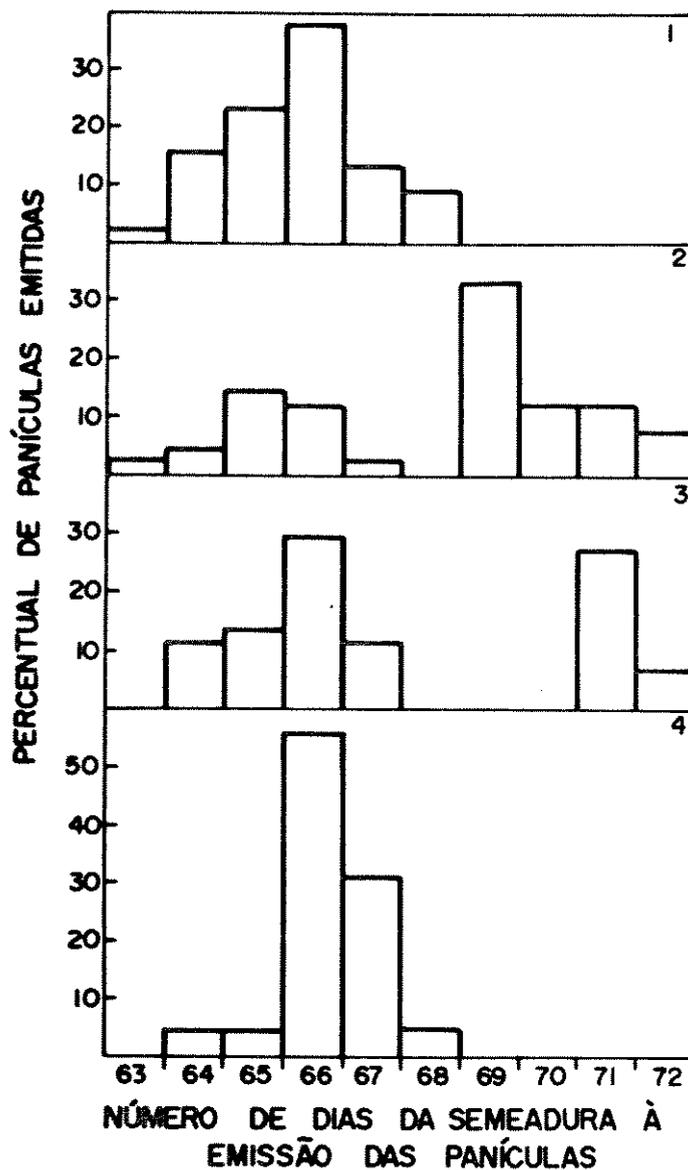


Fig. 11. Distribuição percentual do número de panículas emitidas, ao longo do período de imposição dos tratamentos, que compreenderam um controle irrigado (tratamento 1) ou suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2), 65 aos 70 dias (tratamento 3), e 67 aos 70 dias após semeadura (tratamento 4). Números à direita da figura designam os tratamentos, compostos por 45 amostras.

entre a emergência da panícula e a abertura das primeiras flores, enquanto esta diferença não foi alterada pelo tratamento 4.

As observações relativas à variação da data de emergência das panículas para plantas do mesmo vaso, o que supostamente seria controlável pela retirada dos perfilhos, indicou necessidade de desdobramento do efeito dos tratamentos, considerando-se DAEP como um fator de variação.

Dessa forma, foi verificado que os parâmetros afetados pelos tratamentos sofreram também efeito do DAEP (Tabelas 2 e 3). Foram estes o comprimento da porção exposta da panícula (C EXP), o percentual de exposição (% EXP), o número de grãos cheios (GCH) e o percentual de fertilidade das espiguetas (% FERT). Única exceção foi o número de espiguetas (ESP), afetado apenas pelos tratamentos, enquanto o comprimento da panícula (CPAN) não sofreu efeito de nenhum dos dois fatores de variação. Como seria de esperar, foi observada existência de interação entre tratamento e DAEP para todos os parâmetros em que os dois fatores causaram efeito significativo.

A comparação de médias (Tabela 3), indica que o tratamento 3 foi aquele em que se observou o maior dano, apresentando o menor número de grãos cheios e a menor fertilidade de espiguetas do estudo, o que é compatível com o maior grau de deficiência hídrica sofrido pelo tratamento. Os tratamentos 2 e 4 se equivaleram no que tange a esses parâmetros, apesar do tratamento 4 ter sofrido deficiência hídrica de menor duração.

Tabela 2. Quadrados médios para os vários parâmetros medidos para avaliar o efeito da deficiência hídrica aplicada em vários períodos durante a fase de emissão de panículas e florescimento.

Fonte de Variacao	gl*	DAEP	DAF	DAF-DAEP	CEXP	CPAN	% EXP	ESP	GCH	% FERT
Tratamento	3	61,0**	32,8**	4,9*	1,7**	6,7 ns	3489,7**	424,9**	4351,3**	8135,3**
DAEP	9	-	-	-	3,3**	3,3 ns	267,5**	98,6 ns	945,3**	2311,3**
Tratamento x DAEP	13	-	-	-	1,6**	1,6 ns	324,7**	123,5 ns	438,2**	1240,6**
Erro	a	2,4	2,5	0,6	3,4	1,7	89,9	51,7	117,1	1254,3
CV		2,3	2,3	82,3	11,1	7,0	7,9	16,0	29,6	25,9

DAEP = dias até emergência da panícula; DAF = dias até início do florescimento; C EXP = comprimento da porção exposta da panícula; CPAN = comprimento total da panícula; % EXP = percentual de exposição da panícula; ESP = número de espiguetas por panícula; GCH = número de grãos cheios por panícula; % FERT = percentual de fertilidade das espiguetas.

^a Graus de liberdade para Erro são 158 para DAEP, DAF e DAF-DAE, 152 para C EXP e CPAN e 150 para ESP, GCH e % FERT, respectivamente.

* Significativo ao nível de 5% de probabilidade.

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade.

Tabela 3. Comparação de médias de parâmetros medidos para avaliar o efeito da deficiência hídrica, aplicada em vários períodos durante a fase de emissão de panículas e florescimento.

Parâmetros	Tratamentos			
	Controle irrigado	Período da suspensão da irrigação		
		63-68 dias	65-70 dias	67-70 dias
DAEP (No.)	65,71 b	68,28 a	67,47 a	66,27 b
DAF (No.)	67,04 c	68,95 a	68,16 ab	67,40 bc
DAF-DAEP (No.)	1,33 a	0,67 b	0,69 b	1,13 a
CEXP (cm)	18,36 a	16,29 b	14,46 c	17,05 b
CPAN (cm)	18,36 a	18,13 a	18,27 a	18,31 a
% EXP	100,00 a	89,96 b	78,89 c	93,19 b
ESP (No.)	62,42 a	58,19 ab	57,09 b	58,82 ab
GCH (No.)	47,00 a	38,93 b	23,41 c	36,80 b
% FERT	75,97 a	67,63 ab	41,16 c	61,96 b

DAEP = número de dias até emergência da panícula; DAF = número de dias até florescimento; CEXP = comprimento da porção exposta da panícula; CPAN = comprimento total da panícula; % EXP = percentual de exposição da panícula; ESP = número de espiguetas por panícula; GCH = número de grãos cheios por panícula; % FERT = percentual de fertilidade das espiguetas.

Médias seguidas pela mesma letra, no sentido horizontal, não diferem entre si, segundo o teste de Tukey a 5%, modificada para número variável de amostras.

Os dados apresentados nas figuras 12 e 13 ilustram o efeito do DAEP nos parâmetros afetados pela deficiência hídrica. Para isso foram selecionados o percentual de exposição (% EXP) e o percentual de fertilidade da panícula (% FERT), pois cada um deles engloba dois outros parâmetros relevantes.

O tratamento 1 (controle irrigado) apresentou exposição total da panícula independente da sua data de emissão, e por isso não foi representado na figura 12. Os tratamentos que sofreram deficiência hídrica mostraram uma tendência de reduzir o % EXP à medida que a emissão ocorria mais tardiamente no ciclo de secamento (Fig. 12). Apenas para o tratamento 3, no entanto, as diferenças no % EXP em função da data de emissão atingiram significância estatística.

Para o % FERT o efeito da data de emissão foi muito acentuado para todos os tratamentos que sofreram deficiência hídrica (Fig. 13). Para o tratamento 3 nota-se um aumento do % FERT nas panículas cuja emissão ocorreu após a reposição da água, apesar de serem diferentes estatisticamente apenas aquelas emitidas aos 66 e 67 dias, daquelas emitidas aos 70 e 71 dias.

O efeito foi mais significativo no tratamento 3, em que a fertilidade decresceu do 64^o para o 68^o dia, quando o processo de emissão foi paralizado. Nas panículas emitidas somente após reposição da água, o % FERT cresceu acentuadamente, apresentando valor similar ao observado nas panículas emitidas

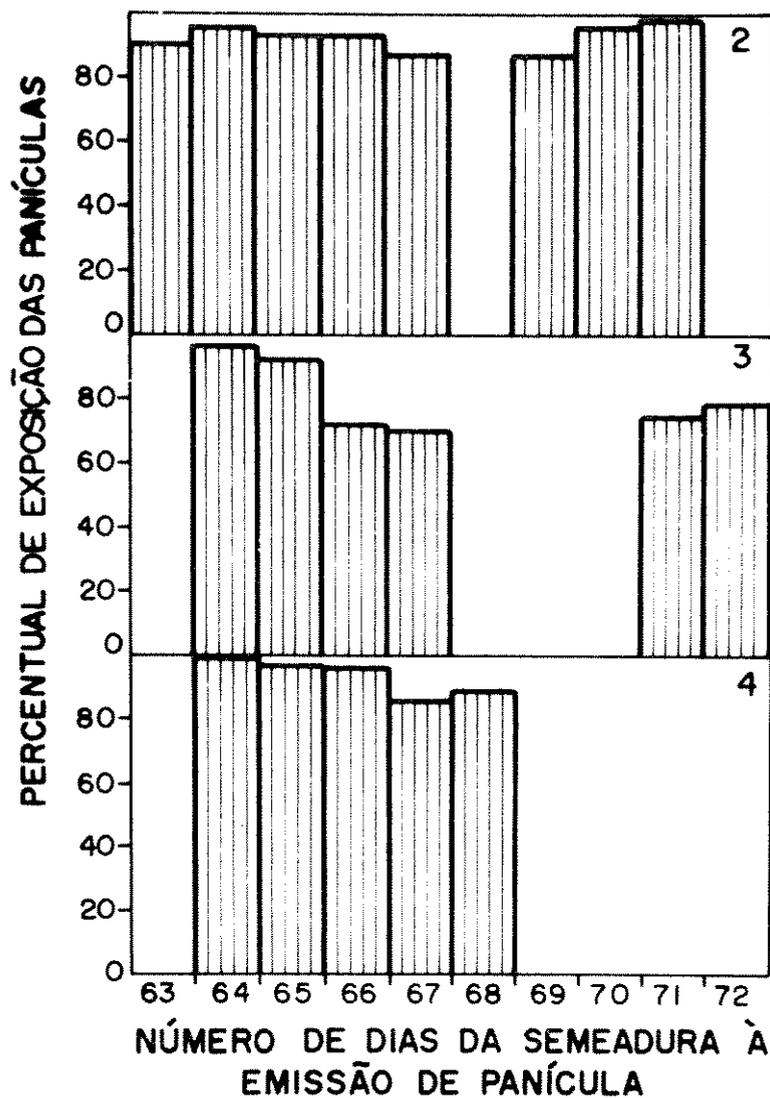


Fig. 12. Percentual de exposição das panículas em função da sua data de emissão, em três tratamentos que compreenderam suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2), dos 65 aos 70 dias (tratamento 3) e dos 67 aos 70 dias após sementeira (tratamento 4). Números à direita da figura designam os tratamentos, compostos por 45 amostras.

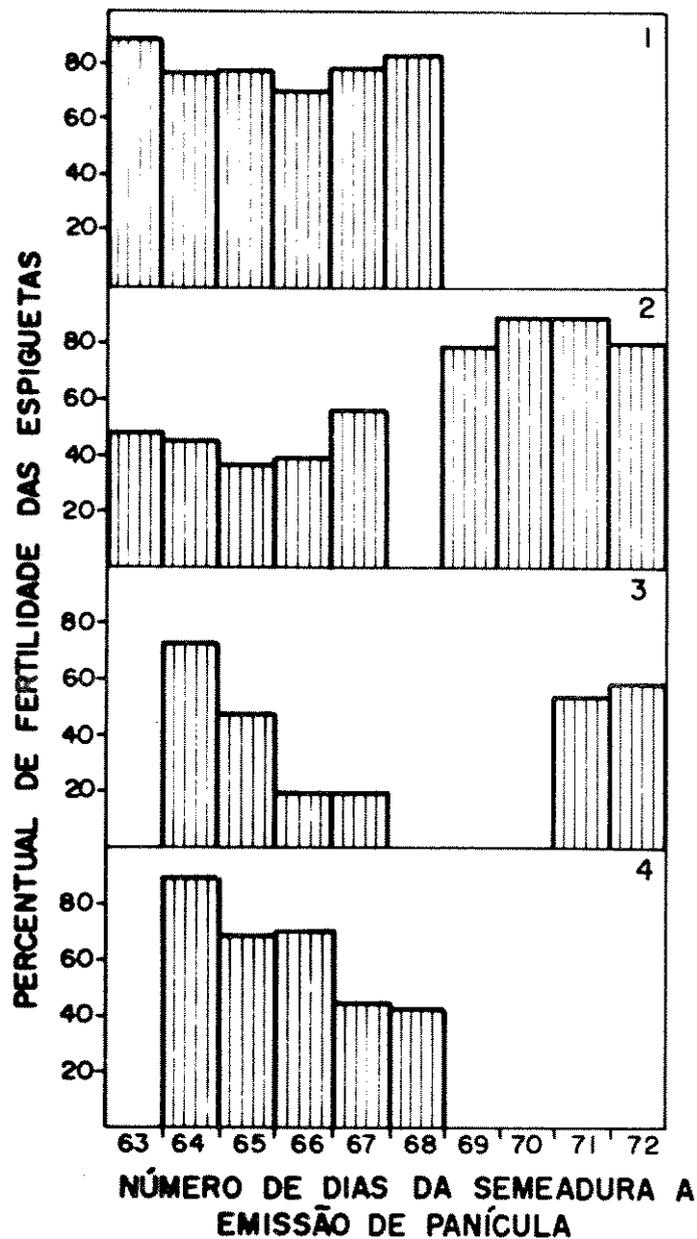


Fig. 13. Percentual de fertilidade das espiguetas, em função da data de emissão da panícula, em três tratamentos que compreenderam um controle irrigado (tratamento 1) ou suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2), dos 65 aos 70 dias (tratamento 3) e dos 67 aos 70 dias (tratamento 4), Números à direita da figura designam os tratamentos, compostos por 45 amostras.

antes da suspensão da irrigação. Este tratamento também apresentou uma queda do % FERT de panículas emitidas durante o período de suspensão da irrigação, em relação aquelas emitidas anteriormente à suspensão.

O'TOOLE & NAMUCO (1983) e CRUZ & O'TOOLE (1984) consideram a redução do alongamento do entrenó da panícula, e consequente retenção das espiguetas dentro da bainha da folha, como responsável por parte da esterilidade produzida por deficiência hídrica nesse estágio. Efetivamente, aqueles resultados indicam uma alta correlação entre o percentual de exposição de panículas e o percentual de esterilidade. Em nosso estudo, essa relação não foi tão estreita apesar de significativa à nível de 1% (Tabela 4), possivelmente devido à menor dispersão dos dados relativos ao percentual de exposição, e ao confundimento dado pela data de emissão de panículas aos tratamentos. Por outro lado, aqueles autores consideram a esterilidade das espiguetas como uma consequência da falta de emissão, quando ambas poderiam ser consideradas consequência direta do estado hídrico da panícula, fato este que por si só explica o alto grau de correlação, e ao mesmo tempo deixa dúvidas quanto à sua validade. Além disso, é possível que os estudos tenham diferido no que tange à capacidade de recuperação das plantas em retomar o crescimento em expansão e emitir panícula após a reposição da água. A cultivar utilizada pelos autores foi a IR 36, de cultivo irrigado, a qual possivelmente possua maior suscetibilidade à seca do que a cultivar IAC 165, adaptada a cultivo de sequeiro.

Tabela 4. Equação de regressão do percentual de fertilidade das espiguetas (% FERT) em função do % de exposição de panículas (% EXP), considerando todos os tratamentos como um todo, ou apenas os tratamentos de suspensão da irrigação individualmente (tratamento 2: suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias; tratamento 3: suspensão da irrigação dos 65 aos 70 dias; tratamento 4: suspensão da irrigação dos 67 aos 70 dias).

	Equação de regressão	R ²	N
Todos os tratamentos	% FERT = -82,79+1,60 % EM	0,565**	180
Tratamento 2	% FERT = -75,77+1,60 % EM	0,337**	45
Tratamento 3	% FERT = -68,71+1,40 % EM	0,527**	45
Tratamento 4	% FERT = -137,93+2,15 % EM	0,651**	45

A cultivar IAC 165 apresentou uma alta capacidade de retomar o alongamento do pedúnculo da panícula após a reposição da água, como pode ser observado na tabela 5. Nota-se uma tendência nos três tratamentos, de panículas emitidas mais tardiamente apresentarem as maiores taxas de emissão. Além disso, verifica-se que a capacidade de alongamento não se restringiu às panículas que sofreram pouco dano, expresso através da fertilidade de espiguetas. As mais altas taxas de alongamento (Tabela 5) foram observadas em panículas que emergiram aos 70 e 71 dias no tratamento 2, e aos 67 dias no tratamento 3. Essas panículas apresentaram percentuais de fertilidade de 89,5, 89,5 e 19,4%, respectivamente.

Além dessas considerações, os dados deste trabalho apontam para um inequívoco benefício da permanência da panícula dentro da bainha. Panículas cuja emissão foi retardada por deficiência hídrica, e que somente emergiram após a reposição da água nos tratamentos 2 e 3, apresentaram fertilidade consistentemente mais elevado do que aquelas que foram emitidas durante o ciclo de secamento. Esse fato novamente evidencia a existência de diferenças no estado hídrico de panículas prestes a serem emitidas, daquelas em processo de emissão ou plenamente emitidas, do que resultaria uma aparente diferença de sensibilidade. Por outro lado, panículas emitidas até o dia de suspensão da irrigação também apresentaram uma boa fertilidade. Ao alongamento do entrenó e emissão da panícula do arroz, segue-se a abertura das espiguetas, ascensão dos filamentos e abertura das anteras, polinização e fertilização (CHANDRARATNA, 1964;

Tabela 5. Comparação da taxa de emissão da panicula, em função da sua data de emissão, medida em três tratamentos que compreenderam suspensão da irrigação dos 63 aos 68 dias (tratamento 2), dos 65 aos 70 dias (tratamento 3) e dos 67 aos 70 dias após semeadura (tratamento 4). Medidas foram realizadas após reposição da água e 72 horas após.

Dias da semeadura à emissão da panicula	Taxa de emissão (cm/dia)		
	tratamento 2	tratamento 3	tratamento 4
63	0,00 c		
64	1,15 bc	0,72 c	0,00 a
65	1,56 abc	1,81 b	0,50 a
66	2,27 ab	1,97 ab	0,66 a
67	2,56 ab	2,93 a	1,21 a
68			0,64 a
69	2,62 ab		
70	2,98 a		
71	2,94 a	2,51 ab	
72	2,23 ab	1,98 ab	

Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%, modificado para número variável de amostras.

O'TOOLE & NAMUCO 1983). Estes processos são também considerados críticos em outros cereais. Na cultura do milho, a deficiência hídrica ocasiona a redução do número de grãos por espiga, devido ao aborto do saco embrionário (MOSS & DOWNEY 1971), ou retardamento do alongamento do estilete com conseqüente assincronia da viabilidade dos órgãos masculino e feminino (HERRERO & JOHNSON 1981).

A panícula do arroz é um órgão muito complexo, e os processos reprodutivos são programados para ocorrer em seqüências de tempo que se superpõem, devido a diferenças no estágio de desenvolvimento de cada espiguetas (O'TOOLE et alii 1984a). Em panículas precoces é possível que já tivessem sido ultrapassadas as etapas mais críticas do processo reprodutivo, para a maioria das espiguetas, quando a deficiência hídrica atingiu nível capaz de causar dano. Esse mesmo tipo de raciocínio também se aplica à comparação dos diferentes tratamentos. Dessa forma, o tratamento 3 foi aplicado quando grande parte das panículas atravessava um período de alta sensibilidade, enquanto no tratamento 2 a emissão foi inibida, fornecendo uma relativa proteção, e no tratamento 4, grande parte das panículas já havia ultrapassado esse período crítico. Esse período de alta sensibilidade foi observado para panículas apresentando entre 3 e 9 cm já emitidos (Fig. 10), e resultou em uma fertilidade de espiguetas de apenas 41,2%, em contraste com 67,6 e 61,9, observados nos tratamentos 2 e 4, respectivamente (Tabela 3).

Esses resultados evidenciam que, além das

relatadas diferenças de suscetibilidade dos cereais à seca, mais acentuada na fase de florescimento (SALTER & GOODE 1967, MATSUSHIMA 1968, HSIAO 1982), dentro dessa fase ocorrem períodos de maior ou menor sensibilidade. Normalmente essas diferenças não são detectadas em função do escalonamento na emergência das panículas, e superposição dos processos reprodutivos em uma mesma planta. Tal comportamento parece proporcionar maior chance à planta de encontrar condições favoráveis, pelo menos para parte de seus perfilhos, assegurando dessa forma alguma produção de sementes. Esse mecanismo de sobrevivência não poderia ser exercido em grau comparável em condições de campo pelo ideótipo de trigo preconizado para condição de deficiência hídrica, que é unicolmo (DONALD 1968).

Os resultados também evidenciaram a necessidade de estudar com mais detalhe a relação entre o potencial da água da panícula e o da folha bandeira, e as implicações do estado hídrico da panícula nos processos de emissão da panícula, antese e dessecação de espiguetas.

4.3. Processos relacionados à indução de esterilidade de espiguetas por deficiência hídrica na fase de florescimento

4.3.1. Emissão da panícula

Segundo HSIAO (1973), o processo fisiológico mais sensível à deficiência hídrica é o crescimento em expansão. O alongamento do último entrenó do colmo da planta de arroz, que

resulta na emissão da panícula, é um processo de crescimento em expansão considerado crítico para a determinação da fertilidade das espiguetas em condições de deficiência hídrica (O'TOOLE & NAMUCO, 1983). Apesar de suas implicações sobre a produtividade nessas condições, esse tipo de crescimento foi pouco estudado até o momento.

Para caracterizar o processo de emissão de panículas e estabelecer os potenciais da água críticos ao processo, foram, em adição ao controle irrigado ou tratamento 1, induzidos três tratamentos diferenciais, através de suspensão da irrigação dos vasos. Esses tratamentos resultaram em uma ampla gradação na intensidade da deficiência hídrica durante o período de emissão das panículas, conforme mostram as figuras 14 e 15. Até o final da imposição foram atingidos níveis que variaram de fraco (tratamento 2) a moderado (tratamento 3) até severo (tratamento 4). Isso deveu-se a que o tratamento 2 apresentou uma redução mais gradual do potencial da água da folha (ψ_{FB}) e da panícula (ψ_{PAN}), em relação aos tratamentos 3 e 4. Estes, por sua vez, se diferenciaram mais em função do potencial da água inicial do que da taxa de secamento das plantas. A comparação dos valores de ψ_{FB} e ψ_{PAN} ao longo do período de emissão da panícula evidencia, novamente, o observado no item 4.2, qual seja, o ψ_{PAN} é afetado pelo grau de emissão da panícula.

As taxas de emissão de panícula para os quatro tratamentos do 1o. ao 3o. dia, são apresentadas, respectivamente, nas figuras 16 a 18. Verifica-se que no 1o. dia (Fig. 16), a

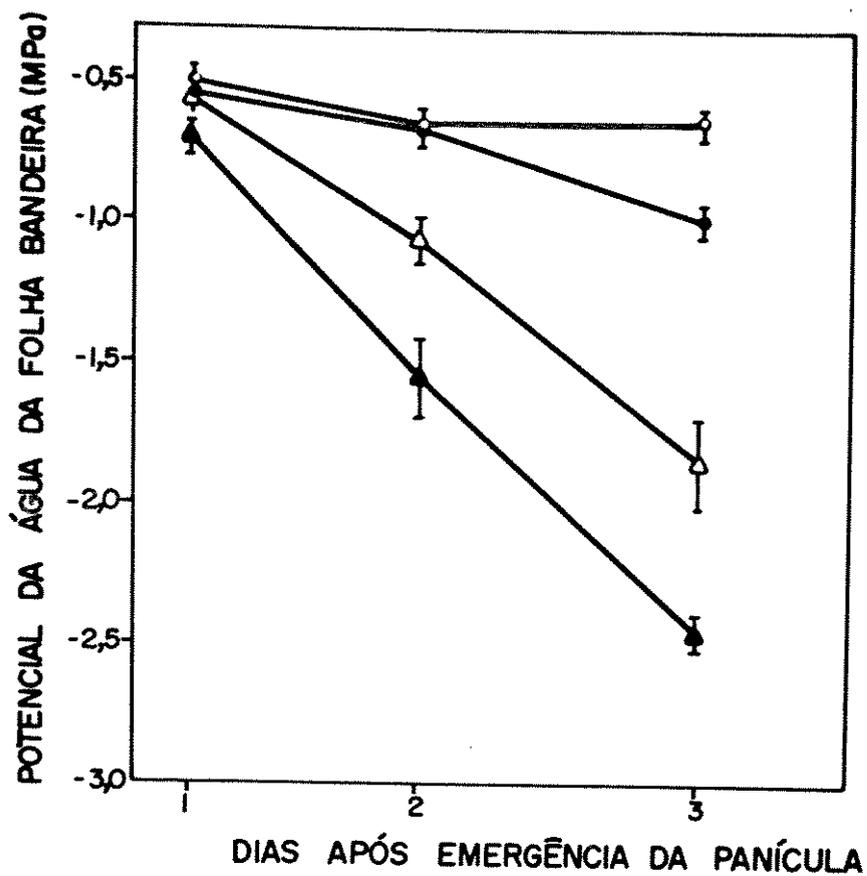


Fig. 14. Variação do potencial da água da folha bandeira (Ψ_{FB}) durante o período de emissão de panículas, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: \circ — \circ ; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: \bullet — \bullet ; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: Δ — Δ ; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: \blacktriangle — \blacktriangle). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 observações.

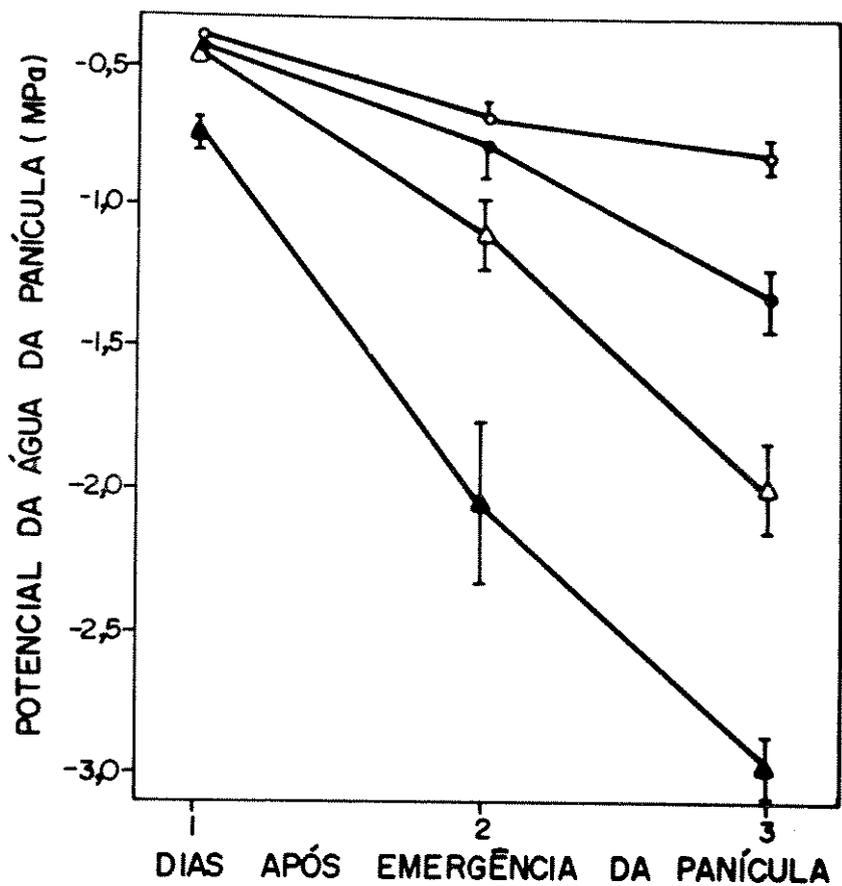


Fig. 15. Variação do potencial da água da panícula (Ψ_{PAN}) durante o período de emissão de panículas, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: o—o; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: ●—●; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: Δ — Δ ; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: \blacktriangle — \blacktriangle). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 observações.

taxa de crescimento evoluiu do início da manhã até às 12:00 h, quando atingiu um máximo de 2,8 mm/h, que foi similar para todos os tratamentos. As taxas apresentaram então um gradual declínio até o final da tarde, quando atingiram valores inferiores ao do início do dia. O tratamento 4, cujo potencial da água já apresentava valores em torno de -0,75 MPa (Fig. 14 e 15), teve um comportamento diferenciado a partir das 14:00 h: o declínio da taxa de crescimento foi mais evidente, atingindo valores inferiores a 1,0 mm/h. A taxa de emissão para o intervalo de tempo compreendido entre a última medição da tarde e a primeira da manhã seguinte, e que engloba todo o período noturno, foi similar para os tratamentos 1 a 3 e superior aos valores observados no final da tarde. O tratamento 4 apresentou um certo grau de recuperação, mas não atingiu valores comparáveis aos dos demais tratamentos.

O 2o. dia (Fig. 17) apresentou uma variação do padrão de crescimento em relação ao 1o. dia (Fig. 16). A taxa máxima nas plantas irrigadas (tratamento 1) foi superior (3,5 mm/h) ao do 1o. dia, e ocorreu no 1o. intervalo de medição, com um subsequente declínio e um novo pico às 14:30 h. Novamente a taxa declinou até o final da tarde, e o comportamento no período noturno subsequente foi similar ao do 1o. dia. O tratamento 2 apresentou um comportamento muito similar ao controle, sem, contudo, apresentar o 2o. pico de crescimento. Os tratamentos 3 e 4 apresentaram taxas nitidamente inferiores desde o 1o. intervalo de medição. O tratamento 3 chegou a apresentar uma taxa de 2,5 mm/h no início do dia, seguida por um declínio gradual até

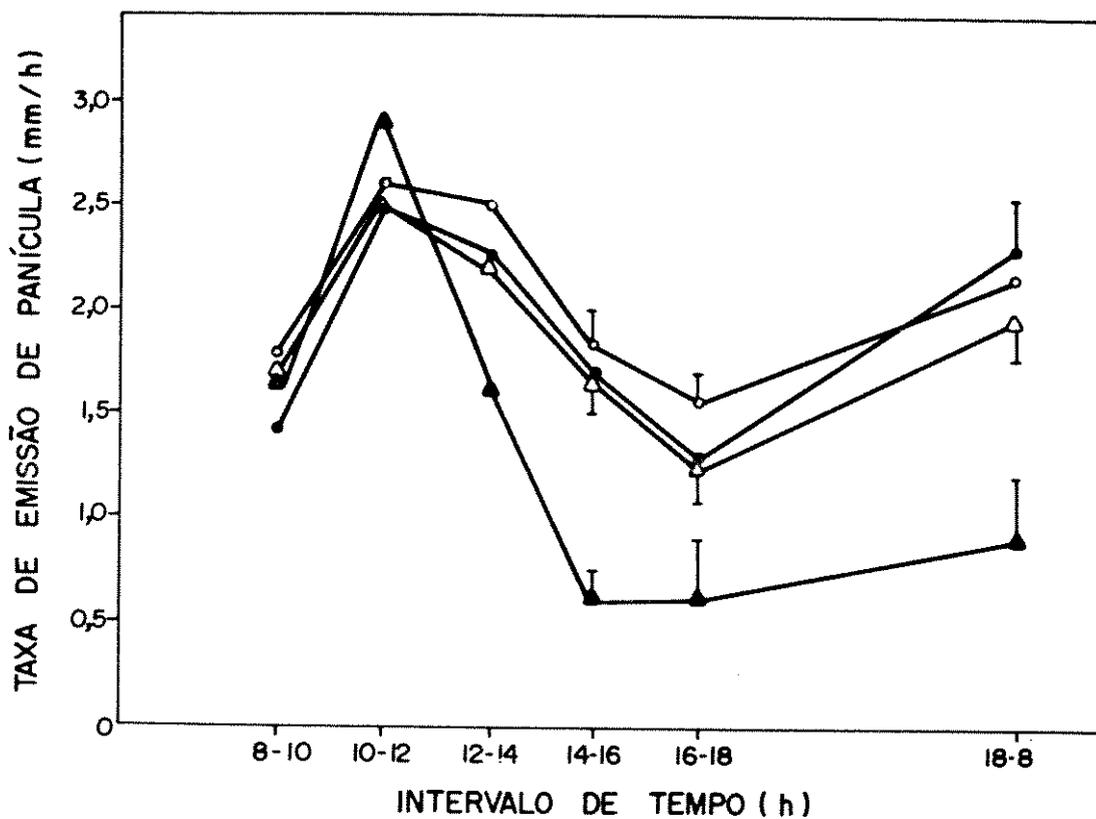


Fig. 16. Taxa de emissão de panículas ao longo do 10. dia de emergência, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: o—o; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: ●—●; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: △—△; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: ▲—▲). Barras verticais representam o erro padrão da média de 10 observações.

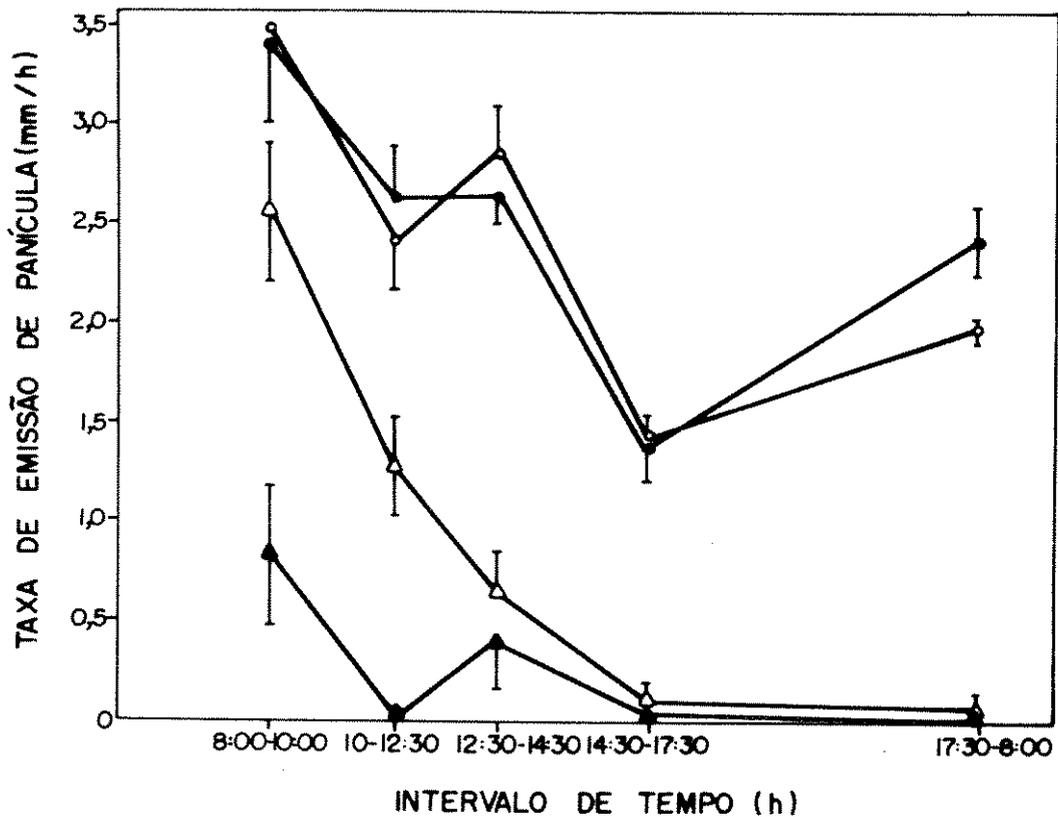


Fig. 17. Taxa de emissão de panículas ao longo do 20. dia de emergência, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: o—o; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: ●—●; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: △—△; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: ▲—▲). Barras verticais representam o erro padrão da média de 10 observações.

o fim do dia, enquanto para o tratamento 4 as taxas foram sempre inferiores a 1,0 mm/h. Não foi observada recuperação noturna nesses tratamentos.

No 3o. dia (Fig. 18) observa-se um declínio da taxa de crescimento do controle irrigado, sendo contudo mantido um padrão similar ao do 2o. dia (Fig. 17). O tratamento 2 apresentou novamente um comportamento bastante similar ao do controle, não apresentando o 2o. pico de crescimento. O tratamento 4 manteve o mesmo comportamento noturno do 2o. dia, qual seja, paralização de crescimento, que se prolongou até a reposição da água às 14:30 h, após o qual mostrou um pequeno crescimento. O tratamento 3 apresentou um crescimento incipiente das 8:00 às 10:00 h, seguido por uma paralização que se manteve até a reposição da água. A taxa de emissão após a reposição da água e durante o período noturno que a sucedeu, foi superior para o tratamento 3 em relação ao 4, denotando uma recuperação mais imediata.

O padrão de crescimento que resultou na emissão da panícula de arroz foi similar ao reportado por JOHNSON (1967), para a espiga de sorgo, em condições de campo. Um ponto de máxima foi atingido às 12:00 h seguido por um declínio até as 16:00-20:00 h. Meyer & Johnson, citados por JOHNSON (1967), afirmam que apesar de numerosos padrões de crescimento serem possíveis, o crescimento das plantas em condições normais é maior logo após a meia noite, e menor logo após o meio dia. A ocorrência de um mínimo durante o dia está, segundo os autores,

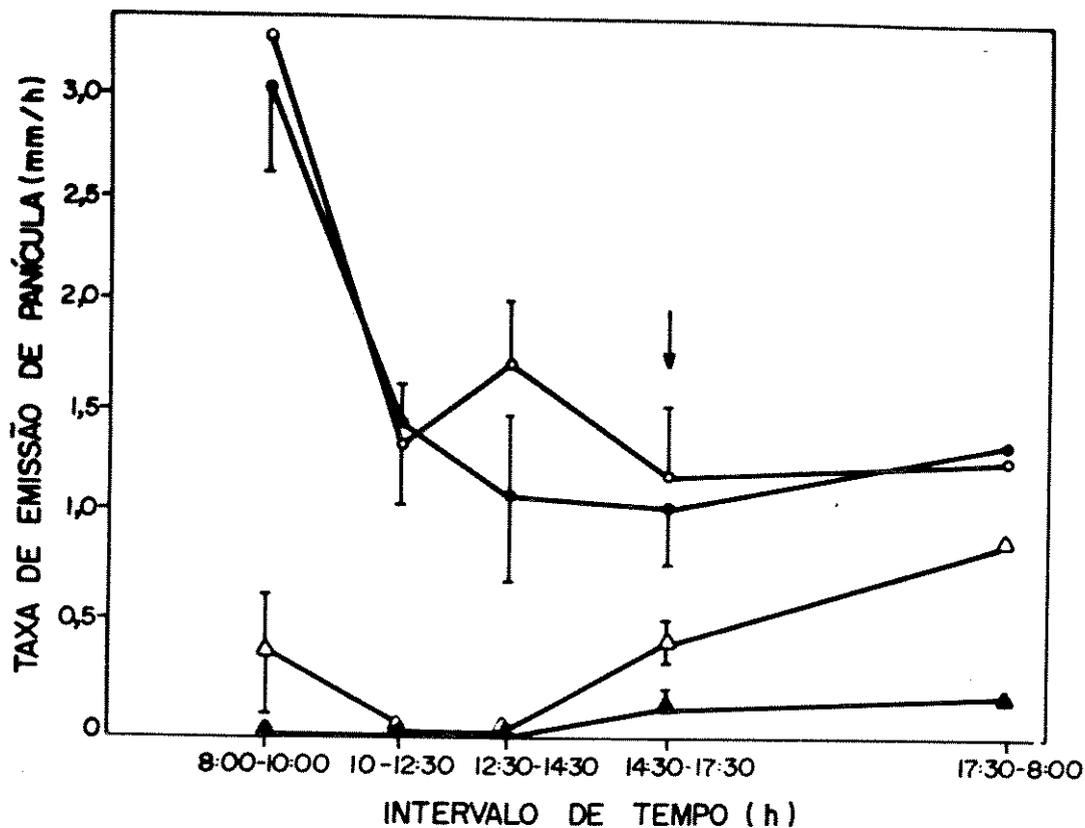


Fig. 18. Taxa de emissão de panículas ao longo do 30. dia de emergência, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: o—o; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: ●—●; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: Δ—Δ; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: ▲—▲). Barras verticais representam o erro padrão da média de 10 observações (↓ indica reposição da água nos tratamentos 2, 3 e 4).

associado à deficiência hídrica interna, enquanto um mínimo durante a noite é atribuído a temperaturas abaixo do ótimo.

Apesar da escassez de dados sobre o padrão de alongamento da estrutura reprodutiva, são inúmeros os trabalhos que versam sobre o efeito da deficiência hídrica no alongamento das folhas, em arroz ou outros cereais. De acordo com CUTLER et alii (1980d), o alongamento de folhas de plantas de arroz bem irrigadas se caracteriza por uma alta taxa diurna e uma menor taxa noturna, com uma redução temporária na transição dia-noite, e um aumento temporário na transição noite-dia. Esses efeitos puderam ser detectados através de um transdutor eletrônico de movimento angular, que permite a monitoração e registro constante das alterações lineares. Nesse mesmo trabalho foi observado que a taxa de alongamento noturno é limitada pela temperatura noturna até 27°C, quando é atingido um crescimento estável. O crescimento diurno também foi limitado pela temperatura. Em contraste, a temperatura diurna não afetou o crescimento noturno.

Se o alongamento de folhas e do pedúnculo da panícula podem ser considerados como processos comparáveis, e como tais limitados pelos mesmos fatores, poderíamos considerar que na ausência de deficiência hídrica, a taxa de emissão de panículas no controle irrigado foi limitada pela temperatura noturna de $24 \pm 1^\circ\text{C}$ utilizada no presente estudo. As médias diárias de 2,0 a 2,5 mm/h são efetivamente inferiores a médias de 3,5 mm/h reportadas por CRUZ & O'TOOLE (1984), em condições de campo, com boa disponibilidade de água. O referido estudo não

apresenta, contudo, a variação do crescimento ao longo do dia e ao longo do período de emissão. Um outro estudo pelo mesmo grupo (O'TOOLE & NAMUCO, 1983) apresentou valores entre 5,5 e 2,0 cm/dia para plantas bem irrigadas. Essa variação foi função da idade dos perfilhos, pois aqueles emitidos mais tardiamente exibiram as menores taxas diárias. Como motivo para essas diferenças foi sugerido a competição por fotoassimilados com os perfilhos mais precoces, já possuindo panículas em fase de enchimento de grãos.

É possível que as diferenças entre as taxas de alongamento obtidas no presente estudo e as citadas em bibliografia se devam, além da possível limitação pela temperatura noturna, à menor disponibilidade de radiação da câmara de crescimento ($800 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$) em relação às condições de campo, e conseqüente menor disponibilidade de fotoassimilados. Em condições de laboratório as taxas máximas apresentadas para alongamento da panícula do sorgo foram também em torno de 3,5 mm/h (HSIAO, 1982).

As figuras 19 e 20 permitem melhor visualização da variação da taxa de emissão da panícula em função da variação do PAN durante os três primeiros dias de emissão. Ao analisar o comportamento no período da manhã (Fig. 19), verifica-se que, no caso do controle irrigado (tratamento 1) e do tratamento 2, que foram similares quanto ao estado hídrico, a variação na taxa de crescimento foi mais função do padrão de crescimento, já discutido anteriormente, do que da variação do Ψ PAN.

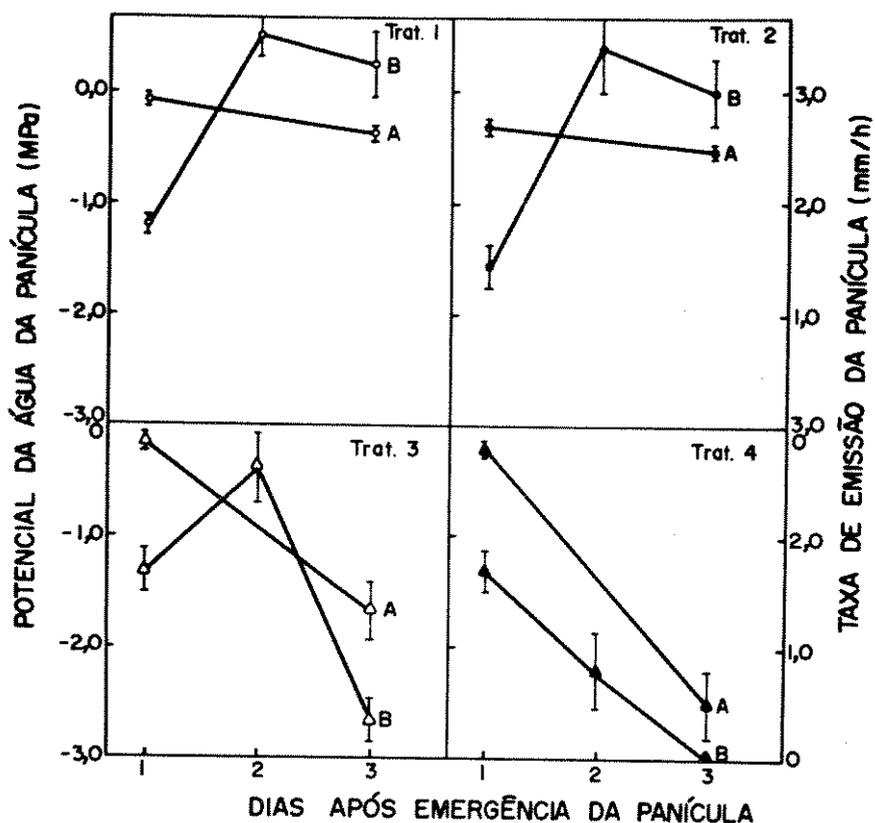


Fig. 19. Potencial da água da panícula medida às 8:00h (A) e taxa de emissão da panícula no intervalo das 8:00 às 10:00h (B), em quatro tratamentos quanto a disponibilidade de água (tratamento 1: controle irrigado; tratamento 2: deficiência hídrica fraca; tratamento 3: deficiência hídrica moderada; tratamento 4: deficiência hídrica severa). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 e 10 observações para os parâmetros A e B, respectivamente.

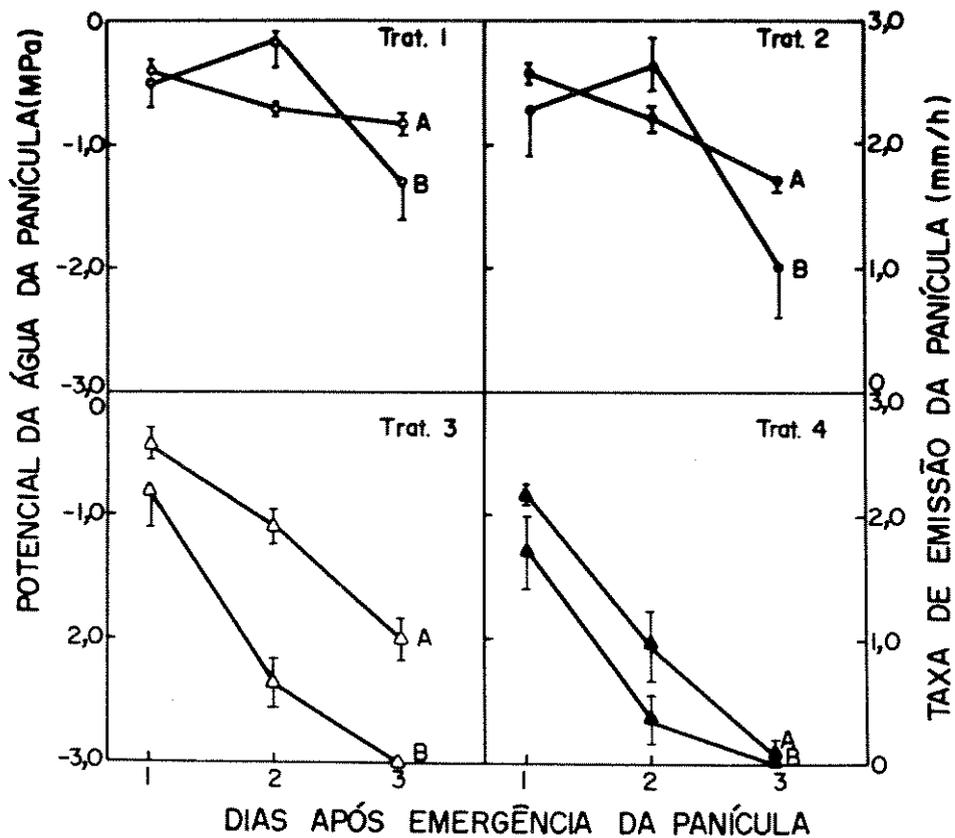


Fig. 20. Potencial de água da panícula, medida às 13:00h (A) e taxa de emissão da panícula no intervalo das 12:00 às 14:00h (B) em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1: controle irrigado; tratamento 2: deficiência hídrica fraca; tratamento 3: deficiência hídrica moderada; tratamento 4: deficiência hídrica severa). Barras verticais representam o erro padrão da média de 5 e 10 observações para os parâmetros A e B, respectivamente.

Ainda na figura 19 verifica-se que os tratamentos 3 e 4 apresentaram um evidente declínio do crescimento da manhã, em relação à testemunha, desde o 2o. dia. Dessa forma, um Ψ PAN de -0,9 MPa (valor obtido por interpolação) atingido no 2o. dia pelo tratamento 3, foi capaz de inibir 27% do crescimento do período. Um subsequente declínio para -1,68 MPa no 3o. dia inibiu o crescimento em 89,2%. Para o tratamento 4, os valores observados foram de -1,35 MPa e 76,2% de inibição, e -2,50 MPa e 100% de inibição, para o 2o. e 3o. dias, respectivamente.

Quando a taxa de crescimento das 12:00-14:00 h é analisada juntamente com o Ψ PAN das 13:00 h (Fig. 20), verifica-se que ocorreu inibição do crescimento no período considerado apenas no 3o. dia para o tratamento 1, no 2o. e 3o. dias para o tratamento 3, e desde o 1o. dia para o tratamento 4. No tratamento 3, um Ψ PAN de -1,10 MPa inibiu 77,2% do crescimento no 2o. dia, e 100% quando o Ψ PAN declinou para -1,99 MPa no 3o. dia. Para o tratamento 4 observou-se 35,6% de inibição para um PAN de -0,85 MPa no 1o. dia, e 95,3% para um Ψ PAN de -1,99 MPa no 2o. dia. No 3o. dia, em que o Ψ PAN atingiu -2,97 MPa, não houve crescimento. Em contraste com esses valores, o tratamento 2 apresentou apenas 37,0% de inibição do crescimento num Ψ PAN de -1,36 MPa. Portanto, apesar da inibição total do crescimento ter sido constatada em potenciais da água em torno de -1,9 MPa, valores em torno de -0,85 MPa já causaram acentuada inibição.

Esses valores coincidem com os observados por O'TOOLE & NAMUCO (1983). Esses autores observaram redução da

taxa de emissão de panículas de arroz de 5,5 para 3,5 mm/h (36,4% de redução) quando a média diária do potencial da água da folha, em condições de campo, decresceu de -0,5 para -0,7 MPa. Da mesma forma que no presente estudo, a redução do potencial da água até -1,5 MPa não foi suficiente para inibir totalmente o crescimento. Já o alongamento da panícula em sorgo, de acordo com os dados apresentados por HSIAO et alii (1980), apresentou uma alta suscetibilidade ao estresse, pois decresceu a partir de -0,3 MPa e cessou a -0,9 MPa de potencial da água da folha, que foi protegida para minimizar os eventuais gradientes de potencial da água entre os dois órgãos.

É possível que as discrepâncias na aparente sensibilidade do alongamento da panícula nas duas culturas à deficiência hídrica se deva à falta de padronização quanto ao referencial de potencial da água. Desde que o entrenó, cujo alongamento resulta na emissão da panícula do arroz, se encontra envolvido pelas bainhas das folhas maduras e, em consequência, parcialmente protegido de perdas rápidas por transpiração, é possível que seu potencial hídrico apresente valores mais positivos do que o da própria panícula. Dessa forma, pode-se estar superestimando o potencial hídrico da região em crescimento, especialmente quando a folha descoberta é usada como referencial.

De acordo com a figura 21, ao final do ciclo de secamento, as panículas do tratamento 2 apresentavam uma exposição apenas 2cm inferior à do controle, enquanto os tratamentos 3 e 4 apresentavam uma exposição muito pequena, como

resultado da inibição do crescimento por deficiência hídrica. Por outro lado, a figura 21 conjugada a tabela 6, reforça a constatação feita no item 4.2., relativa à recuperação da capacidade de alongamento dos entrenós após reidratação das plantas. A reposição da água, realizada às 14:30 h do 3o. dia após emergência das panículas, induziu à imediata retomada do crescimento nos tratamentos 3 e 4. Esse crescimento contudo não foi suficiente para assegurar a emissão total da panícula (Tabela 6). Por outro lado, foi verificado que as espiguetas estéreis se distribuíram de forma homogênea por toda a panícula, contrastando com o observado por CRUZ & O'TOOLE (1984). Naquele estudo, apesar da existência de espiguetas estéreis na porção exposta da panícula, todas as espiguetas situadas na porção não emitida eram invariavelmente estéreis.

A maior inibição ao crescimento observado no tratamento 4 em relação ao tratamento 3 não se refletiu em menor fertilidade de espiguetas (Tabela 6), sendo os dois tratamentos severos o suficiente para resultar em redução da metade da fertilidade em relação à testemunha. Deve-se ressaltar que a deficiência hídrica se instalou quando as panículas nesses tratamentos possuíam de 3,5 a 6 cm, enquadrando-se, portanto, no período de máxima suscetibilidade, conforme determinado em experimento anterior, discutido no item 4.2.

Conclui-se, portanto, que o alongamento do pedúnculo da panícula é um processo dinâmico, apresentando variações em função da hora do dia e do estágio de emissão. A

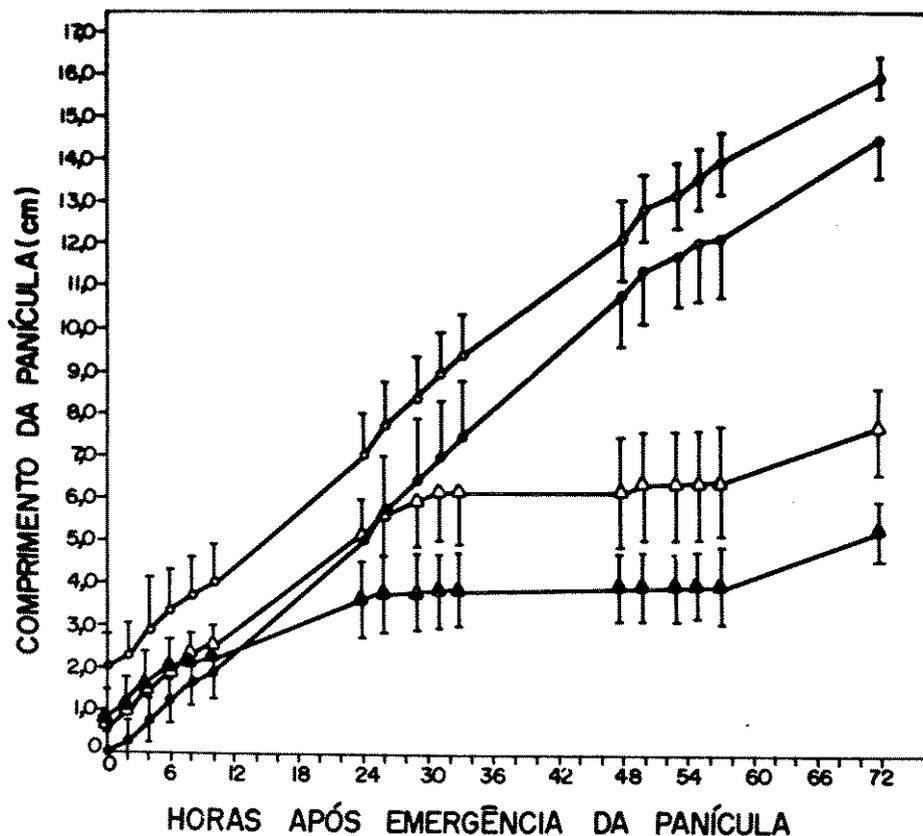


Fig. 21. Variação do comprimento da porção exposta das panículas durante os três primeiros dias de emissão, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: o—o; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: ●—●; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: Δ—Δ; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: ▲—▲). Barras verticais representam o erro padrão de médias de 5 observações.

Tabela 6. Comparação de médias dos parâmetros medidos para avaliar o efeito da inibição do alongamento do pedúnculo da panícula sobre a fertilidade das espiguetas, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água durante o período de emissão das panículas (tratamento 1: controle irrigado; tratamento 2: deficiência hídrica fraca; tratamento 3: deficiência hídrica moderada; tratamento 4: deficiência hídrica severa).

TRAT	CEXP	CPAN	% EXP	% FERT
1	17,18 a	19,61	94,13 a	80,42 a
2	16,20 a	18,99	90,09 a	79,40 a
3	13,00 b	17,85	73,31 b	44,47 b
4	12,44 b	18,99	66,13 b	41,92 b

CEXP: comprimento da porção exposta da panícula; CPAN: comprimento total da panícula; % EXP: % de exposição da panícula; % FERT: % de fertilidade das espiguetas.

Valores são médias de 5 observações.

Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.

retomada do processo de alongamento em condições de reidratação não permite a plena emissão da panícula, que é proporcional à intensidade da deficiência hídrica experimentada. Contudo, o grau de emissão, conforme demonstrado também em experimento anterior (item 4.2.), não é fator relacionado de forma direta à fertilidade das espiguetas.

4.3.2. Inibição da abertura das flores

De acordo com GONZALEZ et alii (1985), a unidade floral da planta de arroz, denominada de espiguetas, é composta pela raquila, glumas estéreis, glumas florais e pela flor propriamente dita, que possui seis estames e um pistilo. As glumas florais são compostas por duas porções, a lema, que tem a forma de um barco e possui cinco nervuras, e a pálea, que ocupa posição oposta e possui três nervuras. As lodículas são duas protuberâncias redondas e transparentes, situadas na base da flor. Durante a antese as lodículas entumescem, causando a separação da lema e da pálea. Simultaneamente, ocorre o alongamento do filete, a emissão das anteras e a polinização.

A inibição da abertura da flor por deficiência hídrica tem sido apontada como uma das causas da esterilidade de espiguetas em arroz (HSIAO, 1982; O'TOOLE et alii, 1984).

O efeito da deficiência hídrica na abertura das flores na cultivar IAC 165 foi estudada inicialmente no experimento descrito no item 4.3.1., em que foram induzidos quatro tratamentos diferenciais durante a emissão da panícula.

Estes tratamentos compreenderam um controle irrigado (tratamento 1), ou suspensão da irrigação, resultando em deficiência hídrica fraca (tratamento 2), moderada (tratamento 3) e severa (tratamento 4).

O florescimento, observado a intervalos de 2 h, teve início aproximadamente às 10:00 h do 2o. dia após emergência das panículas, sendo mais abundante no intervalo das 12:00 às 14:00 h, como pode ser observado na figura 22. Nesse dia, como já apresentado na figura 15 e discutido no item 4.3.1., o potencial da água da panícula foi de -0,6, -0,7, -1,1 e -2,0 MPa para os tratamentos 1 a 4, respectivamente. Essa variação do potencial, mesmo pequeno como no caso do tratamento 2 em relação ao controle, resultou, de acordo com a figura 22, numa variação proporcional do número de flores em antese para todos os tratamentos. No terceiro dia após emergência o tratamento 2, que atingiu -1,3 MPa, manteve um padrão bastante similar ao do controle. No entanto, o número cumulativo de flores por panícula manteve-se inferior, devido ao menor número de flores abertas no dia anterior. Nesse tratamento não houve inibição do florescimento ao longo de todo o dia. Já os tratamentos 3 e 4, com potenciais da água de -1,9 e -2,9 MPa, respectivamente, apresentaram uma evidente inibição do processo. Isso pode ser observado a partir das 12:00 h para o tratamento 3, enquanto para o tratamento 4 o florescimento foi inibido durante todo o dia. O processo não teve uma reversibilidade imediata, pois a reposição da água, às 14:30 h, não trouxe alterações para os tratamentos 3 e 4. Contudo, no 4o. dia as plantas nesses tratamentos voltaram

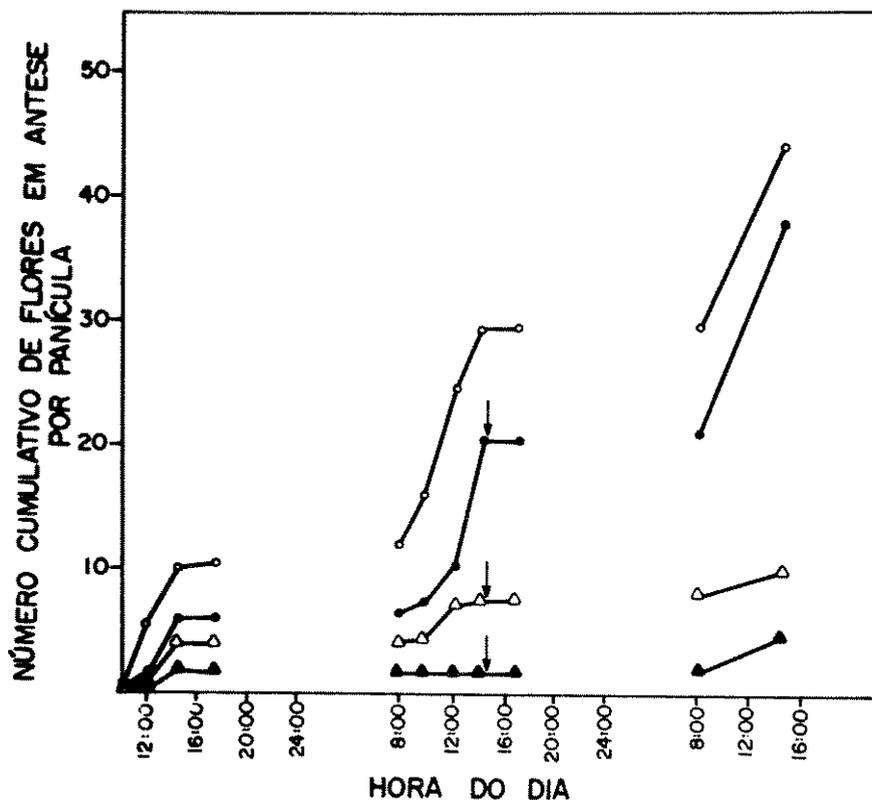


Fig. 22. Evolução horária do número de flores em antese ao longo dos três primeiros dias de florescimento, em quatro tratamentos quanto à disponibilidade de água (tratamento 1 ou controle irrigado: o—o; tratamento 2 ou deficiência hídrica fraca: ●—●; tratamento 3 ou deficiência hídrica moderada: △—△; tratamento 4 ou deficiência hídrica severa: ▲—▲). Média de 5 observações. ↓ indica reposição da água nos vasos.

a apresentar florescimento, apesar de não terem alcançado os níveis dos tratamentos 1 e 2.

Esses resultados levam a inferir que potenciais da água inferiores a $-0,7$ MPa já são capazes de causar distúrbios no processo reprodutivo. Apesar do padrão de florescimento não ter sido alterado, o tratamento 2, que sofreu deficiência hídrica fraca, apresentou um pequeno retardamento do florescimento em relação à testemunha, amenizado pela reposição de água. Por outro lado, os tratamentos 3 e 4 sofreram uma drástica redução do florescimento e completaram o período de medição com um número de espiguetas polinizadas muito pequeno.

Um experimento adicional foi realizado para evidenciar o efeito de potenciais entre $-0,7$ e $-1,9$ MPa, na inibição da antese. Os dados da tabela 7 confirmam que potenciais na faixa de $-0,7$ a $-0,9$ MPa são capazes de causar uma alteração do padrão de florescimento. Contudo, o comportamento similar à testemunha, a partir do 2o. dia, leva a supor que o fenômeno seja mais um retardamento do processo do que uma inibição propriamente dita. O mesmo comportamento se evidenciou na faixa de $-0,8$ a $-1,0$ MPa. A faixa de $-1,0$ a $-1,6$ MPa resultou em um comportamento anômalo, pois o florescimento no 1o. dia foi maior inclusive do que o da testemunha. Contudo, a inibição foi bastante evidente no 2o. e 3o. dias. A faixa de $-1,6$ a $-1,9$ MPa, por sua vez, sofreu uma redução acentuada do número de flores em antese. Apenas 8,6% do total de espiguetas floresceu durante todo o período de imposição da deficiência hídrica.

O'TOOLE et alii (1984) observaram o florescimento de duas cultivares de arroz de sequeiro em condições de campo. Potenciais da água de -1,5 MPa causaram alguma inibição ao florescimento, e abaixo de -1,9 MPa as flores não abriram. O autor atribui a falha na antese à falta de turgescência nas lodículas. Em plantas de milho um processo paralelo tem lugar, em que a deficiência hídrica causa a inibição do alongamento do estilete, resultando em assincronia de viabilidade dos órgãos masculino e feminino (HERRERO & JOHNSON, 1981). A inibição do alongamento do estilete em plantas de milho decorre da falta de turgescência (WESTGATE & BOYER, 1985b), que por sua vez está associada à falta de reservas na planta durante a antese (WESTGATE & BOYER, 1986a; SCHOPER et alii, 1987).

Voltando à tabela 7 verifica-se que, conjugado à inibição do florescimento, outro processo não identificado afetou a reprodução, pois parte das espiguetas que apresentou antese durante o período de imposição da deficiência hídrica não formou grãos. Esse efeito foi mais acentuado nas faixas de potencial de -1,0 a -1,6 e -1,5 a 1,9 MPa, em que a fertilidade das espiguetas foi de 67,6 e 50%, respectivamente. Outro fato demonstrado pela tabela 7 e já evidenciado pela figura 22, é que a inibição do florescimento se mostra reversível pela reposição da água. De acordo com a tabela 7, 32,9% (100 - 67,1%) das espiguetas da testemunha não apresentou antese até o 30. dia. Dessas espiguetas apenas 80,7% apresentaram grãos, representando 26,5% do total. Por outro lado, nas faixas de -1,0 a -1,6 MPa e -1,6 a -1,9 MPa observa-se ainda 38,6% (65,3% de 59,2%) e 32,8% (35,9% de 91,4%),

respectivamente do total de espiguetas apresentando grãos e, forçosamente, antese após a reposição da água. Deve-se frisar que esse cálculo é uma subestimação da realidade, pois pressupõe que apenas as espiguetas fecundadas apresentaram flores. Supondo um percentual de pegamento similar à testemunha, qual seja, 80,7%, esses valores serão elevados de 20%. Portanto, é evidente que, pelo menos em parte, a inibição à antese causada pela deficiência hídrica é superável.

A literatura é pobre em estudos sobre o efeito da deficiência hídrica, a nível citológico, sobre a estrutura reprodutiva da planta de arroz e o único estudo encontrado nesse gênero foi realizado durante a fase de esporogênese (NAMUCO & O'TOOLE, 1986). Apesar de detectarem alterações cromossômicas durante a meiose, aqueles autores não conseguiram estabelecer uma relação causa-efeito entre as anomalias e o dano propriamente dito. Não houve, no entanto, determinação da viabilidade do pólen ou medição das relações hídricas da estrutura reprodutiva naquele estudo. Em plantas de trigo, nessa mesma fase, foi constatado que a esterilidade das espiguetas resulta de esterilidade masculina, enquanto a estrutura feminina se mantém viável (BINGHAM, 1966; SAINI & ASPINALL (1981). Por outro lado, plantas de milho em megagametogênese apresentaram esterilidade feminina em decorrência de aborto do saco embrionário (MOSS & DOWNEY, 1971).

Tabela 7. Caracterização do padrão de florescimento e da fertilidade das espiguetas, à diferentes níveis de potencial da água da partícula (ψ PAN).

PAN (MPa) ^a	Flores em antese (%) ^b				Fertilidade das espiguetas (%) ^b		
	1o.dia	2o.dia	3o.dia	Total	Antese durante estresse	Demais espiguetas	Total
-0,3 a -0,6	19,3	28,0	19,8	67,1	92,0	80,7	90,9
-0,7 a -0,9	15,4	27,5	21,4	64,4	87,4	84,1	86,2
-0,8 a -1,0	10,6	27,2	19,8	57,6	83,6	79,7	81,9
-1,0 a -1,6	25,4	8,3	7,1	40,8	67,6	65,3	66,3
-1,5 a -1,9	5,1	3,5	0,0	8,6	50,0	35,9	37,9

^aPotenciais da água inferiores aos do controle, mantido entre -0,3 e -0,6 MPa, foram obtidos por suspensão da irrigação dos vasos até valores pre-fixados, que foram mantidos por três dias pela adição diária da água consumida. Valores refletem a amplitude de variação do PAN, medido no meio do dia, durante esse período, abrangendo um total de 9 plantas.

^bValores são médias de 3 plantas.

Um outro fator em consideração, e que tem sido muito pouco estudado, refere-se à interação entre o acúmulo de determinadas substâncias metabólicas e o dano por seca. Acredita-se que o ácido abscísico esteja intimamente envolvido na indução de esterilidade masculina por deficiência hídrica em plantas de trigo (MORGAN, 1980b; MORGAN & KING, 1984; SAINI & ASPINALL (1982a). Sua síntese aumenta significativamente em folhas sem turgescência, e o efeito é evidente mesmo quando a turgescência e o conteúdo relativo de água da estrutura reprodutiva não são afetados. Em estudos subsequentes foi determinado que temperaturas moderadamente altas durante a esporogênese também causam esterilidade de espiguetas (SAINI & ASPINALL, 1982b), e que os eventos citológicos que conduzem à abortão do pólen em resposta à deficiência hídrica, temperatura ou aplicação de ABA exógeno são similares (SAINI et alii, 1984). Contudo, a sequência dos eventos e o tipo de anomalias observadas não suportam a hipótese de que o ácido abscísico seja o único fator primário a controlar a esterilidade induzida por deficiência hídrica (SAINI et alii, 1984).

Sabe-se que existem diferenças genotípicas na capacidade da planta de arroz em acumular ácido abscísico (HENSON & QUARRIE, 1981). Apesar dos estudos serem ainda incipientes nessa área, existem algumas evidências de que cultivares com bom desempenho acumulam menos ácido abscísico (AUSTIN et alii, 1982).

Estudos na fase de florescimento para a planta de milho indicam que a viabilidade do pólen não é reduzida por

deficiência hídrica (HERRERO & JOHNSON, 1981). Em contraste com o estigma, que mantém moderado contato hidráulico com os órgãos vegetativos, os grãos de pólen possuem um isolamento físico da parede da antera e, portanto, seu estado hídrico independe do resto da planta (WESTGATE & BOYER, 1986a). Na ausência de desidratação do estigma, foi verificado que pólen desidratado (-2,0 a -14,0 MPa) apresentou capacidade de germinar e completar a fertilização com sucesso (WESTGATE & BOYER, 1986b).

Supondo-se ausência de efeito direto da deficiência hídrica sobre a viabilidade da estrutura masculina ou feminina em arroz, um outro fator em adição à inibição da antese, que poderia explicar a redução da fertilidade das espiguetas, seria a suspensão do crescimento do zigoto. Esse sintoma foi observado por WESTGATE & BOYER (1986b) em plantas de milho, e segundo os autores foi função da ausência de reservas na planta para uma conveniente nutrição do zigoto. Nesta mesma linha, o estudo de SCHOPER et alii (1987) demonstrou que um híbrido prolfico, que possui maiores reservas de carboidratos nos órgãos vegetativos, foi capaz de formar mais grãos em condições de deficiência hídrica do que híbridos comuns. Por outro lado, plantas de arroz tendem a acumular carboidratos durante a fase reprodutiva, e dessa forma estariam melhor preparadas do que plantas de milho para prover a nutrição do zigoto. De acordo com os estudos desenvolvidos por de Raissac, no CNPAF (dados não publicados), existe uma grande variabilidade genotípica em plantas de arroz para acumular carboidratos em talos e bainhas. A cultivar IAC 165, mesmo submetida à deficiência hídrica,

apresentou uma ampla quantidade de reservas nos talos e bainhas no período de florescimento.

Portanto, são muito variados os mecanismos pelos quais a deficiência hídrica pode resultar em esterilidade de espiguetas. O 2o. experimento, por suas características de estresse mais ameno, não resultou em dessecamento das espiguetas, e permitiu que a emissão da panícula se completasse após a reposição da água. No entanto, o grau de dano induzido não se explica somente com base na inibição ao florescimento, e envolve também processos não quantificadas no estudo, relacionados à perda de viabilidade dos órgãos reprodutivos ou aborto do zigoto. Apesar da acentuada sensibilidade da planta de arroz, já enfatizada por HSIAO (1982), supunha-se que a cultivar IAC 165, por sua resposta à seca em condição de campo, viesse a apresentar maior tolerância do processo reprodutivo à deficiência hídrica. Contudo, potenciais da água de -1,6 a -1,9 MPa foram capazes de reduzir a fertilidade das espiguetas a apenas 35,9%. Este fato ressalta a importância da elucidação dos processos, a nível citológico, envolvidos na extrema suscetibilidade da planta de arroz de sequeiro à deficiência hídrica na fase de florescimento.

4.3.3. Dessecamento de espiguetas

Períodos de estiagem na fase de emissão de panículas podem resultar no aparecimento de panículas total ou parcialmente dessecadas. De acordo com observações realizadas em experimento de campo no CNPAF, esse sintoma ocorre mesmo sob deficiência hídrica de caráter ameno, mas a proporção de

espiguetas afetadas é acentuada sob condições de deficiência hídrica severa. O dessecamento tem como consequência a morte da espiguetas, sendo responsável por parte da esterilidade da panícula causada por deficiência hídrica (O'TOOLE et alii, 1984). Em plantas de trigo também foi reportado o aparecimento desse sintoma, apesar de observado somente quando a deficiência hídrica foi severa a ponto de causar a morte da folha bandeira (MORGAN, 1977a).

No presente estudo, as primeiras tentativas de estudar o fenômeno não foram bem sucedidas, no sentido de que, em alguns experimentos, o sintoma não foi observado, enquanto em outros apareceu de forma errática. Observou-se, contudo, que o manuseio das panículas para marcação das espiguetas resultou em alta taxa de aparecimento de dessecamento. Ao mesmo tempo, em uma situação em que os vasos foram retirados temporariamente da câmara de crescimento, e levados para ambiente de menor umidade relativa, o sintoma se desenvolveu rapidamente. Esses fatos sugerem que a alta taxa de transpiração pela panícula, em função de manipulação e consequente perturbação da camada de ar adjacente, ou da maior demanda atmosférica, interagem com o estado hídrico da panícula no estabelecimento do sintoma de dessecamento.

A medição do potencial de água de panículas que apresentaram o sintoma em condições normais de câmara de crescimento, indicou um potencial inferior a -2,3 MPa para aparecimento do sintoma de forma extensiva em panículas.

Devido ao pequeno número de câmaras psicrométricas disponíveis, e ao longo tempo requerido para equilíbrio da pressão de vapor, não foi possível medir o potencial da água das espiguetas com um número de repetições suficientes para desenvolvimento da análise estatística. Foi possível, contudo, verificar que existem variações de potencial da água de espiguetas para espiguetas dentro de uma mesma panícula. Observou-se também que espiguetas dessecadas apresentam potenciais bastante inferiores aos de espiguetas não dessecadas e aos da própria panícula, o que indica uma perda extensiva de água pela espiguetas em paralelo ao desenvolvimento dos sintomas (Tabela 8).

Para contornar o caráter errático do estabelecimento do sintoma, o dessecamento de espiguetas foi quantificado de acordo com a metodologia proposta por O'TOOLE et alii (1984a). Nessas condições padronizadas observou-se uma menor variabilidade, sendo possível verificar a existência de uma relação exponencial entre o número de espiguetas dessecadas e potenciais de água da panícula inferiores a $-2,3$ MPa, ou conteúdos relativos de água inferiores a 60% (Fig. 23). Considerando que a cultivar IAC 165 é adaptada a condições de sequeiro, é surpreendente verificar que esses valores coincidem com aqueles encontrados por O'TOOLE et alii (1984a), para a cultivar IR 36, utilizada em cultivo irrigado.

Para verificar se a panícula, da mesma forma que a folha, reage à deficiência hídrica alterando os patamares críticos para desencadeamento dos processos, o dessecamento foi

Tabela 8. Potencial da água da panícula (Ψ_{PAN})^a e de espiguetas (Ψ_{ESP})^b, em MPa, medidos em três dias consecutivos, em plantas irrigadas (TRAT 1) e em plantas submetidas à deficiência hídrica (TRAT 2) em condições de câmara de crescimento.

Trat	Dia	Ψ_{PAN}	Ψ_{ESP1}	Ψ_{ESP2}	Ψ_{ESP3}	No. de espiguetas dessecadas
1	1	-0,72	-0,62	-0,50	-0,68	0
2	1	-1,86	-1,57	-1,62	-1,90	0
1	2	-0,62	-0,57	-0,90	-0,85	0
2	2	-1,70	-1,50	-2,57*	-2,39*	4
1	3	-0,80	-0,72	-0,65	-0,68	0
2	3	-2,30	-3,52*	-3,89*	-2,84	18

*Espiguetas com sintomas de dessecamento.

^aMedição realizada em câmara de pressão.

^bMedição realizada com câmara psicrométrica e aplicação do método de ponto de orvalho.

também quantificado em panículas submetidas à deficiência hídrica previamente à secagem parcial em bancada de laboratório. As plantas foram submetidas a um ciclo de secamento de quatro dias, ao fim do qual o potencial da água das panículas atingiu um valor de $1,52 \pm 0,03$ MPa.

Observa-se que não houve redução do potencial da água, ou do conteúdo relativo de água críticos, em relação a plantas que não haviam sido submetidas previamente à deficiência hídrica. Além disso, os dados apresentaram-se mais dispersos (Fig. 23 e 24), possivelmente devido à maior variação do potencial da água das panículas submetidas à deficiência hídrica em relação às panículas provenientes de plantas irrigadas, em que o FB apresentava menor variação de planta para planta. Curvas de pressão-volume, determinadas em paralelo (item 4.4.) indicaram potenciais osmóticos a plena turgescência (ψ_{st}) para panículas de plantas irrigadas e plantas submetidas à deficiência hídrica, de $-0,84$ e $-1,00$ MPa, respectivamente. Portanto, em contraste com o observado em folhas (capítulo 4.1, Fig. 2), em que o provável ajustamento osmótico alterou a relação entre o potencial da água e o grau de enrolamento, a panícula parece não ter sido beneficiada. Contudo, é conveniente ressaltar que o nível de ajustamento osmótico observado em panículas foi de apenas $0,16$ MPa, portanto, inferior ao de folhas, apesar de ambas terem atingido valores similares de potencial da água (item 4.1.).

A panícula, em contraste com a folha, não é dotada de dispositivos 'conservadores' de água, pois não possui estômatos ou células buliformes, e sua transpiração se dá via

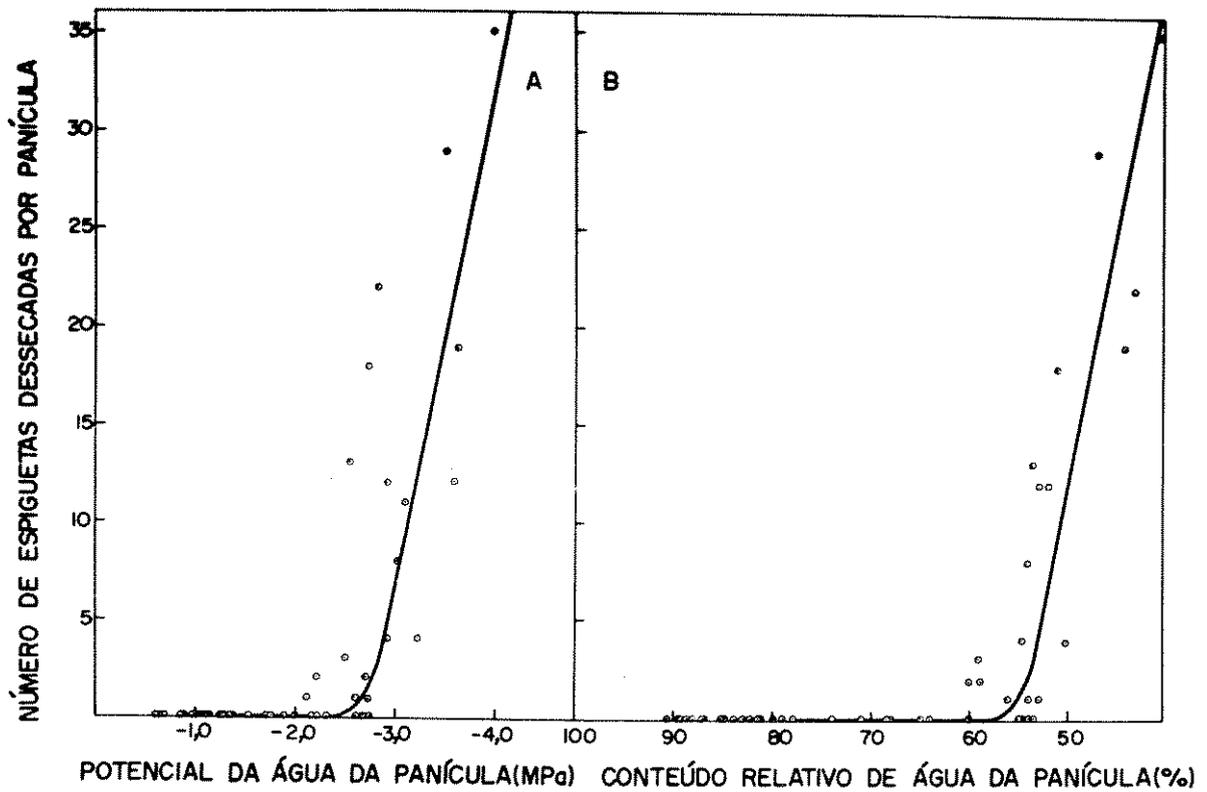


Fig. 23. Relação entre os sintomas de dessecação das espiguetas e o potencial de água (A) ou o conteúdo relativo de água (B), induzidos por secamento parcial de panículas em condições ambiente, oriundas de plantas constantemente irrigadas.

cuticular. Além disso, sua posição, na copa da planta, não permite sombreamento pelas folhas e maximiza a perda de água, em função da maior energia incidente e à maior perturbação por ventos. Em condições de irrigação, segundo BATCHELOR & ROBERTS (1983), as panículas transpiram cerca de 2,8 mm por dia, contribuindo com cerca de 27% do gasto total de água pela planta. Em condições de deficiência hídrica as folhas reduzem a transpiração, ao cerrarem os estômatos e ao se enrolarem. Dessa forma, a perda de água pela panícula deve representar uma fração ainda maior do consumo total.

De acordo com o apontado por BATCHELOR & ROBERTS (1983) e O'TOOLE et alii (1984a), a resistência difusiva da panícula é muito pequena logo após emissão, tendendo a aumentar com o passar do tempo. Foram constatados valores de apenas $1,5s.cm^{-1}$ ao longo de uma ampla faixa de conteúdo relativo de água (CRA) na fase de florescimento, mas 12 dias após cresceu a partir de um CRA de 80% (O'TOOLE et alii, 1984a). Aqueles autores especulam que o aumento deve-se a alterações na estrutura da espiguetta, tais como maior desenvolvimento da cutícula, ou ao conteúdo de água do grão.

A pubescência dos grãos poderia ser um fator de minimização da perda de água por transpiração pela espiguetta. Certas cultivares africanas, como 63-83 e IRAT 13, são altamente pilosas, sendo sua resistência à seca comparável ao das cultivares nacionais (PINHEIRO, 1980). Não são contudo determinados os fatores causais da resistência à seca nesses

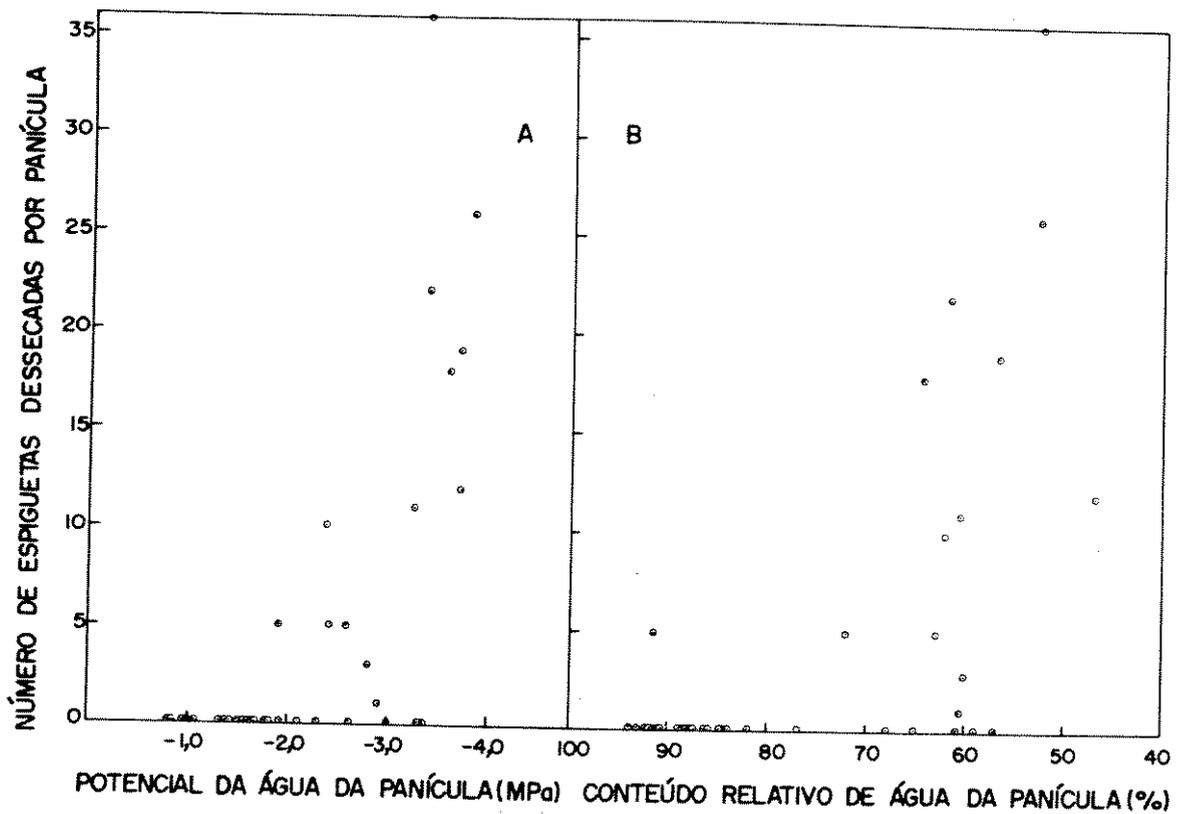


Fig. 24. Relação entre os sintomas de dessecação das espiguetas e o potencial da água (A) ou o conteúdo relativo de água (B), induzidos por secamento parcial de panículas em condições ambiente, oriundas de plantas submetidas previamente a um ciclo de secamento de 4 dias, em câmara de crescimento.

materiais. Outra forma de reduzir o consumo de água da panícula seria o maior desenvolvimento da camada de sílica que recobre a cutícula das espiguetas. Contudo, em um estudo realizado por GARRITY et alii (1984), as diferenças genotípicas encontradas na espessura da camada de sílica de espiguetas em florescimento não foram função do grau de adaptação das cultivares à seca. Os autores ressaltam a existência de interação genótipo - ambiente, para a absorção e distribuição de sílica. Como os materiais foram conduzidos em condições de irrigação, é possível que se comportassem de forma diferente em ambiente de sequeiro. Posteriormente, os mesmos autores (GARRITY et alii, 1986) investigaram a possibilidade de minimizar as alterações na fertilidade das espiguetas em condições de deficiência hídrica pelo aumento da resistência das panículas, por cobertura com diferentes envoltórios. O envoltório de papel alumínio resultou em acentuada redução na taxa de transpiração (76 a 89%) em relação ao controle. Contudo, disso não resultou um menor dano por seca. Apesar do potencial da água da panícula não ter sido medido, aqueles autores concluíram que a redução da transpiração da panícula não favoreceu o estado hídrico suficientemente para influenciar positivamente a antese. No estudo descrito no item 4.1, foi observado que a folha bandeira atuou como proteção à panícula antes da sua emissão, assegurando-lhe maior sucesso reprodutivo em relação às panículas emitidas durante o episódio de deficiência hídrica. MUNNS et alii (1979) destacam o papel protetor exercido pela bainha das folhas ao ápice reprodutivo, garantindo sua sobrevivência durante deficiência hídrica severa.

Nesse caso o ajustamento osmótico do ápice garantiu a manutenção do gradiente de potencial da água, evitando fluxo inverso. Esses resultados, conjugados aos obtidos por GARRITY et alii (1986), evidenciam que a melhora do estado hídrico da panícula, isoladamente, não traz resultados efetivos se não for conjugada ao aumento do estado de hidratação da folha, devido à interdependência entre esses órgãos.

Um outro fator a ser destacado é que o potencial crítico para dessecação é muito baixo, sendo bastante inferior àquele capaz de inibir a antese (item 4.3.2.). Dessa forma, quando a espiguetta apresenta sintomas de dessecação, todos os demais processos já estão comprometidos. Contudo, o seu aparecimento foi evidente em condições de maior demanda evaporativa, do que as prevalentes nas condições padrão da câmara de crescimento. Além disso, medições de potencial da água de espiguetas desseçadas indicaram uma grande diferença em relação ao de espiguetas não desseçadas na mesma panícula, e ao potencial global da panícula (Tabela 8). Isso leva a supor que alterações na taxa individual de transpiração da espiguetta, devido a uma alta demanda evaporativa momentânea, seja por sua posição ou por seu estadio particular de desenvolvimento da cutícula, possam vir a causar desequilíbrio do seu potencial de água em relação à panícula como um todo. Dessa forma explica-se o aparecimento de espiguetas desseçadas em panículas com potencial de água superior ao crítico, bem como sua ocorrência em campo em condições de deficiência hídrica amena.

4.4. Relações hídricas em folhas e panículas

As medições concomitantes do potencial da água em folhas e panículas, apresentadas nos itens 4.2 e 4.3.1, forneceram indicação de que a relação entre estes parâmetros é função do estágio de emissão das panículas. O menor dano sofrido pelas panículas cuja emissão foi retardada por deficiência hídrica (item 4.2) indica que a bainha da folha pode exercer um papel protetor, retardando o estabelecimento de potenciais da água críticos ao processo reprodutivo. Para verificar essas hipóteses foram realizadas medições de Ψ_{FB} e Ψ_{PAN} , abrangendo panículas em pré-emergência, em adição a panículas em fase de emissão.

As figuras 25 a 27 indicam que a inclinação da linha de regressão de Ψ_{PAN} em função do Ψ_{FB} efetivamente varia de acordo com o estágio de emissão. Panículas não emitidas (Fig. 25) apresentam uma queda mais gradual do Ψ_{PAN} em relação à redução do Ψ_{FB} durante o ciclo de secamento, em comparação com panículas em emissão (Fig. 26 e 27). Nessas últimas o grau de emissão também provoca um efeito, demonstrado pela diferença de inclinação da linha de regressão para panículas cuja porção emitida era inferior a 10 cm (Fig. 26) ou superior a 10 cm (Fig. 27).

Utilizando as equações de regressão apresentadas pelos dados das figuras 25 a 27, o Ψ_{PAN} estimado para um Ψ_{FB} de -1,2 MPa (início do enrolamento) foi de -0,64, -1,00 e -1,26 MPa, respectivamente. Para um Ψ_{FB} de -1,8 MPa (enrolamento máximo),

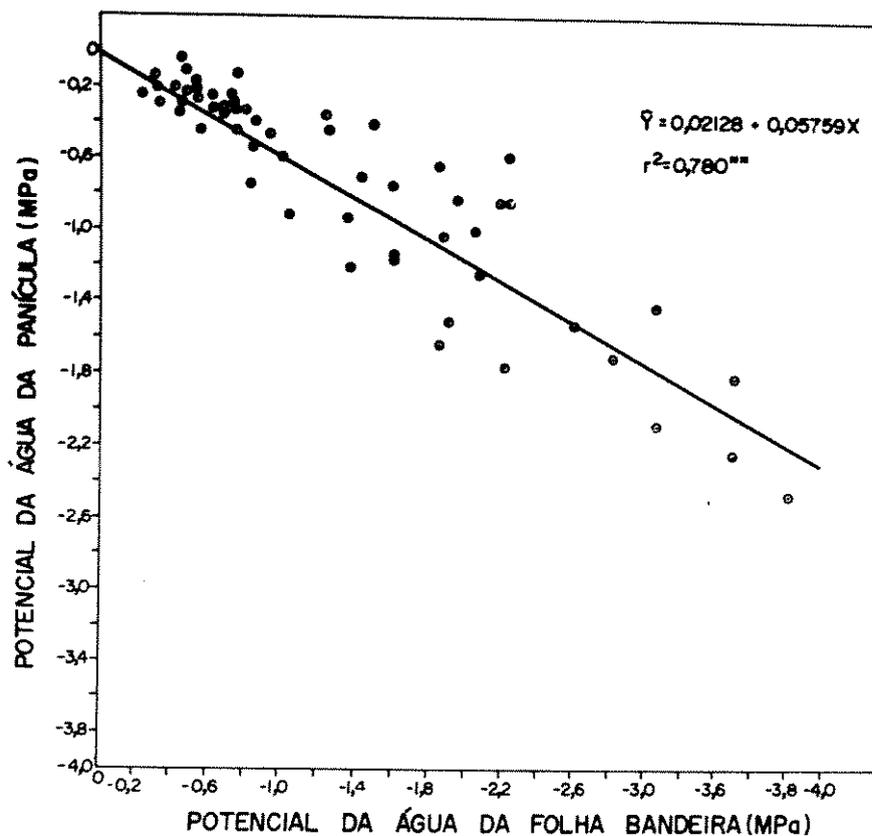


Fig. 25. Relação entre o potencial da água da panícula e da folha bandeira, em panículas não emitidas. Medições realizadas do 1o. ao 6o. dia de suspensão da irrigação de plantas, no estágio de emissão de panículas.

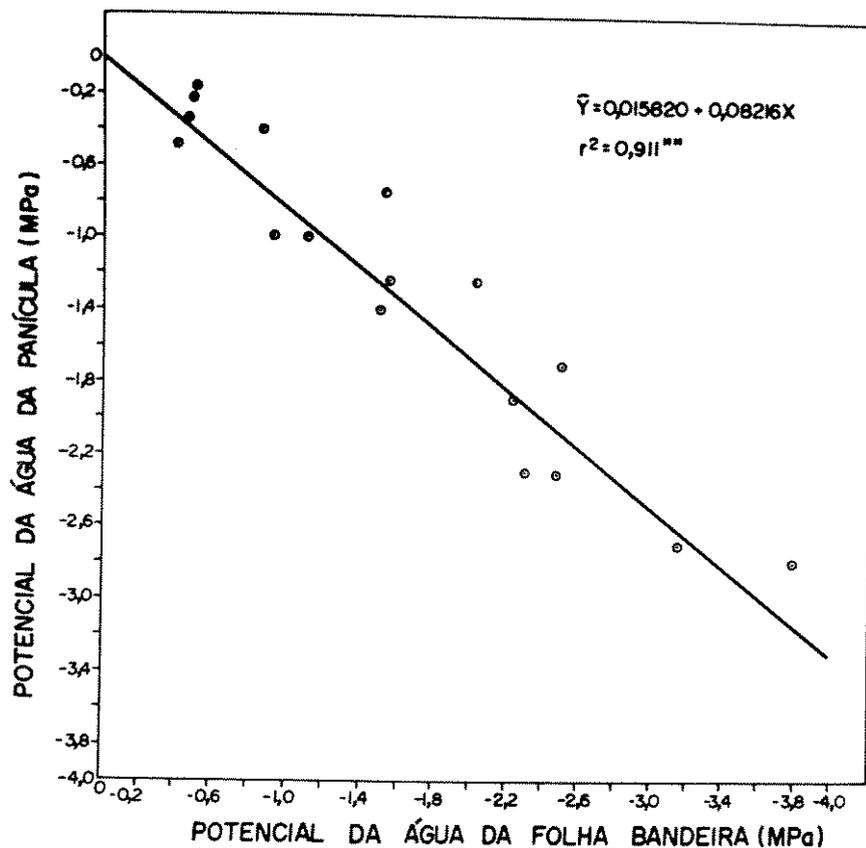


Fig. 26. Relação entre o potencial da água da panícula e da folha bandeira, em panículas cuja emissão era de 1 a 10 cm. Medições realizadas do 10. ao 60. dia de suspensão da irrigação de plantas, em câmara de crescimento, durante o estágio de emissão de panículas.

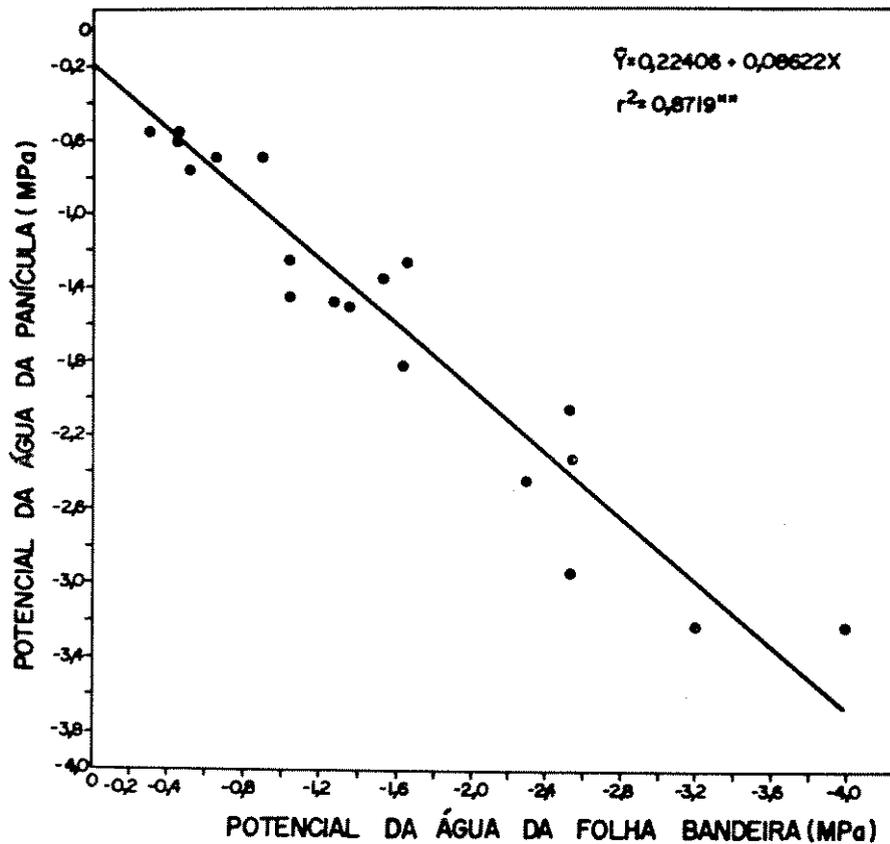


Fig. 27. Relação entre o potencial da água da panícula e da folha bandeira, em panículas cuja emissão era superior a 10 cm. Medições realizadas do 10. ao 60. dia de suspensão da irrigação de plantas, em câmara de crescimento, no estágio de emissão das panículas.

os Ψ PAN estimados foram de -1,01, -1,49 e -1,77 MPa, respectivamente.

Os resultados para panículas em emissão concordam com os apresentados por pesquisadores do IRRI (INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE, 1982), que observaram maiores diferenças de potencial entre folhas e panículas no início e na metade do período de florescimento. Na fase avançada de florescimento, em que as panículas estavam completamente expostas, as diferenças se nivelaram.

A figura 28 ilustra a variação entre folhas e panículas ao longo do dia, em três fases de um ciclo de secamento, utilizando panículas homogêneas quanto ao estágio de emissão. No primeiro dia sem irrigação, ainda na ausência de deficiência hídrica, panículas parcialmente emitidas apresentaram potenciais ligeiramente superiores ao da folha bandeira. No 4o. dia sem irrigação, em um nível de estresse moderado, panículas plenamente emitidas apresentaram potenciais mais negativos do que folhas. Contudo, no 7o. dia, em um nível muito severo de deficiência hídrica, a relação entre o potencial de panículas plenamente emitidas e a folha bandeira foi alterado, as últimas apresentando valores muito negativos, ultrapassando os limites mensuráveis com o equipamento utilizado. Essa drástica alteração do padrão previsto pode ser explicado com base nas mudanças sofridas pelas folhas a baixos potenciais da água. Com o estabelecimento do processo de senescência à partir de -1,6 MPa (item 4.1), os baixos Ψ atingidos no experimento causaram a

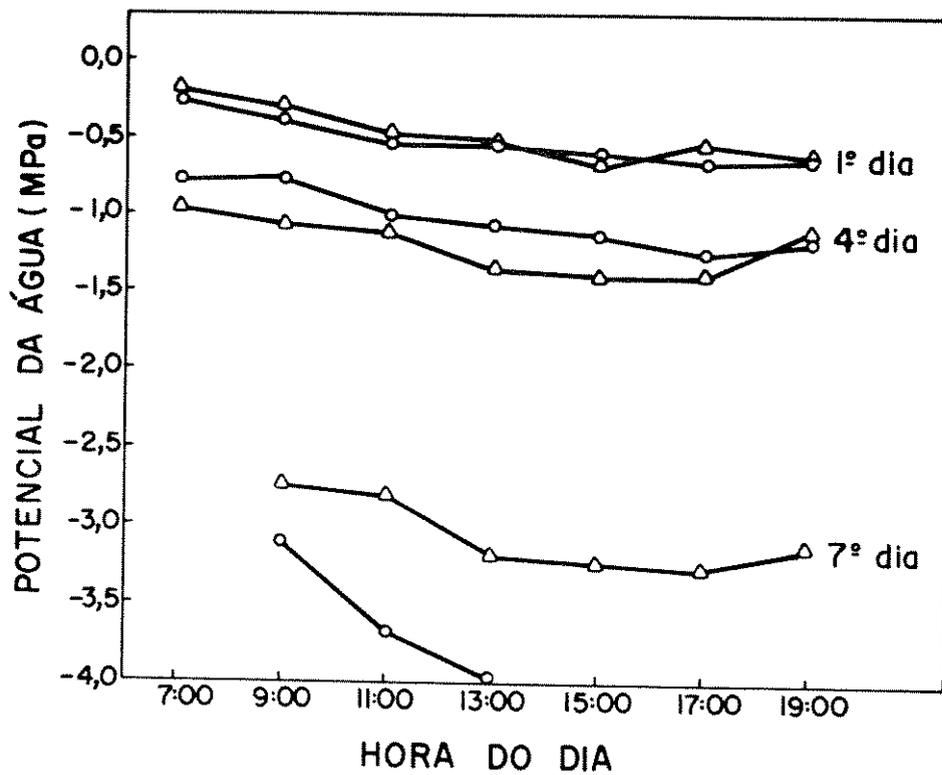


Fig. 28. Variação do potencial da água da folha bandeira (o—o) e da panícula (Δ—Δ) ao longo do dia, durante o 1o., 4o. e 7o. dias após suspensão da irrigação das plantas.

morte da maior parte do tecido foliar. Essas alterações inviabilizaram os processos de conservação de água na folha, necessária para a manutenção da turgescência. Por outro lado, apesar da panícula apresentar uma crescente proporção de espiguetas dessecadas com a progressão do secamento, esta permaneceu viva até o final do experimento, quando foram atingidos potenciais inferiores a $-3,0$ MPa.

A diferença de $0,5$ a $0,7$ MPa entre panículas não emitidas e a folha bandeira (Fig. 25) é similar à diferença entre folhas cobertas e descobertas, observada por TURNER (1981b). Essa técnica foi utilizada para estimar o potencial da água do caule e a condutividade hidráulica entre o colmo e a folha. Pode-se, portanto, concluir que a bainha da folha bandeira confere a panículas não emitidas uma certa resistência à transpiração, o que propicia maior conservação de água em relação a panículas expostas. Esse mesmo raciocínio é aplicável ao entrenó do colmo que contém o meristema intercalar, cujo crescimento em expansão resulta na emissão da panícula. À medida que o processo de emissão progride e a panícula se torna exposta, maior, deverá se tornar o gradiente de potencial da água entre esta última e a região em crescimento.

De acordo com BARLOW et alii (1980), o fechamento do meristema apical dentro do cartucho formado pelas bainhas das folhas maduras, é uma importante característica referente à capacidade das gramíneas em adaptarem-se a condições dessecantes. Apesar da ausência de perdas rápidas de água por transpiração, o expressivo ajustamento osmótico observado no ápice reprodutivo da

planta de trigo permitiu o ajuste do potencial da água de forma a manter o gradiente necessário ao fluxo de água para o órgão (MUNNS et alii, 1979). Em gramíneas as zonas de crescimento de folhas e talos ocorrem em meristemas intercalares na base da folha e nos entrenós normalmente confinados no interior de um envelope de bainhas. Essas regiões apresentam uma marcante capacidade em ajustar osmoticamente o seu potencial da água, e manter a turgescência e o alongamento por algum tempo em um ciclo de deficiência hídrica (MICHELENA & BOYER, 1982; WESTGATE & BOYER, 1984, 1985a).

WESTGATE & BOYER (1984) examinaram o estado hídrico de tecidos maduros e o crescimento durante períodos de alta e baixa transpiração. O potencial da água (Ψ) das regiões maduras respondeu basicamente à transpiração, enquanto aquele dos tecidos em crescimento foi afetado pelo crescimento e pela transpiração. Os potenciais induzidos por transpiração formaram um gradiente de Ψ ao longo da corrente transpiratória, enquanto os induzidos por crescimento formaram um gradiente da corrente transpiratória às células em expansão do tecido em crescimento.

Como a panícula se encontra na porção terminal da corrente transpiratória, pode-se especular que a ausência ou a reduzida transpiração de panículas não emitidas deve torná-la uma fraca competidora por água, em condições de deficiência hídrica, pois esta deverá ser preferencialmente direcionada para os locais de menor potencial, induzidos pela transpiração das folhas ou pelo crescimento do meristema intercalar. Por outro lado, à

medida que a deficiência hídrica progride, a transpiração da planta e o alongamento do entrenó que resulta na emissão da panícula são inibidos. De acordo com resultados apresentados nos itens 4.1 e 4.3.1, essa inibição tem início a -1,2 MPa e -0,8 MPa, respectivamente. À 1,6 MPa tanto a transpiração da planta como a emissão da panícula já apresentam cerca de 90% de inibição. Portanto, a inibição desses processos resulta em duplo benefício à panícula, por amenizar os gradientes de potencial nas zonas de divergência vascular e por reduzir a sua exposição ao ambiente. É evidente, contudo, que o retardamento do alongamento da panícula pode atuar na amenização do efeito da deficiência hídrica apenas por um curto período de tempo. Apesar do potencial da água da panícula não emitida se manter superior ao da folha bandeira, ao longo de um ciclo de secamento (Fig. 25), a significância do coeficiente de determinação do Ψ_{PAN} em função do Ψ_{FB} , mesmo para o caso de panículas inclusas, indica uma dependência de fluxo entre os dois órgãos. Dessa forma, a continuidade do sistema vascular vai transmitir às panículas as alterações sofridas pelas folhas. Portanto, mesmo estando relativamente protegida de perdas diretas de água por transpiração, a panícula vai atingir potenciais da água capazes de alterar irreversivelmente o processo reprodutivo (item 4.3.2). Além disso, conforme apontado por O'TOOLE & CRUZ (1980), o alongamento do entrenó que resulta na emissão da panícula é um evento com tempo determinado de ocorrência. Portanto, um retorno a condições favoráveis não é garantia de emergência da panícula. Em vista dessas considerações é possível que o sucesso reprodutivo das panículas emitidas após a reposição da água no

experimento relatado no item 4.2 deva-se ao curto período de imposição de deficiência hídrica, que permitiu à planta retomar o crescimento em prazo hábil. Mas, apesar dessas considerações, a retenção da panícula aparenta ser um mecanismo viável de evasão, que permite a manutenção dos órgãos reprodutivos em um estado hídrico favorável por um certo período de tempo. O caráter "latente" em milho tem sido preconizado como uma estratégia de resistência à seca (CASTLEBERRY & LERETTE, 1979). Genótipos que possuem essa característica se mantêm durante um período seco sem florescer, e apresentam uma alta capacidade de recuperação após reidratação. Merece destaque a existência das cultivares de arroz Sathi, originárias de Uttar Pradesh, na Índia (CHANDRARATNA, 1964), em que o processo reprodutivo ocorre sem emissão da panícula, que permanece envolta pela bainha da folha bandeira.

Para detectar possíveis diferenças de comportamento entre folhas e panículas em florescimento frente à deficiência hídrica, foram elaboradas curvas de pressão-volume através do procedimento clássico (SCHOLANDER et alii, 1965; CUTLER et alii, 1978). Curvas representativas, utilizando dados individuais de folhas ou panículas, em duas situações hídricas, podem ser vistas nas figuras 29 e 30. A tabela 9 caracteriza o estado hídrico dos dois órgãos por ocasião das amostragens, a pressão de balanço inicial, bem como o potencial de solutos a plena turgescência (Ψ_{st}) e o potencial da água a turgescência zero (Ψ_{zo}), derivados graficamente das curvas. Pode ser verificado que o Ψ_{st} tanto no caso das plantas controle como no caso de plantas submetidas à deficiência hídrica, foi menor nas

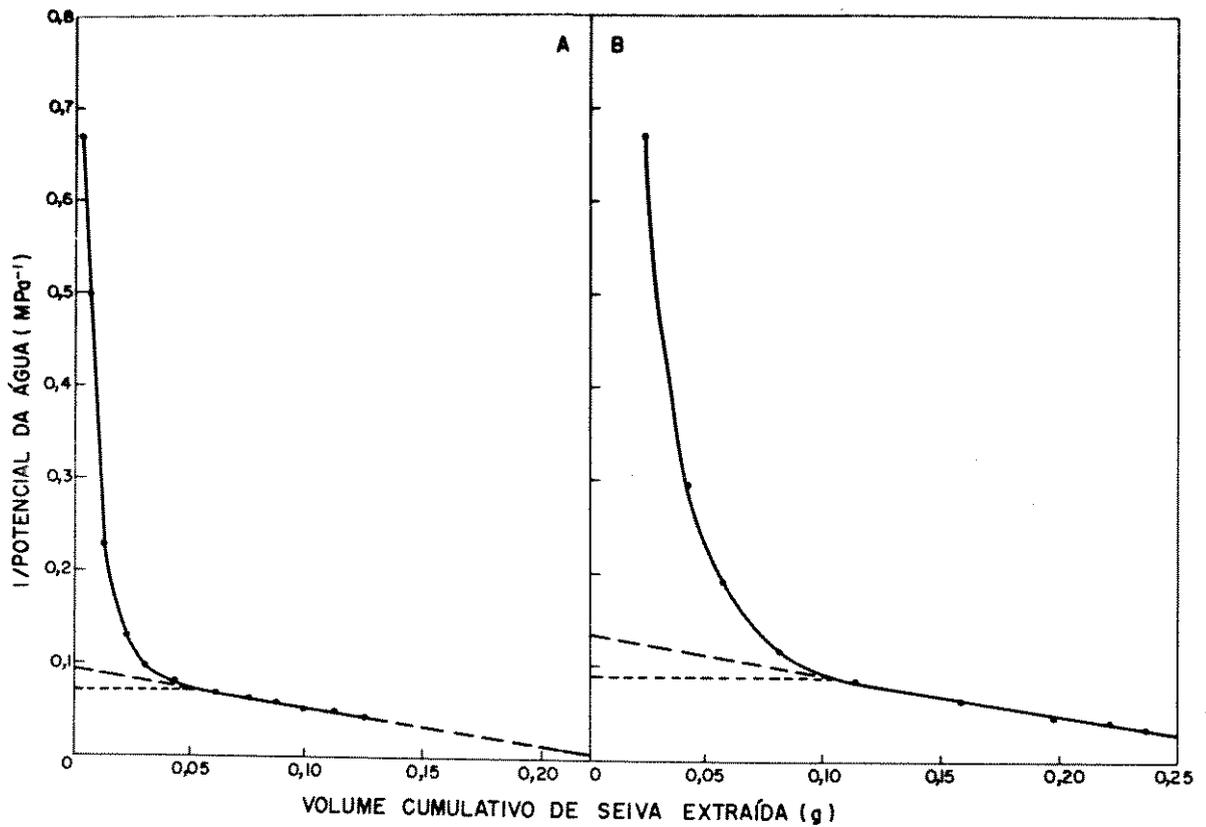


Fig. 29. Relação entre o inverso do potencial da água e o conteúdo relativo de água da folha (A) ou da panícula (B) de plantas de arroz mantidas constantemente irrigadas. Valores obtidos através do procedimento clássico de realização de curvas de pressão-volume.

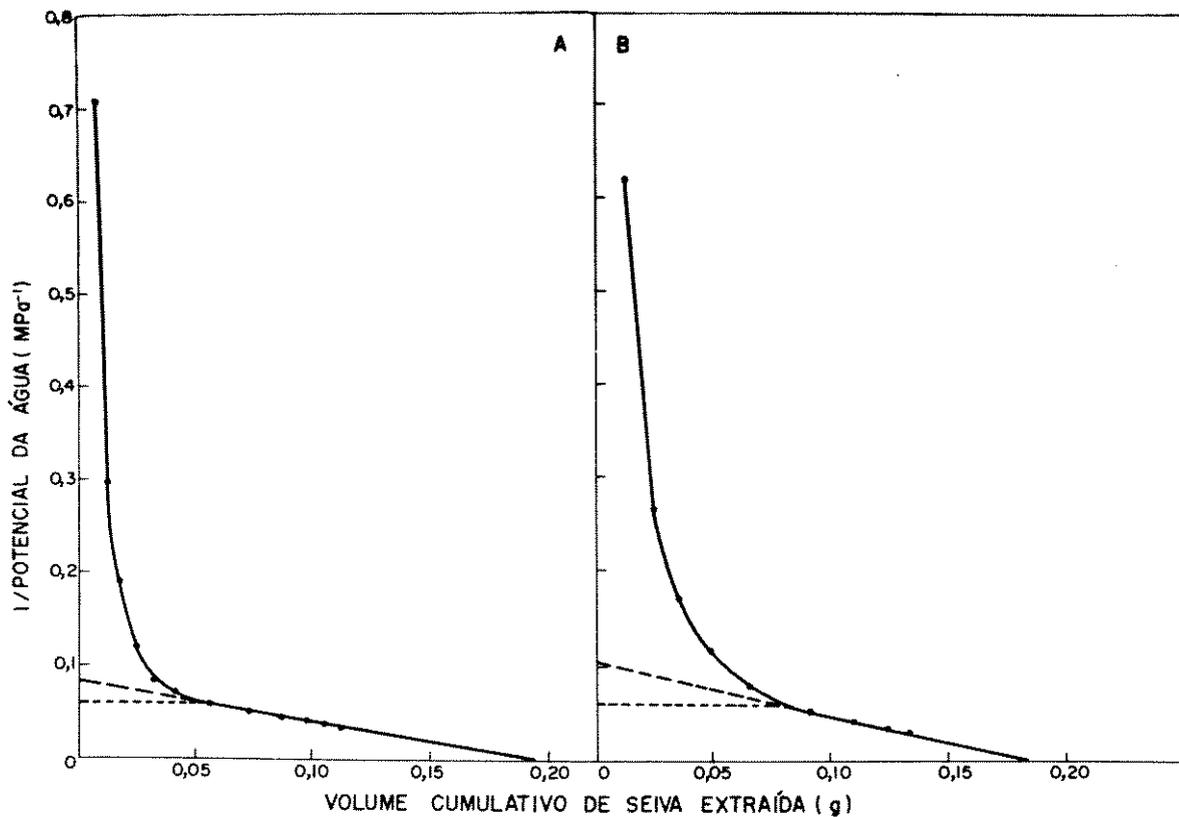


Fig. 30. Relação entre o inverso do potencial da água e o conteúdo relativo de água da folha (A) ou da panícula (B) de plantas de arroz submetidas a um ciclo de secamento de 4 dias em condições de câmara de crescimento. Valores obtidos através do procedimento clássico de realização de curvas de pressão-volume.

folhas do que nas panículas. O Ψ_{st} em plantas controle foi bastante similar ao valor de -1,07 MPa observado por HENSON (1984), para folhas de plantas de arroz conduzidas em câmara de crescimento sob baixo déficit de pressão de vapor. Os valores para o potencial da água na plasmólise incipiente (Ψ_{zo}) foram também bastante similares, sendo o valor constatado por HENSON (1984), de -1,29 MPa. Os mesmos valores foram encontrados por AGGARWAL & SINHA (1983) para folhas de plantas de trigo.

A literatura é escassa no que se refere à aplicação dessa metodologia de medição das relações hídricas. A exceção dos trabalhos de CUTLER et alii (1979), que descrevem o procedimento para essa cultura, e de sua aplicação por HENSON (1984), o Ψ_{st} tem sido obtido por meio de medições psicrométricas em seiva extraída de amostras de folhas submetidas a congelamento e subsequente descongelamento. Apesar da possibilidade de diluição da água do simplasto pela água do apoplasto, pela utilização dessa metodologia (TURNER, 1981a), os valores de Ψ_{st} reportados por HSIAO et alii (1984), quais sejam, -1,13 a -1,18 MPa para plantas irrigadas em condições de campo, situam-se na mesma faixa encontrada no presente estudo. Os valores obtidos para panícula não podem ser referendados a nenhum valor em literatura desde que não são apresentados relatos desse tipo de medição. De acordo com a tabela 9, panículas de arroz em condições de boa disponibilidade de água apresentam um Ψ_{st} que excede o de folhas em cerca de 0,24 MPa. Isso indica que a concentração basal de solutos nas panículas é inferior ao das folhas.

Tabela 9. Caracterização do estado hídrico do órgão por ocasião do recolhimento (Ψ_{rec}), do potencial de solutos a plena turgescência (Ψ_{st}) e do potencial da água a turgescência zero (Ψ_{zo}). Parâmetros hídricos foram estimados graficamente através de curva de pressão-volume realizada pela metodologia clássica. Valores são média de três repetições.

Orgão	Tratamento	Ψ_{rec} (MPa)	Ψ_{st} (MPa)	Ψ_{zo} (MPa)
Folha	Controle	0,34	1,00	1,30
Panicula	Controle	0,35	0,76	1,16
Folha	Estresse	1,33	1,19	1,67
Panicula	Estresse	1,48	0,95	1,67

De acordo com o estudo anatômico realizado por GARRITY et alii (1984), a lema e a pálea são compostas por uma epiderme, que é a camada de maior espessura (48.9 à 57.8 μm), e se encontra coberta por uma camada de sílica. Abaixo da epiderme estão situadas duas camadas de células hipodêrmicas esclerenquimatosas, com paredes espessas e lignificadas. A região mais interior da lema e da pálea contém duas a três camadas de células parenquimatosas, que estão em contato com a camada mais interna, denominada de epitélio. A camada esclerênquima - parênquima apresenta em torno de 35,0 μm , e é atravessada por feixes vasculares. Tal anatomia não predispõe ao acúmulo de solutos em grande escala, e sua função é basicamente de proteção à estrutura reprodutiva durante o florescimento.

Considerando que a folha é um órgão capaz de rapidamente acumular solutos em função de sua atividade fotossintética, e da existência de células parenquimatosas capazes de armazenar substâncias osmoticamente ativas, é explicável o seu maior potencial osmótico em relação a panículas em florescimento.

As figuras 29 e 30 complementadas pela tabela 9 indicam, por outro lado, que tanto folhas como panículas foram capazes de realizar ajustamento osmótico em resposta à deficiência hídrica. Apesar da diferença entre o potencial da água dos dois órgãos, por ocasião do recolhimento das amostras, o ajustamento observado em ambos foi de mesmo valor, qual seja, 0,19 MPa. O grau de ajustamento osmótico nas folhas foi muito

inferior ao reportado por CUTLER et alii (1980b), HSIAO et alii (1984) e TURNER et alii (1980b), que observaram valores de até 0,6 MPa. Um fator em consideração é a taxa de estabelecimento do estresse. De acordo com BEGG & TURNER (1976) esse fator é responsável pelas alterações de resposta à deficiência hídrica, entre plantas conduzidas em vasos e em campo. Contudo, CUTLER et alii (1980b) não encontraram diferenças no grau de ajustamento osmótico de plantas de arroz conduzidas em vasos ou em grandes recipientes, quando estas não haviam sido submetidas a estresse anterior ou condicionamento. Por outro lado, o grau de deficiência hídrica atingido pelas plantas nos estudos CUTLER et alii (1980b), HSIAO et alii (1984) e TURNER et alii (1986b), em que o potencial da água atingiu valores inferiores a -2,0 M, foi superior ao do presente estudo.

De acordo com CUTLER et alii (1980b), para potenciais de água superiores a -1,2 MPa, a redução no Ψ_s deve-se inteiramente à concentração passiva de solutos. Os autores concluíram também que a intensidade do estresse exerce forte influência sobre a extensão do ajustamento osmótico, e que existe um limite tal que o Ψ_{st} mínimo nunca ultrapassa de -1,8 MPa.

Trabalhando em condições de campo, TURNER et alii (1986b) encontraram um grau de ajustamento osmótico de apenas 0,25 MPa para as cultivares de sequeiro IAC 25 e Tachiminori, em contraste com valores de 0,5 a 0,6 MPa para cultivares de arroz irrigado. Concluíram contudo que a razão da aparente diferença foi as cultivares de sequeiro terem sofrido um estresse menos severo, e que o ajustamento osmótico foi observado apenas quando

o estresse cumulativo atingiu -1,6 a -1,7 MPa.

Conforme já discutido em item anterior (4.1 e 4.3.3.), curvas de pressão-volume realizados por meio de uma metodologia alternativa, evidenciaram um ajustamento osmótico de 0,30 e 0,16 MPa para folhas e panículas, respectivamente. Tais curvas são apresentadas nas figuras 31 e 32. A comparação da tabela 10 com a tabela 9 evidencia que as plantas utilizadas na aplicação desta metodologia foram submetidas a um grau de deficiência hídrica maior do que aquelas submetidas à metodologia clássica.

Como as duas metodologias não foram aplicadas sobre o mesmo lote de plantas, é impossível discernir se essas diferenças devem-se a erros decorrentes da metodologia alternativa ou avaliam a real situação das plantas. Contudo, a metodologia alternativa de rápida e fácil execução, permitiu a realização das quatro curvas com 6 horas de trabalho, enquanto foram requeridas mais de 32 horas para perfazer as mesmas curvas pela metodologia clássica. Em contrapartida, a utilização de muitas amostras de plantas, que naturalmente continham variações do potencial da água no momento da amostragem, geraram curvas com um certo grau de dispersão, o que transmitiu alguma incerteza aos resultados. Por esse motivo, o ψ zo não pode ser estimado.

O menor grau de ajustamento osmótico de panículas em relação a folhas, observado através da metodologia alternativa (Tabela 10), contrasta com o obtido pela metodologia clássica. Nesse caso, o mesmo grau de ajustamento osmótico foi observado

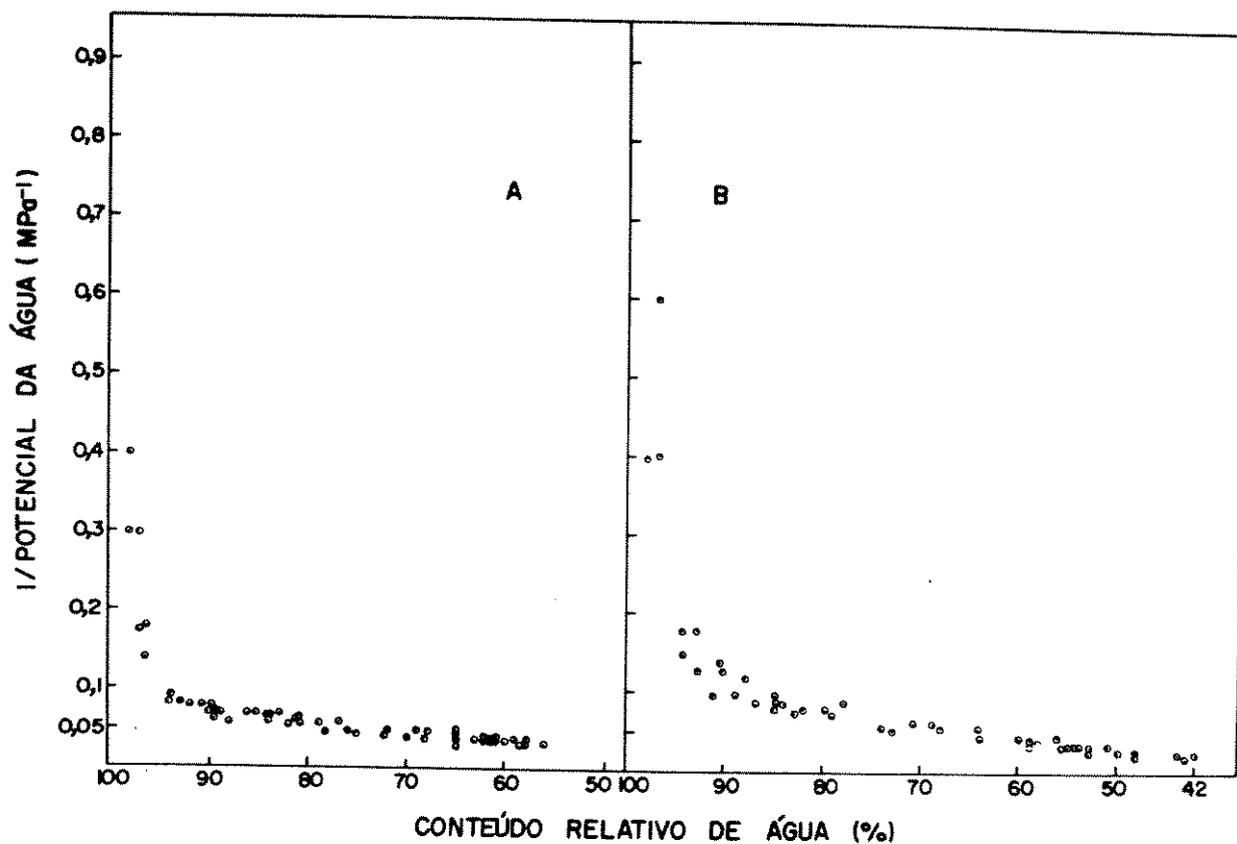


Fig. 31. Relação entre o inverso do potencial da água e o conteúdo relativo de água da folha (A) ou da panícula (B) de plantas de arroz mantidas constantemente irrigadas. Valores obtidos utilizando metodologia alternativa que compreendeu secagem parcial de 50 folhas ou panículas por tempos variados. As equações de regressão para ajuste da porção linear da curva foram: $Y = -0,0564 + 0,1427 \cdot 10^{-2}x$ e $Y = 0,1098 - 0,2286 \cdot 10^{-2}x$ para A e B, respectivamente.

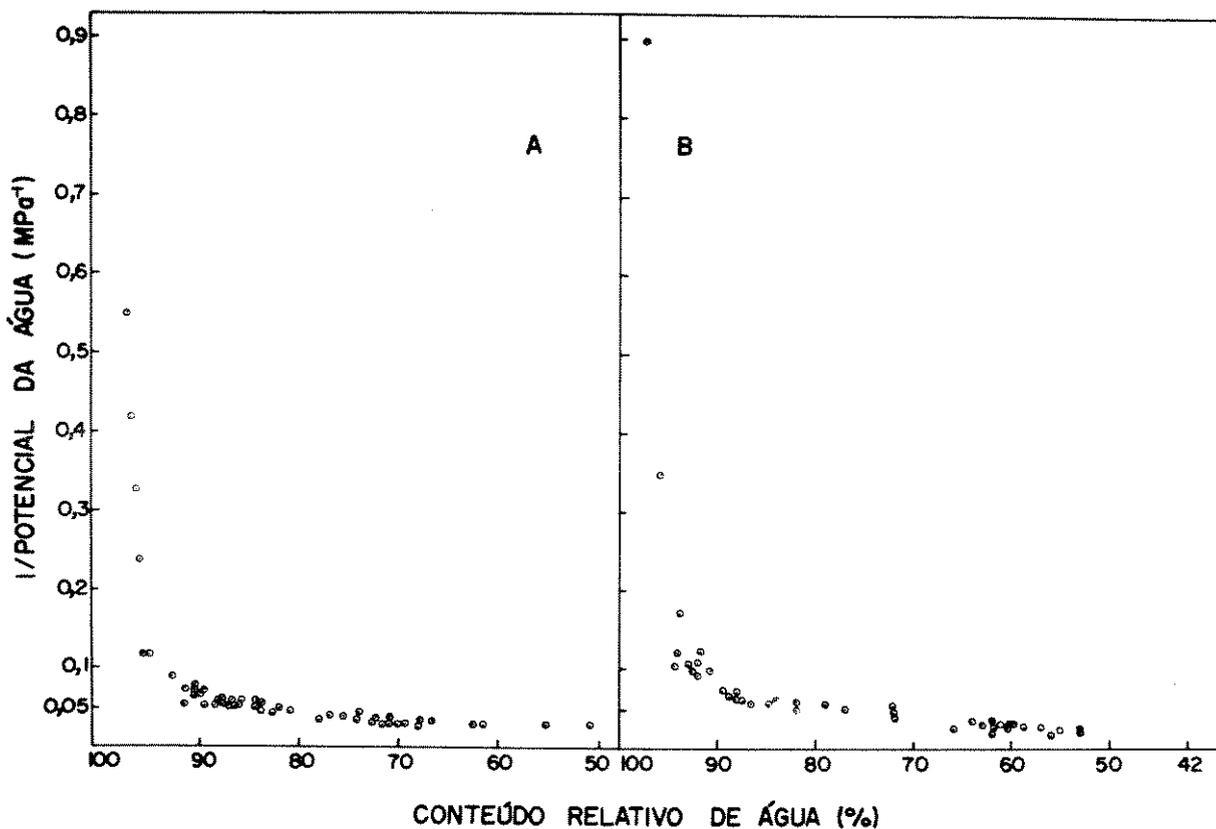


Fig. 32. Relação entre o inverso do potencial da água e o conteúdo relativo de água da folha (A) ou da panícula (B) de plantas de arroz submetidas a um ciclo de secamento de 4 dias em condições de câmara de crescimento. Valores obtidos utilizando metodologia alternativa que compreendeu secagem parcial de 50 folhas ou panículas por tempos variados. Equações de regressão para ajuste da porção linear da curva foram: $Y = -0,0466 - 0,1151 \cdot 10^{-2}x$ e $Y = -0,0678 + 0,1671 \cdot 10^{-2}x$, para A e B, respectivamente.

Tabela 10. Caracterização do estado hídrico do órgão por ocasião do recolhimento (Ψ_{rec}) e do potencial de solutos a pleno turgor (Ψ_{st}) estimado através de ajuste da porção linear da curva de pressão-volume, obtida por metodologia alternativa.

Orgão	Tratamento	Ψ_{rec} (MPa)	Ψ_{st} (MPa)
Folha	Controle	-0,52	-1,16
Panicula	Controle	-0,60	-0,84
Folha	Estresse	-1,65	-1,46
Panicula	Estresse	-1,52	-1,00

nos dois órgãos (Tabela 9). Deve-se ressaltar, contudo, que as folhas amostradas para aplicação da metodologia alternativa apresentavam um potencial da água de -1,65 MPa, em contraste com -1,33 MPa na metodologia clássica, enquanto as panículas apresentavam potenciais da água muito próximos (Tabelas 9 e 10).

MORGAN (1980a) apresentou evidência de ajustamento osmótico em espiguetas de trigo. Contudo, aquele estudo foi realizado em duas fases, quais sejam, durante o crescimento em expansão, o que preclui a existência de células com crescimento secundário, e durante a fase de enchimento dos grãos, em que a estrutura atua como um forte dreno de metabolitos. BARLOW et alii (1977) apresentaram evidências de acúmulo de solutos no ápice floral em expansão. Apesar do potencial osmótico não ter sido determinado foi observado que o ápice sob estresse hídrico apresentou maior conteúdo relativo de água do que a folha, para um mesmo potencial da água. Posteriormente, MUNNS et alii (1979) mostraram que o ápice floral acumulou diversos solutos de baixo peso molecular, sendo que os carboidratos solúveis, amino-ácidos e ions de potássio foram responsáveis pelo decréscimo do potencial osmótico. Por outro lado, em plantas de milho, a grande sensibilidade durante a antese foi em grande parte atribuída à incapacidade do estilete em acumular solutos (WESTGATE & BOYER, 1985a, 1986b).

É possível pois que a panícula da planta de arroz em fase de florescimento possua realmente um limite ao ajustamento osmótico menor que o de folhas, em função de sua

própria estrutura anatômica. Contudo, após o processo de fertilização e subsequente desenvolvimento do ovário, essa consideração não deve ser mais válida, posto que a cariopse em desenvolvimento representa um dreno muito forte de metabolitos.

Conclui-se que a metodologia alternativa testada não gerou dados com confiabilidade suficiente, o que não recomenda sua aplicação em substituição a metodologia clássica de obtenção de curvas de pressão-volume, apesar da sua maior facilidade de execução.

5. CONCLUSÃO

Apesar de classificada como moderadamente resistente à seca em condições de campo, a cultivar nacional de arroz de sequeiro IAC 165, na situação de restrição ao desenvolvimento do sistema radicular pelo cultivo em vasos, apresentou uma grande suscetibilidade à deficiência hídrica, no período de emissão de panículas e florescimento.

A partir de um potencial da água de $-1,6$ MPa, a transpiração decresceu a 30% do controle irrigado e as folhas apresentaram uma rápida senescência e morte. Nesse mesmo nível de potencial da água, os processos de emissão da panícula e antese foram inibidos de 80 a 90%. Apesar da retomada parcial desses processos após reposição da irrigação e na ausência de dessecação das espiguetas, a fertilidade decresceu a valores inferiores a 40%. O efeito da deficiência hídrica sobre a fertilidade das espiguetas não se explicou com base apenas nos processos estudados, sugerindo um efeito direto a viabilidade dos órgãos reprodutos, de caráter

irreversível.

Tais resultados evidenciam que a manutenção da produtividade do arroz de sequeiro, em condições de deficiência hídrica durante a fase de florescimento, depende da manutenção de potenciais da água na planta superiores a $-1,6$ MPa.

Outro fato a destacar é que os resultados obtidos com a cultivar IAC 165, quanto aos potenciais da água críticos aos processos de enrolamento das folhas, emissão da panícula, abertura de flores e dessecamento de espiguetas, não diferiram da literatura internacional, que versa sobre cultivares de arroz de sequeiro asiáticas, de inferior resistência. É possível, portanto, que as diferenças normalmente encontradas entre essas cultivares, em experimentos de campo no CNPAF, denotem variações na profundidade do sistema radicular e/ou na capacidade de manter os tecidos hidratados por mais tempo, e não uma efetiva tolerância dos órgãos vegetativos e reprodutivos a baixos potenciais da água na planta.

A retenção da panícula na bainha da folha, durante um episódio de deficiência hídrica coincidindo com o período de emissão, poderia contribuir como um atributo adicional ao mecanismo de evasão. Para tanto, tal atributo merece ser melhor explorado, visando seu aproveitamento em programas de melhoramento da resistência à seca do arroz de sequeiro.

6. RESUMO

O estudo foi realizado com o objetivo de caracterizar as relações hídricas em folhas e panículas de arroz de sequeiro, na fase de emissão de panículas e florescimento, e relacionar esses parâmetros fisiológicos com as alterações causadas por deficiência hídrica à fertilidade das espiguetas.

Foram utilizadas plantas da cultivar IAC 165, conduzidas em câmara de crescimento, em vasos de 10 l, os quais foram transferidos para câmara de crescimento durante a fase reprodutiva. Na emergência da panícula, deficiência hídrica foi imposta através da suspensão da irrigação dos vasos, por períodos de 4 a 8 dias, e a resposta das plantas comparada com o controle irrigado.

O sintoma de enrolamento de folhas na cultivar IAC 165 ocorreu em um intervalo muito amplo do potencial da água, tendo início entre -0,5 e -1,2 MPa e atingindo nota máxima entre

-1,5 e 2,3 MPa. O ajustamento osmótico foi capaz de reduzir o potencial da água crítico ao processo de enrolamento bem como o requerido para observação da faixa completa de notas visuais.

A transpiração das plantas sob estresse foi reduzida para 80% do controle irrigado a partir de um potencial da água de -1,2 MPa, atingindo 30% do controle quando o potencial da água decresceu para -1,8 MPa. A permanência nesse nível moderado de deficiência hídrica por 4 dias induziu a rápida senescência e morte das folhas, resultando em perda de 62% da área fotossintética. Essa redução da área foliar propiciou um controle adicional de 10% à transpiração.

Deficiência hídrica imposta sobre panículas apresentando variados graus de emissão, e originando potenciais da água da panícula entre -1,5 e -2,8 MPa, resultaram em redução da fertilidade das espiguetas a níveis entre 60% e 30%. Esse experimento evidenciou que nessa fase de ciclo de vida da planta de arroz existem períodos de maior e menor suscetibilidade. O maior decréscimo à fertilidade de espiguetas deu-se quando a panícula apresentava de 3 a 8 cm emitidos. Panículas cuja emergência se deu anteriormente ou após a aplicação de deficiência hídrica apresentaram uma maior fertilidade de espiguetas do que aquelas cuja emergência se deu durante esse período. Foi evidenciado que a relação entre o potencial da água da folha bandeira e o da panícula é afetado pelo grau de emissão dessa última. Dessa forma, panículas não emitidas conservam seu potencial cerca de 0,6 MPa superior ao da folha, enquanto panículas plenamente emitidas apresentam um potencial da água inferior ao das folhas.

Apesar de potenciais em torno de $-0,7$ MPa serem capazes de afetar a taxa de emissão de panículas, a completa paralização do crescimento ocorreu apenas a $-1,9$ MPa. A antese também apresentou inibição de nível similar ao crescimento, tendo os dois processos sido retomados pela irrigação das plantas. Por outro lado, o dessecamento das espiguetas apresentou um menor potencial crítico nas condições de câmara de crescimento, tendo sido observado uma relação exponencial entre esse sintoma e potenciais de panícula superiores a $-2,3$ MPa ou conteúdos relativos de água inferiores à 60%.

Curvas de pressão-volume obtidas através do procedimento clássico, indicaram que as folhas possuem um maior potencial basal de solutos do que panículas, sendo o potencial osmótico na plena turgescência de $-1,0$ e $-0,8$ MPa, respectivamente. Contudo, o grau de ajustamento osmótico em um potencial da água entre $-1,3$ e $-1,5$ MPa, foi de $0,2$ MPa para ambos. Curvas de pressão-volume obtidas através de método alternativo, apesar da sua menor confiabilidade, sugerem que a folha possua uma maior capacidade de ajustamento osmótico do que panículas em florescimento.

A retenção das panículas dentro da bainha da folha bandeira, durante um episódio de seca na fase de emissão, aparenta ser uma estratégia da planta a ser melhor explorada em programas de melhoramento para resistência à seca do arroz de sequeiro.

7. ABSTRACT

The objective of this study was to relate plant water relation parameters, measured during panicle emergence and flowering of upland rice, to alterations on spikelet fertility caused by water stress .

Plants of IAC 165 were grown in 10 l pots, under greenhouse conditions and transferred to a growth chamber at reproductive stage. At panicle emergence, water was withheld from pots from periods of 4 to 8 days. Plant response to drought was evaluated in comparison to an irrigated control.

Leaf rolling first appeared (score 2) at water potentials from -0,5 to -1,2 MPa. Maximum rolling was attained at -1,5 to -2,3 MPa. The osmotic adjustment observed on leaves, although small, was effective in reducing the critical levels of water potentials for the appearance of the whole range of visual scores.

Plant transpiration was reduced to 80% of the control at -1,2 MPa, and attained 30% at -1,8 MPa. Such moderate level of water stress, maintained for 4 days, caused the rapid senescence and death of leaves, resulting in 62% reduction of leaf area. This reduction controlled leaf transpiration additionally to 20% of the controls.

Water stress imposed at specific stages of panicle emergence and resulting in panicle water potentials ranging from -1,5 to -2,8 MPa, decreased panicle fertility to levels ranging from 60 to 30%. Panicles with 3 to 8 cm emitted were the most susceptible to damage. Older panicles, as well as those retained at the flag leaf sheath and emitted after stress relieve, showed a highest fertility. The relationship between water potential of leaves and panicles was affected by the degree of panicle emergence. Those not emitted maintained their water potential about 0,6 MPa higher than the flag leaf. Fully emitted panicles presented lower water potentials than leaves.

Panicle emission rate and anthesis were affected by the same range of panicle water potentials. Values of -0,7 to -0,8 MPa arrested those processes, while -1,8 to -1,9 MPa fully inhibited them. Inhibition of both processes was partially overcome by water reposition. Spikelet dissection symptoms presented an exponential relationship with panicle water potentials lower than -2,3 MPa. Spikelet sterility was not fully accounted for by inhibition of panicle emergence, anthesis or spikelet dissection, and a direct damage to reproductive

structure is suggested.

Pressure-volume curves obtained through classical procedure showed that leaves have a higher basal level of solutes than panicles, their osmotic potential at full hydration being -1,0 and -0,8, respectively. An osmotic adjustment of 0,2 MPa was observed for both organs, at water potentials of -1,3 to -1,5 MPa. Pressure-volume curves done by an alternative procedure, although less precise, suggested that leaves have a higher capacity for osmotic adjustment than flowering panicles.

Panicle retention inside flag leaf sheath during an episode of drought at panicle emergence, appear to be a valuable adaptation, to be better explored on breeding programs for drought resistance of upland rice

LITERATURA CITADA

ACEVEDO, E.; FERERES, E.; HSIAO, T.C. & HENDERSON, D.W. Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. *Plant Physiol.*, 64:476-480, 1979.

AGGARWAL, P. & SINHA, S.K. Differences in water relations and physiological characteristics in leaves of wheat associated with leaf position on the plant. *Plant Physiol.*, 74:1041-45, 1984.

ANGELOCCI, L.R. & MAGALHAES, A.C. Estimating leaf water potencial of coffee with the pressure bomb. *Turrialba*, 27(3):305-306, 1977.

- APARICIO-TEJO, P.M. & BOYER, J.S. Significance of accelerated leaf senescence at low water potentials for water loss and grain yield in maize. *Crop Sci.*, 23:1198-1202, 1983.
- AUSTIN, R.B.; HENSON, I.E. & QUARRIE, S.A. Abscisic acid and drought resistance in wheat, millet, and rice. Pages 171-180. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines. 1982.
- BARLOW, E.W.R.; MUNNS, R.; SCOTT, N.S. & REISNER, A.H. 1977. Water potential, growth and polyribosome content of the stressed wheat apex. *J. Exp. Bot.*, 28(105):909-916, 1977.
- BARLOW, E.W.R.; MUNNS, R. & BRADY, C.J. Drought response of apical meristems. Pages 191-206. In: Adaptation of plants to water and high temperature stresses. N.C. Turner & J.P. Kramer (eds). Wiley Interscience, New York. 1980.
- BATCHELOR, C.H. & ROBERTS, J. Evaporation from the irrigation water, foliage and panicles of paddy rice in north-east Sri Lanka. *Agric. Meteorol.*, 29:11-26, 1983.
- BAUGH, J.W. & TANNER, C.B. Leaf water potential: comparison of pressure chamber and in situ hygrometer on five herbaceous species. *Crop Sci.*, 16:81-184, 1976a.

- PAUGH, J.W. & TANNER, C.B. Excision effects on leaf water potential of five herbaceous species. *Crop Sci.*, 16(2):184-190, 1976b.
- BEADLE, C.L.; LUDLOW, M.M. & HONEYSETT, J.L. Water relations. Pages 50-61. In: Techniques in bioproductivity and photosynthesis. 2nd edition (J. Coombs, D.O.Hall, S.P. Long, J.M.O. Scurlock). Pergamon Press. Oxford, New York, Toronto. Sydney. Frankfurt, 1985.
- BEESON, R.C. JR., MONTANO, J.M. & PROEBSTING. A method for determining the apoplastic water volume of conifer needles. *Physiol. Plant.*, 66:129-133, 1986.
- BEGG, J.E. Morphological adaptations of leaves to water stress. p.33-41. In: Adaptation of plants to water and high temperature stress. (Neil C. Turner and Paul J. Kramer, eds). Wiley Interscience, New York. 1980.
- BEGG, J.E. & TURNER, N.C. Crop water deficits. *Adv. Agron.*, 28:161-217, 1976.
- BINGHAM, J. Varietal response in wheat to water supply in the field and male sterility caused by a period of drought in a glasshouse experiment. *Ann. Appl. Biol.*, 57:365-377, 1966.
- BLUM, A. Genotypic responses in sorghum to drought stress. I. Response to soil moisture stress. *Crop Sci.*, 14:361-364, 1974.

- BLUM, A.; SULLIVAN, C.Y. & EASTIN, J.D. On the pressure chamber technique for estimating leaf water potential in sorghum. *Agron. J.*, 65(2):337-338, 1973.
- BOYER, J.S. & GHORASHI, S.R. Rapid field measurement of leaf water potential in soybean. *Agron. J.*, 63:344-345, 1971.
- BOYER, J. & MCPHERSON, H.G. Physiology of water deficits in cereal grains. Pages 321-343. In: Proceedings of the symposium on climate and rice. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines. 1976.
- BRUNINI, O. O uso da técnica psicrométrica para determinação do potencial da água em sistemas biológicos. *Boletim Técnico*, Instituto Agronômico de Campinas, 2(1):1-17, 1983.
- CASTLEBERRY, R.M. & LERETTE, R.J. Latente, a new type of drought tolerance. p.48-56. In: Proceedings of the 34th Annual Corn and Sorghum Conference. American Seed Trade Association, Washington, D.C. 1979.
- CHANDRANATNA, M.F. Genetics and breeding of rice. 1st ed. Longmans, Green e Co. Ltda., London. 389pp. 1964.

- CHEUNG, Y.N.S.; TYREE, M.T. & DAINTY, J. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretation. *Can. J. Bot.*, 53:1342-1346, 1975.
- CHEUNG, Y.N.S.; TYREE, M.T. & DAINTY, J. Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and other parameters, from pressure-volume curves of shoots and leaves. *Can. J. Bot.*, 54:758-765, 1976.
- CRUZ, R.T. & O'TOOLE, J.C. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. *Agron. J.*, 76:178-183, 1984.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. Characterization of internal water relations of rice by a pressure volume method. *Crop Sci.*, 19:681-685, 1979.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. *Crop Sci.*, 20:307-310, 1980a.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. Dynamics of osmotic adjustment in rice. *Crop Sci.*, 20:310-314, 1980b.
- CUTLER, J.M.; SHAHAN, K.W. & STEPONKUS, P.L. Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice. *Crop Sci.*, 20:314-318, 1980c.

CUTLER, J.M.; STEPONKUS, L.; WACH, J. & SHAHAN, K.W. Dynamic aspects and enhancement of leaf elongation in rice. *Plant Phys.*, 66:147-152, 1980d.

DE ROO, H.C. Leaf water potentials of sorghum and corn estimated with the pressure bomb. *Agron. J.*, 61:969-970, 1969.

DONALD, C.M. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, 17:338-403, 1968.

EHLERINGER, J. Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. Pages 295-307. In: *Adaptation to water and high temperature stress*. N.C. Turner & P.J. Kramer, eds. *Wiley Interscience*, New York. 1980.

EKANAYAKE, I.J.; O'TOOLE, J.C.; GUARRITY, D.P. & MASAJO, T.M. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. *Crop Sci.*, 25:927-933, 1985.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. DEPARTAMENTO TÉCNICO-CIENTÍFICO, Brasília, DF. *Programa Nacional de Pesquisa de Arroz*. Brasília, EMBRAPA-DID, 69p. 1981.

ESPINOZA, N.G. & REIS, A.E.G. dos. Lixiviação de Ca, K e Mg em um Latossolo Vermelho-Escuro (LVE) de cerrados. I. Magnitude e variabilidade do fenômeno na época chuvosa. *Pesq. agropec. bras.*, 17(2):299-317, 1982.

FAHN, A. *Plant anatomy* 2nd ed. Oxford, Pergamon Press, pp.172-174, 1977.

FERERES, E.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. & HSIAO, T.C. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance. In: Sorghum and maize under water stress. *Physiol. Plant.*, 44:261-267, 1978.

FERNANDEZ, F.; VERGARA, B.S.; YAPIT, N. & GARCIA, O. Crecimiento y etapas de desarrollo de la planta de arroz. Pages 83-101. In: *Arroz: Investigación y producción*. Ed. Eugenio Tascón J. y Elias García D. CIAT, 1985.

FRANK, A.B. & HARRIS, D.G. Measurement of leaf water potential in wheat with a pressure chamber. *Agron. J.*, 65:334-335, 1973.

GOTOH, K.; CHANG, T.T.; O'TOOLE, J.C.; RILEY, R. & MURTY, B.R. Crop adaptation. Pages 234-261. In: *Plant Breeding in Perspective* (Sneep, J. & A.J.T. Hendricksen, eds.). Pudoc, Wageningen, 1979.

- GRACE, J. & RUSSELL, G. The effect of wind on grasses. Influence of continuous drought or wind on anatomy and water relations in Festuca Arundinacea Schreb. *J. Exp. Bot.*, 28:268-278, 1977.
- GARRITY, D.P.; VIDAL, E.T. & O'TOOLE, J.C. Genotypic variation in the thickness of silica deposition on flowering rice spikelets. *Ann. Bot.*, 54:413-421, 1984.
- GARRITY, D.P.; VIDAL, E.T. & O'TOOLE, J.C. Manipulating panicle transpiration resistance to increase rice spikelet fertility during flowering stage water stress. *Crop Sci.*, 26:789-795, 1986.
- GONZALEZ, J.; ROSERO, M. & ARREGOCES. Morfología de la planta de arroz. Pages 65-80. In: Arroz: Investigación y producción. Ed. Eugenio Tascon J. y Elias Garcia D. CIAT. 1985.
- HELLKVIST, J.; RICHARDS, G.P. & JARVIS, P.G. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *J. Appl. Ecol.*, 11:637-67, 1974.
- HENSON, I.E. Effects of atmospheric humidity on abscisic acid accumulation and water status in leaves of rice. *Ann. Bot.*, 54:569-582, 1984.

HENSON, I.E. & QUARRIE, S.A. Abscissic acid accumulation in detached cereal leaves in response to water stress. I. Effects of incubation time and severity of stress. *Z. Pflanzensphysiol.*, 101:431-438, 1981.

HERRERO, M.P. & JOHNSON, R.R. Drought stress and its effects on maize production system. *Crop Sci.*, 21:105-110, 1981.

HINCKLEY, T.M.; DUHME, F.; HINCKLEY, A.R. & RITCHER, H. Water relations of drought hardy shrubs osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant, Cell & Environment*, 3:131-140, 1980.

HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24:519-570, 1973.

HSIAO, T.C. The soil plant atmosphere continuum in relation to drought and crop production. Pages 39-52. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. *International Rice Research Institute*. Los Baños, Philippines, 1982.

HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E.; FERERES, E. & HENDERSON, D.W. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil Trans. R. Soc. Lond. B*, 273:479-500, 1976.

- HSIAO, T.C.; O'TOOLE, J.C. & TOMAR, V.S. Water stress as a constraint to crop production in the tropics. Pages 339-369. In: Soil related constraints to food production in the tropics. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines. 1980.
- HSIAO, T.C.; O'TOOLE, J.C.; YAMBAO, E.B. & TURNER, N.C. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.*, 75:338-341, 1984.
- ISHIHARA, K. & HIRASAWA, T. Relationship between leaf and xylem water potentials in rice plants. *Plant and Cell Physiol.*, 19(7):1289-94, 1978.
- JOHNSON, W. Diurnal variation in growth rate of grain sorghum. *Agron. J.*, 59:41-44, 1967.
- JONES, C.A. Effect of drought stress on percentage filled grains in upland rice. *Tropical Agric.*, 58(3):201-203, 1981.
- JONES, H.G. Visual estimation of plant water status in cereals. *J. Agric. Sci.*, 92(1):83-89, 1979.
- JONES, M.M. & TURNER, N.C. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.*, 61(1):122-126, 1978.

JONES, M.M.; TURNER, N.C. & OSMOND, C.B. Mechanisms of drought resistance. Pages 15-53. In: The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press, Australia, 1981.

KARLIC, H. & RITCHER, H. Development effects on leaf water effects of two evergreen shrubs (*Prunus lauroceratus* L. and *Hex Aquitoliu*m L.). *Flora*, 173;143-150, 1983.

KAUFMANN, M.R. Water relations during drought. Pages 55-67. In: The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press, Australia, 1981.

KRAMER, P.J. Water: Its functions and properties. Pages 01-22. In: Water relations of plants. Academic Press, Inc. New York, New York, 1983.

LEVITT, J. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, London and New York. 697p. 1972.

LOPES, A.S. Solos sob cerrado; características, propriedades e manejo. Piracicaba, Instituto de Potassa e Fosfato/Instituto Internacional da Potassa, 162p. 1982.

- LUDLOW, M.M. Effect of water stress on the decline of net photosynthesis with age. Pages 123-134. In: Environmental and biological control of photosynthesis. (ed. R. Marcelle). The Hague, Junk. 1975.
- MATSUSHIMA, S. Water and physiology of indica rice. Proc. Crop Sci. Soc. Japan (Spec. Issue). Rice cultivation in southeast Asia, 102-109p. 1968.
- MATSUSHIMA, S. Crop science in rice: Theory of yield determination and its application. (Enlarged ed.). Fuji Pub. Co. Lt., Tokyo, Japan. 379p. 1975.
- MICHELENA, V.A. & BOYER, J.S. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongating regions of maize leaves. *Plant Physiol.*, 69:1145-1149, 1982.
- MOLZ, F.J. & BOYER, J.S. Growth induced water potentials in plant cells and tissues. *Plant Physiol.*, 62:423-429, 1978.
- MORGAN, J.M. The death of spikelets in wheat due to water deficits. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 11:349-351, 1977.
- MORGAN, J.M. Osmotic adjustment in the spikelets and leaves of wheat. *J. Expt. Bot.*, 31:655-665, 1980a.

- MORGAN, J.M. Possible role of abscissic acid in reducing seed set in water-stressed wheat plants. *Nature*, 285:655-657, 1980b.
- MORGAN, J.M. Osmoregulation as a selection criterion for drought tolerance in wheat. *Aust. J. Agr. Res.*, 34:607-614, 1983.
- MORGAN, J.M. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35:299-319, 1984.
- MORGAN, J.M. & KING, R.W. Association between loss of leaf turgor, abscissic acid levels and seed set in two wheat cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.*, 11(3):143-150, 1984.
- MOSS, G.I. & DOWNEY, I.A. Influence of drought stress on female gametophyte development in corn (*Zea mays* L.) and subsequent grain yield. *Crop Sci.*, 11:368-372, 1971.
- MUNNS, R.; BRADY, C.J. & BARLOW, W.R. Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 6:379-389, 1979.
- NAMUCO, O.S. & O'TOOLE, J.C. Reproductive stage water stress and sterility. I. Effect of stress during meiosis. *Crop Sci.*, 26:317-321, 1986.

- NELSEN, C.E.; SAFIR, G.R. & HENSON, A.D. Water potential in excised leaf tissue: comparison of a commercial dew point hygrometer and a thermocouple psychrometer on soybean, wheat and barley. *Plant Physiol.*, 61:131-133, 1978.
- O'TOOLE, J.C. & MOYA, T.B.. Genotypic variation in maintenance of leaf water potential in rice. *Crop Sci.*, 18:873-876, 1978.
- O'TOOLE, J.C. & CHANG, T.T. Drought resistance in cereals - Rice: a case study. Pages 373-405. In: H. Mussell & R.C. Staples, eds. *Stress Physiology in Crop Plants*. Wiley Interscience, New York. 1979.
- O'TOOLE, J.C. & CRUZ, R.T. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Plant Physiol.*, 65:428-432, 1980.
- O'TOOLE, J.C. & MOYA, T.B. Water deficits and yield in upland rice. *Field Crops Res.*, 4:247-259, 1981a.
- O'TOOLE, J.C. & MOYA, T.B. Comparison of pressure chamber and psychrometer estimates of leaf potential in rice. *Plant & Soil*, 62:313-317, 1981b.
- O'TOOLE, J.C. & GARRITY, D.P. Soil-plant-water relations of upland rice. Paper presented at the Workshop on Upland Rice, Bouaké, Ivory Coast, October 4-10, 1982. (mimeo).

- O'TOOLE, J.C. & CRUZ, R.T. Genotypic variation in epicuticular wax of rice. *Crop Sci.*, 23:392-394, 1983.
- O'TOOLE, J.C. & NAMUCO, O.S. Role of panicle exertion in water stress induced sterility. *Crop Sci.*, 23(6):1093-1097, 1983.
- O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T. & SINGH, T.N. Leaf rolling and transpiration. *Plant Sci. Lett.*, 16:111-114, 1979a.
- O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T. & SEIBER, J.N. Epicuticular wax and cuticular resistance in rice. *Physiol. Plant.*, 47:239-244, 1979b.
- O'TOOLE, J.C.; HSIAO, T.C. & NAMUCO, O.S. Panicle water relations during water stress. *Plant Sci. Lett.*, 33:137-143, 1984.
- PASSIOURA, J.B. The effect of root geometry on the yield of wheat growing on stored water. *Aust. J. Agric. Res.*, 23:745-752, 1972.
- PICARD, D.; COUCHAT, Ph. & MOUTONNET, P. Données préliminaires sur la transpiration du riz pluvial, variété IRAT 13, soumis à une carence hydrique. *Plant and Soil*, 57:423-430, 1980.

PINHEIRO, B. da S. Avaliação da resistência à seca de cultivares de arroz. Goiânia, EMBRAPA-CNPAF, 1980, 4p. (EMBRAPA-CNPAF. Pesquisa em andamento, 18).

PINHEIRO, B. da S.; STEINMETZ, S.; STONE, L.F. & GUIMARAES, E.P. Tipo de planta, regime hídrico e produtividade do arroz de sequeiro. *Pesq. agropec. bras.*, 20(1):87-95, 1985.

PINHEIRO, B. da S.; MORAIS, O.P. & GUIMARAES, E.P. Programa de avaliação para resistência à seca em arroz. In: REUNIAO NACIONAL DE PESQUISA DE ARROZ, 3., Goiânia, 1987. *Anais... Goiânia*, EMBRAPA, 1987. p.68.

PUCKRIDGE, D.W. & O'TOOLE, J.C. Dry matter and grain production of rice, using a line source sprinkler in drought studies. *Field Crops Res.*, 3:303-319, 1981.

REYNIERS, F.N.; KALMS, J.M. & RIDDERS, J. Differences de comportement d'un riz pluvial et d'un riz irrigué en condition d'alimentation hydrique deficitaire. 1. Etude des facteurs permettant d'esquiver la sécheresse. *Agronomie Tropicale*, 32(2):179-187. 1976.

REYNIERS, F.N.; TRUONG-BINH, JACQUINOT, L. & NICOU, R. Breeding for drought resistance in dryland rice. Pages 273-292. In: Drought resistance in crops with emphasis in rice. *International Rice Research Institute*, Los Baños, 1982.

RITCHIE, G.A. & RODEN, J.R. Comparison between two methods of generating pressure volume curves. *Plant, Cell & Environment.*, 8:49-53, 1985.

RITCHER, H. A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. *J. Exp. Bot.*, 29(112):1197-1203, 1978a.

RITCHER, H. Water relations of single drying leaves: evaluation with a dew point hygrometer. *J. Exp. Bot.*, 29(108):277-280, 1978b.

SAINI, H.S. & ASPINALL, D. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*T. aestivum* L.). *Ann. Bot.*, 48:623-633, 1981.

SAINI, H.S. & ASPINALL, D. Sterility in wheat (*Triticum aestivum* L.) induced by water deficit or high temperature: Possible mediation by abscissic acid. *Aust. J. Plant Physiol.*, 9:529-537, 1982a.

SAINI, H.S. & ASPINALL, D. Abnormal sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) induced by short periods of high temperature. *Ann. Bot.*, 49:835-846, 1982b.

- SAINI, H.S.; SEDGLEY, M. & ASPINALL, D. Developmental anatomy in wheat of male sterility induced by heat stress, water deficit or abscissic acid. *Aust. J. Plant Physiol.*, 11(4):243-254, 1984.
- SALTER, P.J. & GOODE, J.E. Crop responses to water at different stages of growth. Commonwealth Bureau of Horticulture and Plantation Crops, East Malling, Maidstone, Kent. 246p. 1967.
- SCHIMDT, J.W. Drought resistance and wheat breeding. *Agric. Water Manag.*, 7:181-1984, 1983.
- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D. & HEMNINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. *Sci.* 148:339-346, 1965.
- SCHOLANDER, P.F.; BRADSTREET, E.D.; HAMMEL, H.T. & HEMNINGSEN, E.A. Sap concentrations in halophytes and some other plants. *Plant Physiol.*, 41:529-532, 1966.
- SCHOPER, J.B.; LAMBERT, R.J.; VASILAS, B.L. & WESTGATE, M.E. Plant factors controlling seed set in maize. The influence of silk, pollen, and ear-leaf water status and tassel heat treatment at pollination. *Plant Physiol.*, 83:121-125, 1987.

STEINMETZ, S.; REYNIERS, F.N. & FOREST, F. Caracterização do regime pluviométrico e do balanço hídrico do arroz de sequeiro, em distintas regiões produtoras do Brasil: síntese e interpretação dos resultados. Goiânia, EMBRAPA-CNPAF, v.1. 66p. 1988.

STEPONKUS, P.L.; SHARAN, K.W. & CUTLER, J.M. Osmotic adjustment in rice. Pages 181-184. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines. 1982.

TALBOT, A.J.B.; TYREE, M.T. & DAINTY, J. Some notes concerning the measurement of water potentials of leaf tissue with specific reference to *Tsuga canadensis* and *Picea abies*. *Can. J. Bot.*, 53:784-788, 1975.

TANAKA, A.; NAVASERO, S.A.; GARCIA, C.V.; PARAO, F.T. & RAMIREZ, E. Growth habit of the rice plant in the tropics and its effects on nitrogen response. IRRI Technical Bulletin No. 3, 1964.

TOMAR, V.S. & GHILDYAL, B.P. Internal leaf water status and transport of water in rice plants. *Agron. J.*, 65:861-865, 1973.

- TURNER, N.C. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. Pages 343-372. In: H. Mussel & R.C. Staples, eds. *Stress Physiology of Crop Plants*. Wiley Interscience, New York, 1979.
- TURNER, N.C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant & Soil*, 58:339-366, 1981a. (Special issue).
- TURNER, N.C. Correction of flow resistances of plants measured from covered and exposed leaves. *Plant Physiol.*, 68:1090-1092, 1981b.
- TURNER, N.C. & LONG, M.J. Errors arising from rapid water loss in the measurement of leaf water potential by the pressure chamber technique. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7:527-537, 1980.
- TURNER, N.C. & JONES, M.M. Turgor maintenance by osmotic adjustment. A review and evaluation. Pages 87-103. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. (N.C. Turner and P.J. Kramer, eds.). Wiley Interscience, New York. 1980.
- TURNER, N.C.; O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T.; NAMUCO, O.S. & AHMAD, S. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. I. Stress development, canopy temperature, leaf rolling and growth. *Field Crops Res.*, 13:257-271, 1986a.

TURNER, N.C.; O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T.; YAMBAO, E.B.; AHMAD, S.; NAMUCO, O.S. & DINGKUHN, M. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. II. Osmotic adjustment, leaf death, stomatal conductance and photosynthesis. *Field Crops Research*, 13:273-286, 1986b.

TYREE, M.T. & HAMMEL, H.T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *J. Exp. Bot.*, 23(74):267-72, 1972.

TYREE, M.T.; DAINITY, J. & BENIS, M. The water relations of hemlock (*Tsuga canadensis*). I. Some equilibrium water relations as measured by the pressure bomb technique. *Can. J. Bot.*, 51:1471-1480, 1973.

TYREE, M.T.; MacGREGOR, M.E.; PETROV, A. & UPNIECKS, M.I. A comparison of systematic errors between the Richards and Hammel methods of measuring tissue water relations parameters. *Can. J. Bot.*, 56:2153-61, 1978.

VERGARA, B.S.; CHANG, T.T. & LILIS, R. The flowering response of the rice plant to photoperiod, a review of literature. *International Rice Research Institute*, Los Baños, Philippines. 1969. 75p.

- VERGARA, B.S. Plant growth and development. Pages 17-37. In: Rice production manual. Revised edition. University of Philippines, College of Agriculture, and International Rice Research Institute, 1970.
- WENKERT, W. Measurement of tissue osmotic pressure. *Plant Physiol.*, 65:614-617, 1980.
- WENKERT, W.E.R.; LEMMON, E.R. & SINCLAIR, T.R. Water content - potential relationship in soyabean: changes in component potentials for mature and immature leaves under field conditions. *Ann. Bot.*, 42:295-307, 1978.
- WESTGATE, M.E. & BOYER, J.S. Transpiration and growth induced water potentials in maize. *Plant Physiol.*, 74(4):882-889, 1984.
- WESTGATE, M.E. & BOYER, J.S. Osmotic adjustment and the sensitivity of leaf, stem, root and silk growth to low water potentials in maize. *Planta*, 164:540-549, 1985a.
- WESTGATE, M.E. & BOYER, J.S. Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize. *Crop Sci.*, 25:762-769, 1985b.
- WESTGATE, M.E. & BOYER, J.S. Silk and pollen water potentials in maize. *Crop Sci.*, 26:947-950, 1986a.

WESTGATE, M.E. & BOYER, J.S. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. *Crop Sci.*, 26:951-956, 1986b.

WILSON, J. R.; LUDLOW, M.M.; FISHER, M.J. & SCHULZE, E.D. Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Aust. J. Plant Physiol.*, 7:207-220, 1980.

YOSHIDA, S. & HASEGAWA. The rice root system: its development and function. Pages 97-114. In: Drought resistance in crops with emphasis on rice. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 1982.