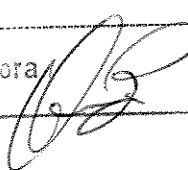


Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Cleber Moraes Guimarães
e aprovada pela Comissão Julgadora 

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS DO FEIJOEIRO
(Phaseolus vulgaris L.) RELACIONADAS
COM A RESISTÊNCIA À SECA

CLEBER MORAIS GUIMARÃES

CAMPINAS
ESTADO DE SÃO PAULO - BRASIL
1992

G947c

18187/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

CARACTERÍSTICAS MORFO-FISIOLÓGICAS DO FEIJOEIRO
(Phaseolus vulgaris L.) RELACIONADAS
COM A RESISTÊNCIA À SECA

CLEBER MORAIS GUIMARÃES

Orientador: Prof. Dr. Orivaldo Brunini

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do tí-
tulo de Doutor, na área de Biolo-
gia Vegetal

CAMPINAS
ESTADO DE SÃO PAULO - BRASIL
1992

AGRADECIMENTOS

- Ao Prof. Dr. Orivaldo Brunini e ao Dr. Luis Fernando Stone, pela orientação recebida.
- Ao Dr. Francisco José P. Zimmermann, Nilda Pessoa de Souza, Raul Cesar Pedroso da Silva, Reinaldo Paulino da Silva e Sérgio Lopes Junior, pelo apoio estatístico e processamento de dados.
- Ao Dr. Antônio Sidney Pompeu, Dra. Beatriz da Silveira Pinheiro, Prof. Dr. Hilton Silveira Pinto e Prof. Dra. Maria de Fátima D. A. Pereira, pela revisão do texto e sugestões.
- À Sra. Ana Lúcia Delalibera de Faria, Dr. Fábio Maximiano Andrade Silva, Dr. Jeffrey W. White, Dr. Juscelino Aguiar de Paiva, Dr. Michael D. T. Thung, Dr. Nand Kumar Fageria, Dr. Pedro Ferreira da Costa e Dr. Tomás de Aquino Portes e Castro, pela colaboração e amizade.
- A Lauro Pereira da Mota, Gilson Dias de Oliveira e Sebastião José de Araujo, pela produção dos slides e reprodução dos gráficos.
- A Antônio Gonzaga Damasceno, João Maurício de Freitas, Nésio Lopes Pelegrini e Juracy Augusto de Souza, pelo auxílio na condução dos experimentos e coleta de dados.

- À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), através do Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão, pela oportunidade e pelas facilidades postas à disposição para realização desta pesquisa.
- À Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), pelos ensinamentos.
- À minha família, pelo carinho, apoio e paciência

Dedico

Ao meu pai Francisco

A minha mãe Maria Madalena

A minha esposa Albertina

Aos meus filhos César, Caio e Cátia

ÍNDICE

	PAG.
INTRODUÇÃO	01
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	03
TOLERÂNCIA À SECA, COM ALTO POTENCIAL DA ÁGUA NA PLANTA ..	04
MANUTENÇÃO DA ABSORÇÃO DE ÁGUA	05
REDUÇÃO DA PERDA DE ÁGUA	15
AJUSTAMENTO DA RESISTÊNCIA DIFUSIVA DAS FOLHAS	16
AJUSTAMENTO MORFOLÓGICO DAS FOLHAS	19
ESCAPE À SECA	21
DESENVOLVIMENTO DE PLASTICIDADE	21
PRECOCIDADE	22
TOLERÂNCIA À SECA, COM BAIXO POTENCIAL DA ÁGUA NA PLANTA ..	24
MANUTENÇÃO DA TURGESCÊNCIA	25
TOLERÂNCIA À DESIDRATAÇÃO	29
MATERIAL E MÉTODOS	32
ÁREA EXPERIMENTAL	32
CULTIVARES	33
TRATAMENTOS HÍDRICOS E TRATOS CULTURAIS	35
PARÂMETROS AVALIADOS	38
RESISTÊNCIA DIFUSIVA ESTOMÁTICA, POTENCIAL DA ÁGUA NA FOLHA E TEMPERATURA DO DOSSEL	38
RADIAÇÃO SOLAR	40
DENSIDADE LINEAR RADICULAR	40
EFICIÊNCIA RADICULAR	41
ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR, PESO ESPECÍFICO FOLIAR, MATÉRIA SECA DA PARTE AÉREA, NÚMERO DE NÓS NA HASTE PRINCIPAL E NOS RAMOS	42

	PAG.
PRODUTIVIDADE E SEUS COMPONENTES	43
ANÁLISE ESTATÍSTICA	43
RESULTADOS E DISCUSSÃO	45
POTENCIAL DA ÁGUA NA FOLHA	45
RESISTÊNCIA DIFUSIVA ESTOMÁTICA	53
TEMPERATURA DO DO DOSSEL	63
DENSIDADE LINEAR RADICULAR	64
EFICIÊNCIA RADICULAR NA ABSORÇÃO DE ÁGUA	70
ÁREA FOLIAR	75
PESO ESPECÍFICO FOLIAR	78
MATÉRIA SECA DA PARTE AÉREA NA FLORAÇÃO	82
PORTE DA PLANTA	85
PRODUTIVIDADE, NÚMERO DE VAGENS POR PLANTA E PESO DE 100 SEMENTES	87
CONCLUSÕES	96
RESUMO	99
SUMMARY	103
APÊNDICES	106
LITERATURA CITADA	110

ÍNDICE DE TABELAS

	PAG.
TABELA 1. Características físicas do solo, da área experimental, da camada superficial a 120 cm de profundidade.	33
TABELA 2. Dados climáticos durante a condução dos experimentos de 1987 e 1988 e as lâminas de irrigações aplicadas a estes experimentos nos três níveis hídricos, (3) irrigado, (2) estresse moderado e (1) estresse severo.	34
TABELA 3. Potencial da água mínimo (Pot_m), em MPa, e potencial da água de equilíbrio (Pot_7), em MPa, esse considerado às 7;00 horas, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado (3), estresse moderado (2) e estresse severo (1).	47
TABELA 4. Parâmetros da análise de regressão linear da resistência difusiva estomática (s/cm) em função da densidade de radiação solar (microEinsteins/s/m ²) das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.	54
TABELA 5. Parâmetros da análise de regressão linear da temperatura do dossel (°C) em função da densidade de radiação solar (microEinsteins/s/m ²) das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.	64
TABELA 6. Temperaturas máximas do dossel (°C) e horários (horas:minutos) de ocorrência destas apresentadas pelas cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.	64
TABELA 7. Densidade linear radicular média (1987 e 1988), em cm/cm ³ , da superfície até 120 cm de profundidade, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.	65

ÍNDICES DAS FIGURAS

	PAG.
FIGURA 1. Esquema da linha central de aspersores e da distribuição dos pluviômetros nas parcelas.	36
FIGURA 2. Potencial da água na folha, do amanhecer ao pôr do sol, das cultivares BAT 477, carioca e RAB 96 irrigadas.	47
FIGURA 3. Potencial da água na folha, do amanhecer ao pôr do sol, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.	48
FIGURA 4. Potencial da água na folha, do amanhecer ao pôr do sol, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.	49
FIGURA 5. Potencial da água na folha, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal (A), estresse hídrico moderado (B) e severo (C), antes e após período de baixa radiação solar (D), verificado no 41 após a emergência, em 1988.	52
FIGURA 6. Resistência difusiva estomática da face superior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 irrigadas.	56
FIGURA 7. Resistência difusiva estomática da face superior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.	58
FIGURA 8. Resistência difusiva estomática da face superior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.	59
FIGURA 9. Resistência difusiva estomática da face inferior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 irrigadas.	60
FIGURA 10. Resistência difusiva estomática da face inferior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.	60

FIGURA 11.	Resistência difusiva estomática da face inferior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.	61
FIGURA 12.	Densidade radicular linear relativa da cultivar BAT 477 submetida a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	66
FIGURA 13.	Densidade radicular linear relativa da cultivar Carioca submetida a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	67
FIGURA 14.	Densidade radicular linear relativa da cultivar RAB 96 submetida a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	68
FIGURA 15.	Eficiência radicular na absorção de água das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.	71
FIGURA 16.	Eficiência radicular na absorção de água das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.	72
FIGURA 17.	Índice relativo de área foliar das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	76
FIGURA 18.	Peso relativo específico foliar das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	79
FIGURA 19.	Matéria seca relativa parcial na floração das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	83
FIGURA 20.	Número relativo de nós na haste principal das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	86

FIGURA 21. Número relativo de nós nos ramos secundários das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	87
FIGURA 22. Produtividade relativa das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	89
FIGURA 23. Número relativo de vagens por planta das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	92
FIGURA 24. Peso relativo de 100 grãos das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.	93

INTRODUÇÃO

O feijão é o principal produto básico na alimentação do brasileiro, com um consumo per capita de 17 kg/habitante/ano. Seu cultivo ocupa uma área significativa, devendo atingir, no ano agrícola de 91/92, uma área plantada de 5.402.400 ha e uma produção total, estimada, de 2.883.600 t, que resultará uma produtividade de 534 kg/ha (Feijão, 1992).

A baixa e sempre instável produtividade do feijoeiro retrata as más condições de cultivo a que a cultura é submetida. Essa situação é resultante do nível de tecnologia aplicada e da diversidade de clima e épocas de plantio em que a cultura é conduzida ao longo do território nacional. Dentre os fatores climáticos, a deficiência hídrica é o que mais concorre para o insucesso da cultura.

A deficiência hídrica ocorre geralmente, em maior ou menor intensidade, na maioria das regiões produtoras de feijão, ocasionando constantes frustração de safra. A deficiência hídrica no solo é importante durante todo o ciclo da cultura, porém, é a floração a fase mais vulnerável, seguida pelo período do enchimento de grãos. A cultura conduzida durante a época da seca, fevereiro-maio, está mais sujeita ao estresse hídrico. Conforme Steinmetz et al. (1988), há grande chance de ocorrência de veranicos no período de janeiro-março nas Regiões Centro-Oeste, Leste e Sul, regiões tidas como tradicionalmente produtoras de feijão.

O trabalho citado não faz referência aos meses de abril-maio. Como estes coincidem com a fase final do período chuvoso e com a escassez das precipitações pluviométricas, logo, é normal o aumento da intensidade do estresse a que a cultura não irrigada do feijoeiro é submetida.

Considerando-se o exposto acima e que a irrigação é muito dispendiosa e às vezes impraticável, é recomendável que as novas cultivares apresentem adaptabilidade ao plantio de sequeiro. Essa capacidade de adaptação é determinada pelo acúmulo de genes favoráveis à produtividade nestas condições climáticas. Com o conhecimento da base fisiológica da variabilidade genética disponível para resistência à seca, ter-se-ão orientações para a escolha dos progenitores a comporem os cruzamentos destinados à produção de cultivares para as regiões com provável ocorrência de deficiência hídrica. Baseando-se nessa premissa, conduziu-se este trabalho, objetivando caracterizar os principais fatores fisiológicos e morfológicos responsáveis pela resistência à seca em cultivares de feijoeiro, para servirem como suporte aos programas de melhoramento genético desta cultura visando obtenção de variedades tolerantes à seca e com bom potencial de produção de grãos.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

As plantas são, geralmente, dotadas de mecanismos de adaptação às condições de deficiência hídrica no solo. No entanto, numa comunidade vegetal, muitos desses mecanismos são mais importantes para a sobrevivência do que para a manutenção da produtividade (Turner 1981). As plantas que crescem em condições de clima árido apresentam várias modalidades de adaptação ao estresse hídrico, dentre as quais podem ser citados os inibidores da germinação, o rápido desenvolvimento fenológico depois da germinação, a plasticidade fenológica que capacitam estas plantas a produzirem com pouca precipitação pluviométrica (Mulroy & Rundel 1977) e o ajustamento osmótico (Hsiao et al. 1976). Na agricultura, onde os critérios de sucesso são medidos pela produtividade e não pela sobrevivência, o requerimento da população uniforme e da colheita mecânica ocasionou pressão de seleção para a germinação homogênea e para a não plasticidade fenológica da cultura (Turner & Begg 1981).

Existem, no entanto, muitos mecanismos que conferem à cultura condições de sobrevivência e produtividade relativamente alta, sob condições ecológicas adversas, e podem ser usados no aumento de produtividade nas regiões onde é normal a ocorrência de estiagens durante o período de cultivo (Turner 1979).

Os mecanismos de adaptação à deficiência hídrica, conforme Turner (1979, 1986a), podem ser divididos e subdivididos em categorias, conforme descrito abaixo.

1. TOLERÂNCIA À SECA, COM ALTO POTENCIAL DA ÁGUA NA PLANTA

1.1. MANUTENÇÃO DA ABSORÇÃO DE ÁGUA

1.2. REDUÇÃO DA PERDA DE ÁGUA

1.2.1. AJUSTAMENTO DA RESISTÊNCIA DIFUSIVA DAS FOLHAS

1.2.2. AJUSTAMENTO MORFOLÓGICO DAS FOLHAS

2. ESCAPE À SECA

2.1. DESENVOLVIMENTO DE PLASTICIDADE

2.2. PRECOCIDADE

3. TOLERÂNCIA À SECA, COM BAIXO POTENCIAL DA ÁGUA NA PLANTA

3.1. MANUTENÇÃO DA TURGESCÊNCIA

3.2. TOLERÂNCIA À DESIDRATAÇÃO

1. TOLERÂNCIA À SECA, COM ALTO POTENCIAL DA ÁGUA NA PLANTA

Tolerância à seca, com alto potencial interno da água é a habilidade da planta em sobreviver a período sem significativa precipitação pluviométrica, mantendo alto potencial da água (Kramer 1980). Esta categoria é representada por dois componentes; manutenção da absorção ou redução da perda de água.

1.1. MANUTENÇÃO DA ABSORÇÃO DE ÁGUA

A densidade, a profundidade e a eficiência radicular são considerados parâmetros importantes na absorção de água e, portanto, na resistência à seca (Hurd 1974, Newman 1974, Souza 1977, Guimarães et al. 1983 e Guimarães & Zimmermann 1985). No entanto, com a ampliação dos conhecimentos nesta área, sabe-se que o sistema radicular exerce outras funções, além do suprimento de água à planta, como o provável controle hormonal do movimento estomático e do crescimento celular. As evidências iniciais sugeriam uma relação linear direta entre o crescimento e a turgescência, a partir de um determinado potencial de pressão da água na célula (Lockhart 1965), sendo o coeficiente de regressão dessa relação denominado extensibilidade celular. Em muitos casos, a taxa de expansão celular decresce, apesar da manutenção do potencial de pressão da água na célula. Matthews et al. (1984) explicaram claramente esse comportamento, ao verificar que a extensibilidade celular era baixa nos tecidos submetidos a pré-tratamentos com déficit hídrico, exigindo turgescência mais alta, para obter crescimento semelhante ao tecido não pré-tratado. Segundo Turner (1986a), uma alternativa para explicar este fenômeno seria o envolvimento de reguladores no crescimento foliar, diretamente ou através da condutividade hidráulica da membrana celular e/ou do afrouxamento da parede celular.

Parece coerente afirmar que este controle é efetivado pelo sistema radicular, baseando-se nos resultados experimentais de Gollan et al. (1986), em trigo e girassol. Estes pesquisadores

demonstraram não haver correlação entre turgescência e comportamento estomático destas espécies, pela metodologia da câmara de pressão. Essas espécies, cultivadas em recipientes especiais, foram inseridas em câmara de pressão e, através de aplicação de pressão nas raízes, mantiveram a turgescência nas folhas enquanto o solo era ressecado. Apesar da manutenção da turgescência, os estômatos fecharam com a perda da água no solo.

Outras evidências fortalecem essa proposição de controle, à distância, do estado hídrico na parte aérea da planta, como as apresentadas por Davies et al. (1986). Esses autores dividiram as raízes de milho em duas porções, submetendo a primeira metade a um déficit hídrico severo, com a não reposição da água perdida. A outra metade foi mantida em boas condições hídricas. Os estômatos iniciaram o processo de fechamento com a redução da umidade do solo na metade não irrigada, sem qualquer alteração da concentração de ácido abscísico (ABA) nas folhas, o que sugere que outros hormônios podem estar envolvidos no controle estomático. Hubick et al. (1986) mostraram que o déficit hídrico induz redução de citocininas, assim como aumento do ABA, nos ramos de girassol. Turner (1986a) sugere que as evidências recentes levam a crer que as citocininas e o ABA têm um papel nas comunicações entre raízes e ramos quanto ao equilíbrio hídrico da planta com o estabelecimento da deficiência hídrica no solo. Conclui-se que o sistema radicular, além da função tradicional de órgão captador de água, é, conforme a concepção moderna, um controlador da perda de água à distância.

Voltando ao aspecto tradicional de influência do sistema radicular, ou seja, da absorção de água, sabe-se que um sistema radicular extenso ajuda a evitar a redução da produtividade causada pela precipitação pluviométrica irregular. No entanto, se a quantidade de água disponível à planta é limitada, um extensivo sistema radicular, desenvolvido na fase inicial do ciclo da planta, pode ocasionar um esgotamento precoce da reserva hídrica e, conseqüentemente, a escassez na sua fase final. Isto dificulta o estabelecimento de uma correlação entre sistema radicular e produtividade (Hurd 1968). Deve-se esperar, geralmente, quando as condições hídricas são satisfatórias, que seja benéfico para uma cultivar ter extenso sistema radicular, desde o período vegetativo, direcionando os carboidratos, durante o período reprodutivo, para o enchimento de grãos.

As informações relacionando manutenção da produtividade em condições de deficiência hídrica e desenvolvimento radicular são bastante numerosas. Boyer et al. (1980) compararam o comportamento hídrico das cultivares melhoradas e altamente produtivas de soja, com as tradicionais. Os autores verificaram que as cultivares tradicionais apresentaram potenciais mais baixos da água nas folhas, no período da tarde, em solo sem déficit hídrico, comparativamente às melhoradas. Verificaram, ainda, que essas cultivares apresentaram maior sensibilidade à fotossíntese e a outros processos fisiológicos à deficiência hídrica. A cultivar melhorada, Wayne, com menos déficit hídrico, teve a mais alta densidade radicular. Os autores concluíram que o melhoramento, visando aumentar a produtividade de soja, levou a seleção para a

manutenção de seus potenciais mais altos da água na folha durante o período da tarde, talvez devido a um sistema radicular melhor desenvolvido.

O efeito do sistema radicular sobre o estado hídrico da planta é muito mais evidente quando espécies diferentes são comparadas, como observado entre as espécies de feijoeiro; Phaseolus vulgaris L. e Phaseolus acutifolius. Esse manteve potencial da água na folha de 0,1 a 0,3 MPa, mais alto do que aquele. Considerando-se que a resistência estomática foi semelhante em ambas as culturas irrigadas e que as áreas foliares não diferiram até o estágio mais avançado do ciclo da cultura, os potenciais da água mais altos, no Phaseolus acutifolius, foram atribuídos ao sistema radicular mais efetivo, não só na exploração mais profunda como em maior volume de solo (Markhart 1985). A diferença entre as duas espécies de feijoeiro não está no volume total de raízes, mas na distribuição e eficácia do sistema radicular em absorver água (Markhart 1985). Observações qualitativas mostram que as raízes do Phaseolus acutifolius são mais finas e ramificadas e, ainda, apresentam cortex mais fino, comparativamente ao Phaseolus vulgaris L., deixando claros indícios da variabilidade genética quanto à resistência ao fluxo de água.

A resistência ao fluxo da água na planta pode ser de origem interfacial e anatômica. O crescimento das raízes em macroporos pode gerar um contato interfacial imperfeito, ocasionando uma difícil continuidade hidráulica entre solo e raízes. A literatura descreve que essa resistência interfacial pode aparecer, também, quando as raízes fazem seus próprios canais, devido à os-

cilação do diâmetro das raízes com o aumento e a redução do potencial da água nelas (Passioura 1988). No entanto, a revisão de O'Toole & Bland (1987) mostra que a maior resistência à movimentação da água na planta ocorre no fluxo radial e axial. Boyer (1971) encontrou informações de que a resistência radial é a mais importante no fluxo da água na planta, a qual varia entre espécies. A resistência axial é de natureza física, anatômica e apresenta alta herdabilidade e depende do diâmetro e do número de vasos do xilema (Richards & Passioura 1981ab). A resistência radial é de natureza fisiológica e localizada nas membranas. Esses fatores assumem muita importância quando se trata de limitada disponibilidade da água no solo, pois, nesse caso, não se pode pensar em sistemas radiculares esgotantes, mas eficientes no aproveitamento e escalonamento do uso da água armazenada no solo.

O aspecto escalonamento do uso da água no solo é muito bem ilustrado pelos resultados das pesquisas conduzidas por Passioura (1972) e Passioura & Richards (1981a), na Austrália, e que resultou num trabalho clássico de controle da resistência ao fluxo da água nas raízes, através de modificações anatômicas destas. Essas características foram introduzidas, através de melhoramento genético, em cultivares comerciais, resultando linhagens mais resistentes à seca e com potencial de produção de grãos, quando as condições hídricas do solo eram favoráveis, não inferior às cultivares comerciais usadas como progenitores (Richards 1987, citado por O'Toole & Bland 1987).

Passioura (1972) mostrou, experimentalmente, o aumento da resistência do sistema radicular de trigo ao fluxo de água pe-

la redução do número de raízes seminais. As plantas, com esta característica, economizaram água durante a fase vegetativa, aumentando a disponibilidade hídrica durante a fase reprodutiva, resultando em aumento da produtividade em relação às plantas com sistema radicular normal, cultivadas em solo com limitado volume de água (Richards & Passioura 1981a). Quando a planta está usando água armazenada nas camadas mais profundas do subsolo, esta constrição pode ocasionar deficiência hídrica nos ramos, apesar da existência da água no solo (Passioura 1972, 1977).

A resistência axial ao movimento de água, através das raízes seminais de trigo, depende principalmente do número de raízes seminais e do diâmetro do vaso principal do seu xilema. Para que haja influência significativa da resistência hidráulica do sistema radicular, o diâmetro do vaso principal do xilema não deve ser superior a 60 milímicron, o número de raízes seminais nunca deve ser superior a 2 unidades e deve existir limitação de umidade nas camadas inferiores do solo (Richards & Passioura 1981a).

A resistência ao fluxo da água no sistema radicular também pode ser aumentada através da moderação da taxa de crescimento radicular. Este processo, como o descrito anteriormente, permite economia de água na fase vegetativa das plantas e uma maior disponibilidade na fase reprodutiva. O outro parâmetro determinante da absorção de água pelas raízes é a capacidade unitária linear de absorção de água.

Newman (1974) enumerou três fatores intrínsecos à planta, que determinam a capacidade unitária linear de absorção de

água pelas raízes; diâmetro radicular, distância da base do caule e idade radicular ou estágio de desenvolvimento.

Entre os raros dados disponíveis na literatura, relativos ao efeito do diâmetro radicular sobre a capacidade unitária linear de absorção de água pelas raízes, podem-se citar os produzidos por Kramer & Bullock (1966), que verificaram que a absorção por unidade de superfície aumentou com o diâmetro das raízes suberizadas de pinheiro.

Blum et al. (1977) e Sharp & Davies (1982) verificaram que a zona de absorção rápida localiza-se próxima da base do caule, extendendo-se, posteriormente, para locais mais distantes e é muito influenciada pelo regime hídrico no solo; torna-se superficial, com alta frequência de irrigação ou chuvas constantes, aprofunda-se, com baixa frequência de irrigação ou com ocorrência de veranicos (Plaut et al. 1969). Esses dados são compatíveis com os dados da extração de água pelas raízes, verificados por Berengena et al. (1985) e Proffitt et al. (1985). Na fase inicial do ciclo da planta, o valor máximo das taxas de absorção de água ocorreu na camada superficial e, à medida que o ciclo da planta foi avançando ele se movia em direção às camadas mais profundas, com alto teor de umidade. Os autores observaram, ainda, que havia variabilidade genética para este fator. Lawn (1982b) mostra que a soja (Glycine max L.) foi capaz de explorar mais água das camadas profundas do solo, comparativamente a Vigna unguiculata, Vigna radiata e Vigna mungo, por apresentar raízes mais profundas durante os períodos de deficiência hídrica, e por ser capaz de extrair água do perfil do solo sob um potencial da água mais baixo.

Vale resaltar que a soja apresentou, também, potencial mais baixo da água na folha relativamente às outras espécies sob estresse hídrico. Outro bom exemplo vem dos dados não publicados de P.M. Bremmer, conforme Passioura (1986); o girassol foi mais efetivo na extração da água no subsolo que o sorgo, apesar de não apresentar maior densidade radicular naquela camada do solo e, ainda, manteve maior potencial da água na folha, o que indica que não era simplesmente maior capacidade de sucção das folhas que condicionava a variabilidade interespecífica da absorção da água no solo.

Reicosky et al. (1972) relataram que a capacidade de esgotamento radicular não é função apenas do aumento da densidade radicular. A absorção de água por unidade de comprimento das raízes tem participação direta na exploração dos sítios de suprimento de água. Este fator, segundo os autores, é afetado pela condutividade hidráulica do solo e pela idade da planta. A maior capacidade de esgotamento do perfil do solo, em camadas mais profundas, pode, também, ser correlacionada com a taxa de crescimento da raiz pivotante. Kaspar et al. (1984) verificaram que plantas de soja, com esta característica tinham, maior capacidade de extração de água abaixo de 12 cm de profundidade. Hoogenboom et al. (1987) verificaram que novas raízes proliferaram mais em regiões mais profundas e com alto teor de umidade, especialmente durante os períodos de deficiência hídrica.

O terceiro e último fator da capacidade unitária linear de absorção de água é dado pela idade radicular. A raiz caracteriza-se, conforme sua maturidade, por três regiões; a primeira

imatura, não absorviva, logo atrás da coifa; a segunda, dos pelos absorventes, com absorção máxima; e a terceira, madura, com absorção reduzida, devido à suberização resultante da deposição de camadas de suberina e celulose na face interior da parede celular das células do endoderma. Em algumas espécies podem ocorrer células interpostas não lignificadas (Newman 1974) ou ocorrência de plasmodesmas (Clarkson et al. 1971). Esta formação pode ocorrer no periciclo e, ainda assim, pode não resultar em impermeabilidade radicular, pois a movimentação pode ocorrer através de lenticelas ou fendas. A suberização pode ocorrer, ainda, no exoderma, em células intercalares, ou de maneira generalizada, porém, mantendo orifícios (Newman 1974). Em todos os casos, a movimentação de água, apesar de dificultada, é possível. Isso, naturalmente, explica a maior transpiração por unidade de raiz para as plantas mais novas (Blum et al. 1977), ou a maior concentração de raízes profundas como um dos fatores de melhoria da eficiência da absorção de água pelas raízes da soja (Stone et al. 1976).

Alguns autores acreditam que o potencial genético para sistema radicular extensivo não se deve manifestar quando as condições hídricas são satisfatórias, pois seria um gasto desnecessário de energia. Esse potencial genético deve ser acionado para proteger a planta contra uma provável deficiência hídrica. Huck et al. (1983) verificaram que a soja, cv Braxton, quando submetida a estresse hídrico, desenvolveu extensivo sistema radicular; enquanto irrigada desenvolveu parte aérea exuberante e sistema radicular menor. Verificaram, ainda, que, após a suspensão do déficit hídrico, as plantas, previamente estressadas não apresenta-

ram fechamento dos estômatos temporário, durante as horas mais quentes, enquanto as plantas não pré-tratadas com estresse hídrico continuaram a apresentar estresse temporário. Os resultados levaram os autores a concluir que o sistema radicular extensivo absorveu água suficiente para suprir a demanda transpiratória.

Taxa de crescimento radicular é outro aspecto a ser considerado, pois assume a importância de proteger a planta do esgotamento hídrico na camada superficial do solo. A produtividade da cultivar de trigo, Thatcher, foi menos reduzida que a de outras, quando submetida ao déficit hídrico, porque apresentou sistema radicular que penetrou no solo mais rapidamente que o das outras cultivares avaliadas, em condições limitantes e não limitantes de umidade. Quando a umidade de uma camada é esgotada, ele desenvolve novas raízes na camada logo abaixo (Hurd 1968). O autor conclui que o comportamento radicular das diferentes cultivares avaliadas ajudou a explicar a variabilidade genética do potencial produtivo, nos diferentes níveis de umidade.

O crescimento radicular em resposta ao avanço do déficit hídrico tem sido visto e interpretado de várias maneiras e isto se deve, naturalmente, à sensibilidade das plantas estudadas, ao período fenológico e à pressão de estresse hídrico. O ajustamento osmótico é um dos fatores que determina o crescimento diferencial das raízes. Estudos têm mostrado que a evolução do déficit hídrico determina o ajustamento osmótico na zona de crescimento das raízes (Greacen & Oh 1972, Sharp & Davies 1979 e Westgate & Boyer 1982). Este processo ajuda na manutenção da turgescência, com o decréscimo do potencial da água nas células de

crescimento, determinando a manutenção do alongamento radicular num solo com deficiência hídrica.

Ao lado do controle genético no desenvolvimento radicular, trabalhos conduzidos no Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP) e no Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) mostram as influências das características do solo no desenvolvimento radicular do feijoeiro (Guimarães & Portes e Castro 1982, CIAT 1985, Guimarães & Zimmermann 1985 e Guimarães 1988ab). Foi verificado que a fertilidade e a acidez do solo controlam o desenvolvimento do sistema radicular. Genótipos tolerantes ao déficit hídrico, em subsolo ácido, perdem esta característica devido à limitação do desenvolvimento radicular. Para determinar a importância relativa das raízes ou da parte aérea no desenvolvimento radicular, raízes e parte aérea dos genótipos mais resistentes e mais susceptíveis foram cruzados, através da garfagem, durante o período de plântula (CIAT 1985). As plantas foram enxertadas, cultivadas sob estresse hídrico, no campo, e os resultados foram consistentes com a hipótese, segundo a qual, o sistema radicular é o responsável pelo melhor desenvolvimento dos genótipos mais resistentes à seca.

1.2. REDUÇÃO DA PERDA DE ÁGUA

O ajustamento da resistência difusiva e da morfologia das folhas são fatores relacionados à eficiência do uso de água. O aumento da eficiência ocorre principalmente pela redução da perda de água durante o período crítico do dia, quando a demanda

evaporativa da atmosfera aumenta, mas permite, muitas vezes, que a fotossíntese continue durante as primeiras horas da manhã e as últimas do período da tarde (Turner 1986a), amenizando o efeito do estresse hídrico sobre a produção.

1.2.1. AJUSTAMENTO DA RESISTÊNCIA DIFUSIVA DAS FOLHAS

O comportamento estomático no controle do estado hídrico das plantas é conhecido há muitos anos. A abertura estomática ocupa posição estratégica no sistema de controle hídrico e fotossintético, constituindo-se na principal válvula reguladora do fluxo emigratório de vapor de água e imigratório de CO_2 . O comportamento estomático é avaliado pela resistência estomática, a qual está sob a influência do potencial da água ou dos seus componentes, dos fitormônios e das condições atmosféricas. Serão abordados apenas os fatores intrínsecos às plantas, pois a influência dos fatores ambientais, embora de grande importância sobre a planta, está fora do escopo desta revisão.

A importância estomática se relaciona, principalmente, com sua sensibilidade em reduzir o fluxo transpiratório ante a ocorrência do déficit hídrico. A manutenção da alta disponibilidade da água na planta pode ser uma consequência direta dessa maior sensibilidade estomática durante a ocorrência de períodos de estiagens, ou do desenvolvimento de um maior diferencial de potencial da água ao longo do xilema e, conseqüentemente, um maior poder de extração de água, como observado por Blum (1974), para as cultivares de trigo, Feterita e Durra. Desde que não

afete seriamente as reações bioquímicas pela redução do potencial da água, estas são características desejáveis quando a água armazenada no solo está retida sob tensões mais altas ou encontra-se em camadas mais profundas.

Existem, também, na literatura considerações sobre o controle não estomático da perda de água. Os dados de Blum et al. (1971), citados por Sullivan (1972), mostram que variedades de sorgo cultivadas em câmaras de crescimento e submetidas a dois ciclos consecutivos de deficiência hídrica, mantiveram seus estômatos parcialmente abertos durante o segundo ciclo; no entanto aumentaram a resistência difusiva foliar e reduziram o potencial da água. Os autores concluíram que, durante o segundo ciclo de deficiência hídrica, o controle foi, principalmente, não estomático. Sullivan (1972) também apresenta informações relativas ao controle não estomático sobre a resistência difusiva foliar. Esta aumentou com o incremento do número de ciclos de estresse hídrico, apesar da manutenção da abertura estomática em, aproximadamente, 1,5 milimicra.

Resultados mostrando variabilidade genética em resistência estomática, dentro da mesma espécie, estão documentados na literatura (Blum 1974, Tal 1966 e Guimarães 1987), constituindo-se em subsídios aos programas integrados de fisiologia/melhoramento genético direcionados para resistência à seca.

A resistência à seca é uma característica multigênica e depende de vários fatores (Hurd 1976, Hurd 1972). Em feijão caupi, Vigna unguiculata L. (Walp), não só o controle estomático, como também o movimento dos folíolos e o controle na expansão fo-

liar minimizam a diferença do potencial da água entre tratamentos irrigados e não irrigados, com uma diferença de apenas 0,2 MPa (Hall 1981).

Resultados semelhantes aos acima citados foram obtidos por Lawn (1982a), para o feijão caupi, quando comparado com outras culturas. Verificou-se que o feijão caupi adaptou-se melhor às condições de deficiência hídrica por apresentar dois mecanismos de ajuste; fechamento dos estômatos em resposta à redução do potencial da água na folha e movimento paraeliotrópico das folhas, além de outras características, o que levou Lawn (1982c) a concluir pela não existência de um carácter único responsável pela resistência à seca em leguminosas.

Ackerson (1983) observou que a resistência à seca, do milho híbrido LH, estava associada a alguns fatores fisiológicos, entre os quais, maior acúmulo de ABA sob estresse hídrico. Isto foi bastante evidente durante o período vegetativo e de enchimento de grãos, quando o híbrido LH acumulou mais ABA e aumentou sua resistência estomática, comparativamente ao outro híbrido avaliado. Isto concorda plenamente com os mais tradicionais princípios do controle do movimento estomático.

Um fator que deve ser observado com atenção nos estudos de resistência à seca, em que a abertura estomática é um parâmetro, refere-se à disponibilidade de nutrientes para as plantas. Shimishi (1970) encontrou que a deficiência de nitrogênio não permitiu uma abertura completa dos estômatos e muito menos permitiu o fechamento completo com o desenrolar do estresse hídrico, como nas plantas supridas adequadamente com nitrogênio. As plan-

tas bem nutridas tiveram melhor controle da transpiração, quando a disponibilidade de água era limitada.

1.2.2. AJUSTAMENTO MORFOLÓGICO DAS FOLHAS

A camada de ar adjacente à folha é o resultado da ação semi-isolante do ar e das influências física, térmica e hídrica da folha. Essa camada mantém a planta parcialmente isolada do ar (Gates 1971) e será tanto mais espessa quanto maior a área da superfície exposta. Isto explica a ocorrência de plantas desérticas, com folhas menores, porque assim mantém sua temperatura próxima da temperatura do ar, evitando superaquecimento das mesmas (Gates 1971). A planta pode aumentar este isolamento com a abscisão foliar, constituindo-se, esta, num mecanismo importante na economia de água. A água economizada poderá ser usada durante as fases posteriores do crescimento da planta. Entretanto, uma drástica redução da área foliar poderá impor limitação irreversível da produtividade, quando a precipitação pluviométrica é restabelecida no final da ontogenia da planta. Takani et al. (1981) não verificaram variabilidade foliar em cultivares de girassol em resposta à deficiência hídrica, apesar de serem originárias de regiões com características hídricas diferentes; regiões áridas e semi-áridas do Arizona e Austrália e, úmidas, do nordeste dos EEUU e Sul do Canadá. Os autores sugerem que as duas cultivares; Hopi e Havasupai, cultivadas tradicionalmente por índios sul-americanos, desenvolveram outros mecanismos que impediram a manifestação da diferenciação do vigor foliar comparativamente ao

germoplasma adaptado a regiões favorecidas, quando submetidas a déficit hídrico.

Ackerson (1983) mostra que o milho híbrido LH comporta-se melhor em déficit hídrico, mantendo o potencial da água mais alto sob déficit, comparativamente ao híbrido XL62AA, tido, tradicionalmente, como resistente à seca, por apresentar menor número de folhas, menor área foliar e enrolamento foliar em potencial da água 0,2 a 0,3 MPa mais alto que em XL62AA. Uma visão diferente sobre este aspecto foi apresentada por Bascur et al. (1985a) para a cultura do feijoeiro. A cultivar Negro Argel comportou-se melhor sob deficiência hídrica no solo por ter mantido, nessas condições, o índice de área foliar (IAF) e a duração da área foliar aos níveis verificados no tratamento irrigado. Em outro trabalho Bascur et al. (1985b) verificaram que a cultivar Negro Argel manteve, durante o período de estresse hídrico, menor resistência estomática. Neste caso, o mecanismo de resistência à seca atuante pode não ter sido o ajuste morfológico, mas, provavelmente, a melhor captação de água da reserva do solo. No entanto, Wright et al. (1983a) afirmam que as cultivares de sorgo, sob déficit hídrico, com alto IAF durante o enchimento de grãos são mais produtivas. Boyer (1983) sugere que o melhoramento de cultivares para as condições de seca deve ser, pelo menos em parte, baseado na manutenção do IAF.

A pilosidade caracteriza-se como outro mecanismo de ajuste morfológico. Ghorashy et al. (1971) observaram que é possível reduzir a transpiração sem reduzir a produtividade e a taxa fotossintética aparente da soja, com o uso de cultivares com pu-

bescência densa.

O efeito paraeliotrópico foi estudado por Lawn (1982a) em espécies de Vigna e Glycine max L. As espécies de Vigna apresentaram efeito paraeliotrópico mais intenso, mantendo a temperatura mais amena nas plantas sob déficit hídrico, presumivelmente minimizando a perda de água e, conseqüentemente, aumentando o potencial da água na folha. A exuberância do vigor do feijão caupi, após a suspensão do déficit hídrico, comparativamente às outras espécies de Vigna e Glycine max L., relacionou-se com seu efeito paraeliotrópico mais intenso e menor abscisão. Este mecanismo também foi observado em feijoeiro, Phaseolus vulgaris L., apesar de não resultar diferença de produtividade (White & Castillo 1987). Além destes mecanismos, ocorrem o enrolamento e a murcha. Todos reduzem a superfície de exposição e a quantidade de energia absorvida.

2. ESCAPE À SECA

Escape à seca é a habilidade de a planta completar seu ciclo de vida antes do estabelecimento de um sério déficit hídrico no solo e na planta. Seus dois mais importantes componentes são: o desenvolvimento de plasticidade e a precocidade.

2.1. DESENVOLVIMENTO DE PLASTICIDADE

O hábito de crescimento indeterminado promove uma contínua produção de flores e grãos em plantas não sensíveis ao fo-

toperíodo, mesmo quando as condições hídricas são limitantes. O rebrotamento e o perfilhamento têm efeito semelhante ao crescimento indeterminado (Turner & Begg 1981). A plasticidade é manifestada também pela redução do número de grãos por planta, como verificado por Wien et al. (1979) em plantas de crescimento indeterminado de feijão caupi submetidas a déficit hídrico. Esse aspecto de plasticidade é um mecanismo compensador, pois, ao reduzir o número de sementes com o estresse, mantém-lhes a integridade, em termos de tamanho e germinação (Turner & Begg 1981). O feijão caupi pode apresentar plasticidade, manifestada através da emissão de nova florada, quando as condições hídricas são restabelecidas durante a fase final do ciclo da cultura (Lawn 1982a). A plasticidade é manifestada também através da aceleração do enchimento de vagens e da maturação, quando em condições de deficiência hídrica.

2.2. PRECOCIDADE

A domesticação das espécies nativas para as culturas comerciais normalmente resultou na homogeneização do período de floração para facilitar a colheita (Sobrado & Turner 1986), enquanto o desenvolvimento de cultivares com diferentes períodos de maturação objetiva ajustar o período de crescimento com a disponibilidade da água no solo.

A deficiência hídrica moderada ocasiona precocidade pela antecipação da floração (Turner & Begg 1981 e Sobrado & Turner 1986), caracterizando uma adaptação ao déficit hídrico,

possivelmente devido ao aumento da temperatura com o estresse (Turner & Begg 1981). Lawn (1982a), trabalhando com quatro espécies, Glycine max CPI 26671, Vigna mungo cv Regur, Vigna radiata cv Berken e Vigna unguiculata CPI 28215, verificou que todas as espécies apresentaram tendência ao escape, através da precocidade, sendo o efeito mais acentuado sobre as espécies de Vigna do que sobre a soja, particularmente da floração para o período de maturação.

Fischer & Maurer (1978), trabalhando com cultivares de trigo, aveia e triticale, submetidas a diferentes épocas de suspensão de irrigação, num ambiente sem chuvas, mostraram que cada dia a menos no ciclo correspondia a um aumento na produtividade de quase 30 kg/ha. No entanto, também é citado na literatura que a precocidade reduz o potencial produtivo da cultura pela diminuição da matéria seca na antese e dos sítios para enchimento de grãos (Fischer 1979). O maior acúmulo de matéria seca na antese, com o aumento do ciclo da planta, determina o aumento do potencial dos carboidratos armazenados para enchimento de grãos, mas também determinará o aumento do consumo total de água. O comprimento ideal do ciclo é aquele que permite suficiente produção de matéria seca sem redução da água no solo, a ponto de limitar o crescimento reprodutivo (Fischer 1979).

O melhor comportamento das cultivares precoces em condições de deficiência hídrica foi observado, ainda, por Ibarra (1987) e White & Castillo (1987). Verificou-se, no entanto, redução mais acentuada da produtividade das cultivares precoces, em relação às tardias, durante os anos com precipitação pluviométrica

ca normal (Ibarra 1987). White & Castillo (1987) constataram que as boas condições hídricas no solo, após a floração, beneficiam principalmente as cultivares mais tardias.

O aumento da economia do uso de água é outro fator associado à precocidade. Namken et al. (1974) cultivaram variedades precoces de algodão com ciclos de 120-130 dias, e variedades tradicionais, de 150-180 dias, em diferentes níveis populacionais. Verificaram que o aumento populacional compensou o potencial produtivo inferior das variedades precoces. A produtividade foi, geralmente, aumentada de 5-15%, comparativamente às tradicionais. Namken et al. (1974) calcularam a evapotranspiração para os dois sistemas de produção de algodão, cada um produzindo aproximadamente 1.000 kg de fibra/ha. Eles encontraram, para as cultivares precoces cultivadas em alta população, uma economia total de água, calculada no fim do ciclo, de aproximadamente 20% em relação às cultivares tardias cultivadas em espaçamento convencional.

3. TOLERÂNCIA À SECA COM BAIXO POTENCIAL DA ÁGUA NA PLANTA

Tolerância à seca, com baixo potencial da água na planta, é a habilidade desta em suportar períodos sem precipitação pluviométrica significativa, com baixo teor da água nos tecidos (Kramer 1980). Seus dois mais importantes mecanismos são a manutenção da turgescência e tolerância à desidratação.

3.1. MANUTENÇÃO DA TURGESCÊNCIA

A transpiração e os processos de fluxo da água na planta são facilmente explicados pelo gradiente de potencial da água total, enquanto os processos fisiológicos e morfológicos de uma planta em crescimento são melhor correlacionados com os potenciais osmóticos e de pressão nos tecidos (Turner 1986a). O mecanismo principal da manutenção da turgescência, sob condições de deficiência hídrica, é o ajustamento osmótico, que é o acúmulo de solutos sob condições de deficiência hídrica, resultando no decréscimo do potencial osmótico e aumento do potencial de pressão da água na célula. Esse ajustamento osmótico, segundo Takani et al. (1981), apresenta variabilidade intervarietal. Esses autores estudaram o comportamento hídrico de cultivares de girassol provenientes de regiões semi-áridas e úmidas, quando submetidas a estresse hídrico. Constataram que elas apresentaram a mesma taxa de redução do potencial da água e, também, ajustaram-se osmoticamente, porém, a cultivar Seneca ajustou-se mais eficientemente. Esse comportamento levou essa cultivar a apresentar maior potencial de pressão da água após restabelecidas as boas condições hídricas no solo e a mais rápida recuperação vegetativa.

McCree et al. (1984), também verificaram que o potencial osmótico do Sorghum bicolor L. Moench cv BTX616 decresceu com o potencial da água nas folhas, mantendo o potencial de pressão da água próximo de 0,5 MPa. O estresse hídrico foi mantido até o potencial da água de -3,0 MPa e, neste ponto, o ajuste do potencial osmótico atingiu -1,0 MPa.

Tem sido sugerido que o ajuste osmótico resulta da maior sensibilidade do crescimento foliar que da fotossíntese à redução do potencial da água na folha. Essa desorganização fisiológica ocasiona excedente de produção de assimilados, devido à redução de sua demanda pelos pontos de crescimento e, por conseguinte, seu acúmulo nas células, determinando o aumento do teor de solutos osmoticamente ativos nessas (Turner & Jones 1980 e McCree 1986). Isto sugere que espécies ou cultivares, em que a fotossíntese seja mais sensível que o crescimento celular ao déficit hídrico, não se ajustem osmoticamente. Boyer (1970), trabalhando com soja, girassol e milho, verificou que, em todos os níveis de deficiência hídrica, o crescimento foliar foi mais afetado que a fotossíntese. A inibição do crescimento foliar para as três culturas iniciou-se entre $-0,2$ e $-0,3$ MPa. Em potencial da água inferior a $-0,4$ MPa, o crescimento foliar foi completamente inibido em girassol e manteve baixa taxa em soja e milho. A fotossíntese foi afetada em potenciais da água mais baixos, porém menos intensamente que o crescimento foliar. Isto levou o autor a concluir que a deficiência hídrica não limitou o crescimento por falta de assimilados, ou promoveu translocação dos assimilados para fora dos sítios de crescimento. Não foi feita menção quanto ao destino do carboidrato produzido e não usado no crescimento. É provável que parte tenha sido usada no ajuste osmótico.

McCree et al. (1984) também obtiveram resultados semelhantes para sorgo, porém, em potenciais da água diferentes. A taxa diária de crescimento foliar foi afetada quando o potencial da água na folha caiu a $-0,8$ MPa, enquanto a taxa diária de ganho

de carbono foi afetada somente quando o potencial da água na folha caiu a $-1,2$ MPa, e permaneceu alta até o potencial da água de $-2,3$ MPa, quando iniciou a senescência foliar.

O acúmulo diferenciado de solutos nas células, entre espécies e cultivares, deve-se, também, à maior ou menor sensibilidade da respiração das folhas ao déficit hídrico, comparativamente à fotossíntese (Boyer 1971, McCree et al. 1984).

O ajuste osmótico influencia uma série de fenômenos fisiológicos; mantém os estômatos abertos e a fotossíntese em potenciais da água mais baixos (Ludlow et al. 1985), mantém o crescimento radicular em potenciais da água no solo mais baixos e com maiores impedimentos físicos (Turner 1986b).

Wright et al. (1983a,b) mostraram que linhagens e cultivares de sorgo que ajustaram osmoticamente apresentaram maiores produtividades. A alta produtividade foi associada à alta densidade radicular e à maior extração de água pelas raízes. As raízes de milho apresentaram potencial osmótico mais baixo que as folhas, devido ao estresse hídrico, ocorrendo, ainda, manutenção do potencial de pressão da água nas raízes por um período mais longo que o das folhas, durante o período de deficiência hídrica (Sharp & Davies 1979). Oosterhuis & Wullschlegel (1987), também verificaram que folhas e raízes de algodão exibiram ajustamento osmótico. Este foi de $0,41$ MPa e $0,19$ MPa, para folhas e raízes, respectivamente, ao final de um ciclo de deficiência hídrica. No entanto, três dias após o déficit, o ajuste osmótico decresceu 50%. O aumento no número de ciclos de deficiência hídrica resultou em significativa percentagem (19%) de ajuste osmótico presente nas

raízes, seis dias após o déficit hídrico. Os autores fizeram um paralelo entre estes resultados e as colocações de Turner (1986a). Este autor levantou a hipótese de que o ajustamento osmótico para ser efetivo na manutenção do crescimento sob déficit hídrico no solo, deve ocorrer também ajustamento osmótico nas raízes, o que está em concordância com os resultados de Oosterhuis & Wullschlegel (1987).

Grescen & Oh (1972) sugerem que o ajustamento da zona de crescimento das raízes deve ser maior que nas raízes como um todo, devido à força que a coifa exerce para transpor a resistência mecânica, que aumenta com o decréscimo da umidade do solo. O ajuste osmótico capacita a penetração das raízes a maiores profundidades e a extração de água em camadas não disponíveis a um sistema radicular superficial.

O outro fator relacionado com o ajuste osmótico da zona de crescimento das raízes refere-se ao efeito sensor destas às condições hídricas do solo. O ajuste osmótico desta região é de relevante importância no balanço hormonal envolvido no crescimento da parte aérea.

O ajuste osmótico parece ter relevante importância na estabilidade do transporte de elétrons dos fotossistemas. A estabilidade da atividade deste sistema durante a deficiência hídrica pode ser um reflexo da habilidade dos cloroplastos em manter volume pela síntese de solutos compatíveis com as reações do sistema de transporte de elétrons (Conroy et al. 1988).

Deve-se considerar que o ajuste osmótico não é um simples processo, dado pela diferença entre a quantidade de carbono

fixada e os solutos usados. É verdade que, em certas espécies, o soluto responsável pelo ajuste osmótico é o açúcar, mas em outras ocorre considerável acúmulo de aminoácidos, ácidos orgânicos e íons potássio, cloro e nitratos (Barlow et al. 1980, e Ford & Wilson 1981). Potássio e açúcares contribuíram igualmente no ajuste osmótico das folhas, e o potássio, no ajuste das raízes da cultivar de trigo Varigal (Nicolas et al. 1985b). Os autores observaram que o ajuste osmótico desta cultivar permitiu que esta mantivesse uma taxa de fixação de CO_2 e transpiração mais altas que a cultivar com menor capacidade de ajuste osmótico, em condições de deficiência hídrica.

3.2. TOLERÂNCIA À DESIDRATAÇÃO

As plantas, geralmente, são capazes de resistir a potenciais da água extremamente baixos em alguma das fases do seu ciclo, seja como sementes, rizomas ou durante o período de perdas de folhas (Turner 1979). As plantas podem apresentar, mesmo durante as fases sensíveis à desidratação, considerável variabilidade interespecífica no grau de desidratação que o protoplasma suporta sem que ocorra injúria (Levitt et al. 1960, citado por Turner 1979).

A tolerância à desidratação confere à célula manutenção do crescimento ou resistência a qualquer tipo de injúria proveniente da desidratação. A injúria pode ser causada pela deficiência de um determinado composto essencial ou no acúmulo de compostos tóxicos (Levitt 1980). A resistência à desidratação é bastan-

te variável entre espécies. Boyer (1970) verificou que a taxa de fotossíntese líquida da soja não foi afetada até o potencial da água de $-1,1$ MPa, reduzindo sua eficiência a 60%, com o potencial de $-1,6$ MPa, enquanto que, no milho, foram verificadas reduções a partir de $-0,35$ MPa e, ao atingir $-1,6$ MPa, a eficiência foi de 25%. Esta variabilidade pode ser devido à capacidade de a planta de manter estômatos abertos em potenciais da água mais baixos, permitindo que a fotossíntese se processe por um período mais longo, nas espécies mais resistentes à seca. Outro mecanismo seria o desacoplamento entre a fotossíntese e a transpiração. O controle estomático pode ter um efeito mais significativo na redução da transpiração que na absorção de CO_2 . Levitt (1980) relatou que a relação; condutância do CO_2 /condutância da água aumentou com o estresse hídrico.

Além dos mecanismos de resistência à desidratação, citados, poderiam ser enumerados, ainda, a redução da taxa de respiração, a redução da hidrólise de proteína, ou mesmo a tolerância à hidrólise de proteína, através da recuperação rápida desta proteína com a reidratação ou através da resistência aos produtos tóxicos resultantes da proteólises (Levitt 1980).

Parker (1968), no entanto, sugere que a injúria provocada pela desidratação não ocorre diretamente sobre as enzimas usuais, mas sobre seus indutores. O autor acrescenta que o açúcar poderá ter um efeito protetor neste mecanismo em espécies e cultivares resistentes.

Henkel (1975) propôs um método para aumentar a resistência à desidratação pelo tratamento das sementes. Segundo o au-

tor, os feijoeiros gerados das sementes tratadas apresentaram altos níveis de colóides hidrófilos no citoplasma, alta viscosidade do citoplasma, membrana celular mais elástica, altas concentrações de DNA e RNA e potencial osmótico mais alto. Trabalhos subsequentes, conforme revisão de Turner e Begg (1981), mostraram que este tratamento não aumentou a resistência fisiológica ao estresse hídrico, mas as sementes tratadas germinaram e apresentaram raízes com crescimento mais rápido. Isto, segundo os autores, poderia retardar a ocorrência do estresse hídrico e, conseqüentemente aumentar a produtividade, quando o crescimento radicular inicial fosse crítico.

MATERIAL E MÉTODOS

1. ÁREA EXPERIMENTAL

O estudo foi realizado em área experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP/EMBRAPA), Goiânia-GO, de coordenadas geográficas $16^{\circ}28'$ de latitude sul, $49^{\circ}17'$ de longitude oeste e altitude de 840 m, em um Latossolo Vermelho-Escuro, distrófico, cujas características físicas são apresentadas na Tabela 1. A região, segundo a classificação climática de Thornthwaite (1948), determinada por Lobato (1972), tem a fórmula climática, $B_2 W B'_4 a'$; onde B_2 = clima úmido cujo índice efetivo de umidade é de 42%; W = moderada deficiência hídrica no inverno; B'_4 = quarto mesotérmico e a' = com pequena variação estacional. Verificou-se 0,2 mm de precipitação durante o período de condução do primeiro experimento, maio a agosto de 1987 e 23,9 mm durante o segundo, maio a agosto de 1988, dos quais 23,3 mm antes da implantação dos tratamentos hídricos diferenciados. As médias das temperaturas máximas foram iguais a 29,2 e 27,8°C, das mínimas, 14,7 e 13,8°C, e as médias diárias das umidades relativas de 56,7 e 59,3%, medidas às 9:00, 15:00 e 21:00 horas conforme normas internacionais, respectivamente, para o primeiro e segundo anos de condução dos experimentos. A amplitude de oscilação das variáveis citadas são apresentadas na Tabela 2.

Tabela 1. Características físicas do solo, da área experimental, da camada superficial a 120 cm de profundidade.

Prof. camadas (cm)	Densidade (g/cm ³)		Porosidade %		Granulométrica %		
	Global	Partículas	Micro	Macro	Argila	Silte	Areia
0-20	1,35	2,53	31	18	48,50	24,50	27,00
20-40	1,30	2,70	33	24	51,00	22,00	26,50
40-60	1,11	2,50	37	19	50,00	24,00	26,00
60-80	1,01	2,70	37	25	43,50	24,50	32,00
80-100	1,01	2,63	35	23	45,50	21,50	33,00
100-120	1,01	2,63	36	25	46,50	24,50	29,00

NOTA: O solo, da superfície até 120 cm de profundidade, foi classificado como Argiloso.

2. CULTIVARES

Usaram-se, nestes experimentos, três cultivares com ciclos semelhantes: BAT 477, Carioca e RAB 96. As duas primeiras são classificadas como promissoras para as condições de provável ocorrência de deficiência hídrica, pois apresentam bom grau de resistência à seca, avaliada pela produtividade de grãos em condições de deficiência hídrica, e respondem relativamente bem à irrigação (Guimarães & Zimmermann 1985, Ibarra 1987, White 1987 e White & Castillo 1987). A cultivar RAB 96 é um material produtivo em condições favoráveis de cultivo (Araújo et al. 1990 e Araújo 1991), mantendo, também, boa produtividade média em experimentos conduzidos na época da seca (Araújo et al. 1990).

Tabela 2. Dados climáticos durante a condução dos experimentos de 1987 e 1988 e as lâminas de irrigações aplicadas a estes experimentos nos três níveis hídricos, (3) irrigado, (2) estresse moderado e (1) estresse severo.

Semanas	Temperatura ar* (°C)		Umidade** relativa (%)	Prec.*** pluv. (mm)	Irrigações*** (mm)		
	Máxima	Mínima			3	2	1
Ano agrícola: 1987							
25-31/5	28,4	15,3	70,0	0,0	25,0	25,0	25,0
01-07/6	28,8	14,2	59,0	0,0	25,0	25,0	25,0
08-14/6	29,4	16,2	65,5	0,0	25,0	25,0	25,0
15-21/6	28,3	15,1	64,9	0,2	37,6	15,5	0,1
22-28/6	26,6	14,3	70,9	0,0	29,1	10,9	0,0
29-05/7	29,4	14,3	55,3	0,0	30,4	9,8	0,2
06-12/7	30,0	15,5	49,7	0,0	30,0	11,3	0,0
13-19/7	31,0	15,8	45,4	0,0	29,5	9,7	0,0
20-26/7	29,7	14,1	49,4	0,0	50,9	15,0	0,0
27-02/8	27,9	12,4	50,1	0,0	25,2	9,3	0,0
03-09/8	27,6	13,1	61,9	0,0	42,3	15,4	0,0
10-16/8	33,7	16,7	38,9	0,0	25,4	11,2	0,0
Médias	29,2	14,7	56,7				
Totais				0,2	375,4	183,1	75,3
Ano agrícola: 1988							
16-22/5	30,8	17,3	67,3	1,0	25,0	25,0	25,0
23-29/5	28,9	16,2	69,0	0,0	25,0	25,0	25,0
30-05/6	24,6	13,9	77,9	22,3	25,0	25,0	25,0
06-12/6	28,0	14,8	65,0	0,6	30,6	13,3	0,3
13-19/6	27,0	13,3	62,3	0,0	31,1	16,9	0,8
20-26/6	29,3	12,7	55,0	0,0	28,9	14,1	0,2
27-03/7	28,0	13,9	53,4	0,0	31,2	13,4	0,2
04-10/7	28,1	14,1	54,7	0,0	34,6	15,8	0,0
11-17/7	25,9	11,3	57,3	0,0	27,4	9,2	0,5
18-24/7	28,2	14,2	54,3	0,0	30,4	14,2	0,5
25-31/7	27,6	11,1	47,6	0,0	18,8	8,0	0,0
01-07/8	27,8	13,1	48,0	0,0	26,0	8,6	0,0
Médias	27,8	13,8	59,3				
Totais				23,9	334,0	188,5	77,5

NOTA: *Médias no período, **Médias diárias no período das 24:00 horas, baseando-se nas leituras efetuadas às 9:00, 15:00 e 21:00 horas, conforme normas internacionais e ***Totais acumulados no período.

3. TRATAMENTOS HÍDRICOS E TRATOS CULTURAIS

As três cultivares, BAT 477, Carioca e RAB 96, foram submetidas a três níveis hídricos, ou seja, sem deficiência hídrica, com estresse moderado ou severo, distribuídos em quatro repetições, em uma linha central de aspersores, conforme Hanks et al. (1976). As cultivares foram mantidas sob boas condições hídricas até aproximadamente 15 dias após a emergência, 30/05/1987 e 24/05/1988, respectivamente, para o primeiro e segundo experimentos, quando a irrigação convencional foi substituída pela linha central de aspersores e mantida até o fim do ciclo da cultura. Usou-se este sistema de irrigação objetivando a introdução de um gradiente de disponibilidade hídrica no solo, sob o qual foram estudadas as cultivares.

A linha central foi instalada ao longo de um espaçamento de 1,0 m de largura deixado no centro do experimento. As cultivares que constituíram as parcelas foram plantadas perpendicularmente à linha central, em ambos os lados desta. As parcelas foram formadas de 15 fileiras de 15 m de comprimento, espaçadas de 0,5 m, com 10-12 plantas por metro linear, perfazendo uma área total de 112,5 m². O gradiente de umidade foi dividido em três níveis, os quais constituíram as subparcelas, com 15 fileiras de 5m, perfazendo uma área total de 37,5 m² (Figura 1). A subparcela mais próxima da linha central recebeu suprimento adequado de água, ou seja, foi mantida a um potencial da água no solo superior a -0,035 MPa, a 15 cm de profundidade (Díaz-Durán & Castillo 1983). A subparcela submetida ao estresse severo, mais distante

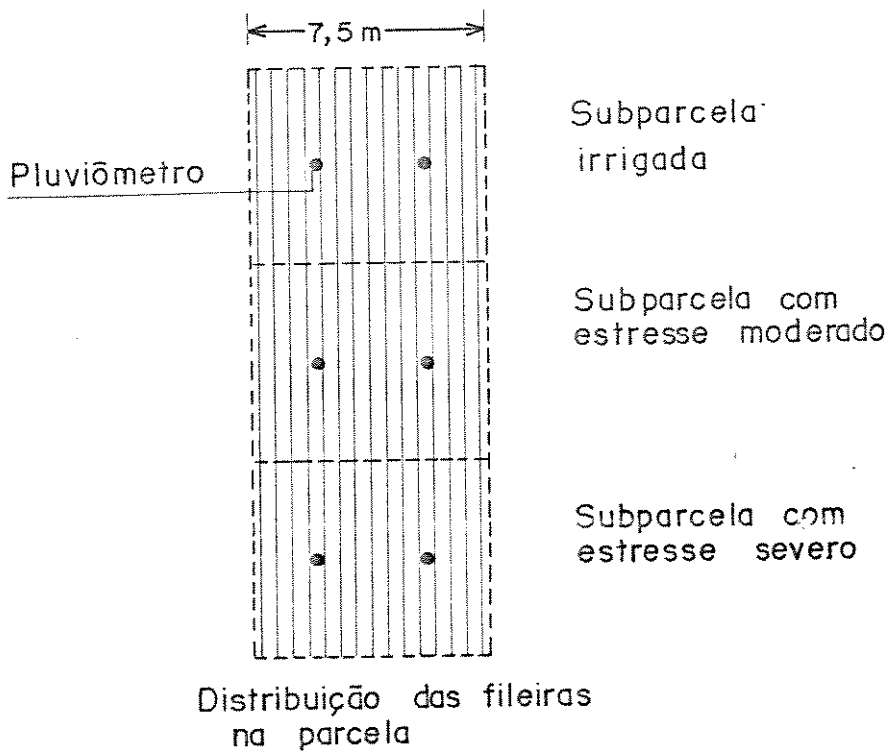
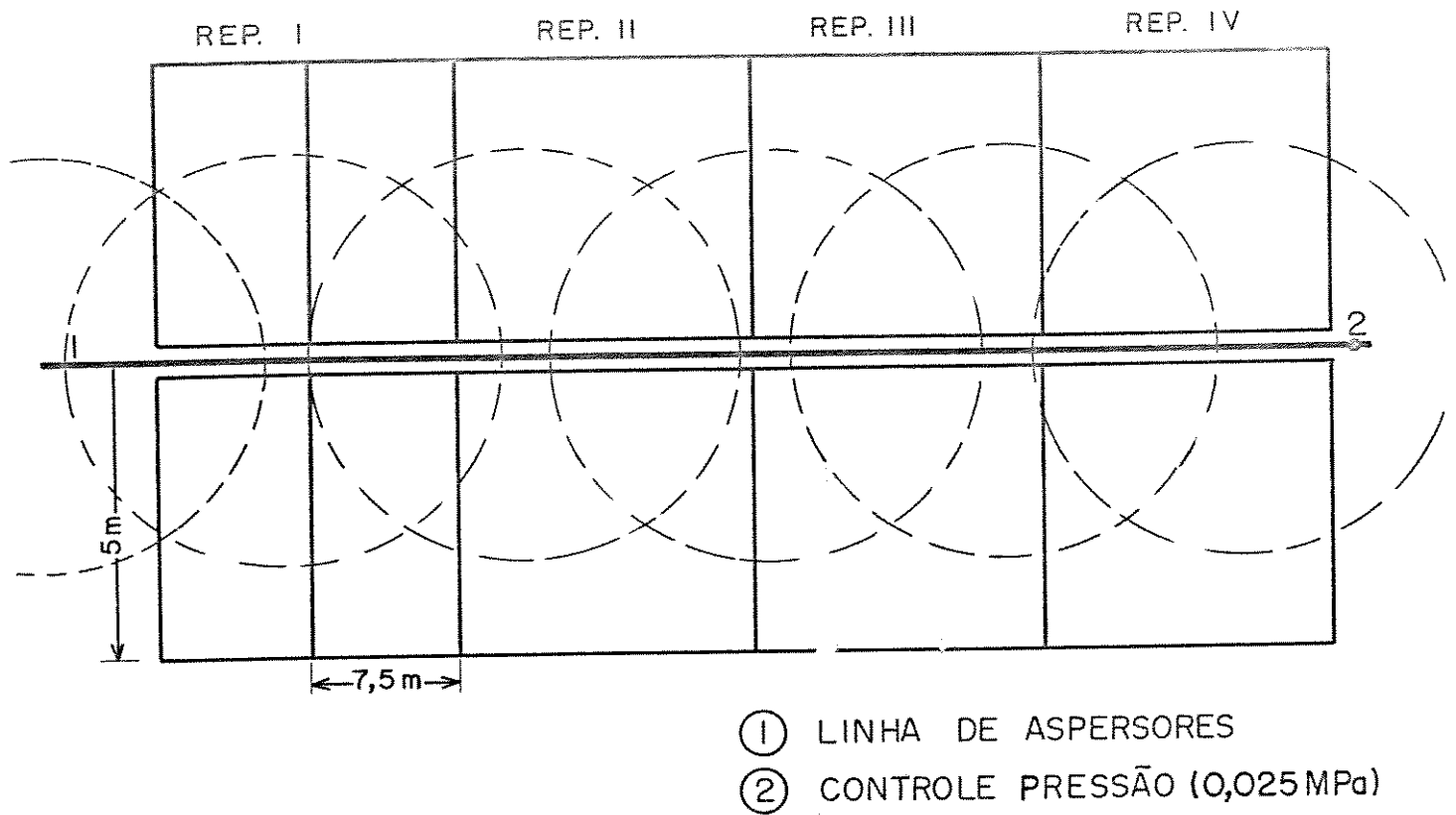


FIGURA 1. Esquema da linha central de aspersores e da distribuição dos pluviômetros nas parcelas.

da linha central de aspersores, praticamente não recebeu água durante o período do tratamento. A subparcela submetida a estresse moderado localizou-se entre as subparcelas já descritas e recebeu quantidade intermediária de água (Tabela 2).

Os experimentos foram conduzidos durante os anos de 1987 e 1988, sendo semeados respectivamente, em 25 e 18/5, na mesma área experimental, próxima a uma barreira natural, para reduzir os efeitos do vento sobre as irrigações. Estas eram feitas ao anoitecer, durante períodos sem ventos. Manteve-se a pressão da água na entrada da linha central de aspersores a 0,25 MPa. As lâminas de irrigação foram monitoradas através de pluviômetros instalados na área experimental, com o uso de dois por subparcela. As leituras foram feitas na manhã seguinte à irrigação, em mm médios por nível hídrico. As irrigações foram geralmente semanais. A lâmina total de irrigação foi calculada através da soma-tória das lâminas semanais aplicadas (Tabela 2).

A adubação utilizada foi 300 kg/ha da fórmula comercial 5-30-15, no plantio, e 100 kg/ha de sulfato de amônia, em cobertura, a aproximadamente 15 dias após a emergência. Aplicou-se carbofuran e os demais tratamentos fitossanitários, quando necessário.

4. PARÂMETROS AVALIADOS

4.1. RESISTÊNCIA DIFUSIVA ESTOMÁTICA, POTENCIAL DA ÁGUA NA FOLHA E TEMPERATURA DO DOSSEL.

Acompanhou-se o estado hídrico das plantas através das medições da resistência difusiva estomática, do potencial da água na folha e da temperatura do dossel, as quais foram efetuadas, durante a floração, aos 39, 41, 44 e 46 dias da emergência, em 1987, e aos 41, 43, 46, 48 e 50 dias, em 1988. A quarta data de leitura da resistência difusiva estomática do experimento de 1987 foi efetuada aos 47 dias da emergência e não aos 46 dias, como para os outros parâmetros. As leituras foram efetuadas continuamente, do amanhecer ao pôr do sol, exceto durante um período de aproximadamente uma hora, a partir das 12:00 horas em 1987, e das 11:00 horas, em 1988. Visando a não interferência do orvalho formado nas superfícies das folhas sobre as leituras da resistência difusiva estomática, estas foram iniciadas geralmente mais tarde, quando as folhas estavam completamente secas.

A resistência difusiva estomática foi medida nas superfícies superior e inferior dos folíolos apicais completamente expandidos e com boa exposição solar. Usou-se a metade da face foliar para determinação da leitura superior e a outra metade para a leitura inferior, adotando-se os cuidados de rotina preconizados para o manuseio do porômetro steady-state, LI-COR, modelo LI 1600, como a calibragem do equipamento antes do início do trabalho.

As leituras foram consituídas pela média de três subamostras por subparcela experimental, em 1987, porém, apenas duas em 1988, devido à necessidade de aumentar a velocidade das amostragens.

O potencial da água na folha foi determinado com câmaras de pressão, Soil Moisture Equipment, modelo 3005. Usaram-se duas câmaras de pressão operando simultaneamente, para aumentar a velocidade das leituras. As leituras foram determinadas, assim como a resistência difusiva estomática, nas folhas apicais, completamente expandidas. O valor do potencial da água reportado é a média de duas leituras individuais, uma em cada câmara. A operação foi realizada conforme Scholander et al. (1965). Instalou-se o equipamento no centro do experimento, para reduzir ao mínimo o tempo entre a coleta da amostra e a leitura do potencial da água na folha.

A temperatura do dossel foi avaliada com um termômetro de infra-vermelho, marca AGA Thermopoint 80. Este termômetro opera numa faixa de temperatura entre - 30 e 1370°C, é equipado com filtro espectral, que reduz a interferência ocasionada pela radiação solar, pela variação da coloração dos substratos, pelo vapor da água na atmosfera. Usando-se o filtro, aumenta-se a precisão do instrumento e se reduz o erro ocasionado pela distância ao objeto focado.

4.2. RADIAÇÃO SOLAR

A densidade de radiação solar, em microEinsteins/s/m²/, foi avaliada com um monitor solar marca LI-COR, modelo LI 1776, e um sensor marca LI-COR, modelo LI 191SB Line Quantum. As leituras foram efetuadas, na floração, aos 46 dias da emergência, em 1987, e aos 41, 43, 46, 48 e 50, em 1988. Assim como para as leituras de resistência difusiva estomática, potencial da água na folha e temperatura do dossel, estas foram efetuadas continuamente, do amanhecer ao pôr do sol, exceto durante um período de aproximadamente uma hora, a partir das 12:00 horas, em 1987, e das 11:00 horas, em 1988.

4.3. DENSIDADE LINEAR RADICULAR

Visando determinar a distribuição do sistema radicular no solo, este foi avaliado no período da floração, de 20 em 20 cm, da superfície até 120 cm de profundidade, com o uso de trados com amostradores tipo haste, de 7,5 cm de diâmetro e 20 cm de comprimento. As amostras, formadas por três subamostras coletadas ao acaso nas subparcelas, após devidamente homogeneizadas, foram divididas em duas porções; uma descartada, visando a adequar o volume da amostra à condução da metodologia de avaliação, e outra dispersa em baldes com água. Pelo processo de suspensão/decação repetitivas, separaram-se todas as raízes da amostra de solo. A seguir, estas foram recuperadas do sobrenadante em peneiras de 0,25 mm, e as impurezas eliminadas, com o auxílio de pinças. Após

este processo, as raízes foram avaliadas quantitativamente pelo método de Newman (1966), para determinar o comprimento total das raízes na amostra de solo. Dividindo-se o comprimento radicular, em cm, pelo volume das amostras (três subamostras com 50% de descarte), em cm³, encontrou-se a densidade linear radicular em cm lineares de raízes/cm³ de solo, conforme Proffitt et al. (1985) e Taylor (1986).

A densidade linear radicular absoluta foi transformada em relativa, tomando-se como referência, em cada camada e cultivar, o tratamento irrigado. Este procedimento visa a isolar a variabilidade intraespecífica do efeito do estresse hídrico, da variabilidade global presente no sistema radicular.

4.4. EFICIÊNCIA RADICULAR

Visando quantificar a capacidade aproximada de absorção de água das raízes, determinou-se a eficiência radicular. Esta foi expressa em quantidade diária de água esgotada de uma determinada camada do solo por unidade de comprimento radicular presente nesta camada. Nesta avaliação considerou-se o esgotamento hídrico do solo durante 9 dias, entre 10 e 19/07/1988 e a densidade radicular como constante, durante o mesmo período.

A eficiência radicular foi determinada da superfície até 120 cm de profundidade, em dois tratamentos, estresse moderado e severo, para as três cultivares. Esta variável foi determinada apenas em 1988, pois, em 1987, os dados sugerem que o sistema radicular cresceu além dos 120 cm de profundidade, escapando

das camadas do solo em que as raízes e a umidade do solo foram monitoradas. Nesta camada do solo, em 1987, verificou-se uma densidade linear radicular média, entre as três cultivares sob estresse moderado e severo, de $0,38 \text{ cm/cm}^3$, enquanto, em 1988, a densidade radicular média nesta camada do solo era quase nula, $0,08 \text{ cm/cm}^3$, sugerindo que o sistema radicular ficou confinado quase totalmente acima desta camada.

Durante o período aplicaram-se valores médios de 9,2 e 0,5 mm de água, respectivamente, nos tratamentos, com estresse moderado e severo. Supôs-se que estas lâminas de água foram absorvidas pela camada superficial, de 0-20 cm. A aplicação de 27,4 mm de água no tratamento sem estresse hídrico impossibilitou o cálculo da eficiência radicular neste tratamento, pois não se pode assumir, como para os outros tratamentos hídricos, que esta lâmina de água foi absorvida pela camada superficial, ou prever a distribuição desta lâmina de água no perfil do solo.

4.5. ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR, PESO ESPECÍFICO FOLIAR, MATÉRIA SECA DA PARTE AÉREA, NÚMERO DE NÓS NA HASTE PRINCIPAL E NOS RAMOS SECUDÁRIOS.

Determinou-se, da maneira convencional, numa área de um m^2 , o índice de área foliar (IAF), o peso específico foliar e a matéria seca da parte aérea e, em 4 plantas por subparcela, o número de nós na haste principal e nos ramos. A área foliar foi determinada em um medidor de área foliar marca LI-COR, modelo LI 3000. As folhas foram secas em estufa Fanem, modelo 320-SE, com

circulação interna forçada de ar a 80°C, durante 48 horas e, logo após, pesadas em uma balança de precisão, marca Mettler, modelo P1210. De posse da área foliar e sua respectiva matéria seca, determinou-se o peso específico das folhas das três cultivares submetidas aos três níveis hídricos. O peso específico foliar foi expresso em mg da matéria seca foliar pela sua área em cm². O peso da matéria seca da parte aérea baseou-se no peso da matéria das folhas, das hastes e dos ramos secundários.

4.6. PRODUTIVIDADE E SEUS COMPONENTES

A produtividade, o número de vagens por planta e o peso de 100 sementes foram determinados na área útil de 5 m² das sub-parcelas, constituídas de cinco fileiras centrais de 2 m de comprimento.

5. ANÁLISE ESTATÍSTICA

Objetivando separar a variabilidade intraespecífica da ação do estresse hídrico da variabilidade global, das variáveis abaixo relacionadas, trabalhou-se com dados relativos, tendo como referência o tratamento irrigado. Usaram-se, nesta avaliação, o número de vagens/planta, o peso de 100 sementes, o índice de área foliar, o peso específico foliar, a matéria seca da parte aérea na floração, o número de nós na haste principal e o número de nós nos ramos secundários. Esta metodologia permite avaliar os mecanismos de resistência à seca nas cultivares, quando submeti-

das ao déficit hídrico e evita o confundimento exercido por outras características responsáveis pela variabilidade global das variáveis, tanto em ambiente sem estresse como em ambiente com estresse hídrico.

Cumprе salientar que, além da aplicação das análises de regressão e de variância e do teste de comparação de médias, estabeleceu-se um índice de comparação entre os tratamentos, por julgar bastante sugestivo neste tipo de estudo.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. POTENCIAL DA ÁGUA NA FOLHA

Durante o período de avaliações do potencial da água na folha, ocorreram dias com variações climáticas em termos de ventos e nebulosidade. Escolheu-se o 50º dia após a emergência, do ano de 1988, por apresentar características climáticas que propiciaram, mais facilmente, o estudo das respostas hídricas das plantas à variação diurna da radiação solar. O dia foi caracterizado por céu limpo, sem oscilações da radiação solar e apresentou baixa intensidade de vento ao longo das 12 horas das leituras hídricas das plantas.

O potencial da água, próximo ao equilíbrio solo-planta, ou seja, aquele após o amanhecer (Pot₇), foi superior no tratamento irrigado em relação ao tratamento com estresse, independentemente da cultivar (Tabela 3). O Pot₇ do tratamento irrigado manteve-se acima de -0,20 MPa, sugerindo que houve recuperação durante a noite. Mesmo ao entardecer, as cultivares já apresentavam potenciais da água próximos àqueles observados na manhã seguinte (Figura 2). Sob estresse moderado, ocorreu redução do Pot₇ em todas as cultivares, significando que o equilíbrio do potencial da água no sistema solo:planta ocorreu num determinado nível de estresse hídrico, descrito por potenciais da água mais baixos (Tabela 3). Nota-se, aqui, que o potencial da água ao entardecer distanciou bastante do Pot₇ (Figura 3). O potencial da água ao

entardecer foi de aproximadamente $-0,50$ MPa, não se constatando diferença entre as cultivares para este nível hídrico. Sob estresse severo, o Pot₇ das cultivares BAT 477 e Carioca manteve-se relativamente alto, sendo de $-0,30$ e $-0,36$ MPa. O Pot₇ da cultivar RAB 96 foi de $-0,51$ MPa, sugerindo que esta cultivar estava mais estressada do que as demais (Tabela 3). Houve um distanciamento muito grande entre os potenciais ao entardecer e ao amanhecer para todas as cultivares (Figura 4).

Tabela 3. Potencial da água mínimo (Pot_m), em MPa, e potencial da água de equilíbrio (Pot₇), em MPa, esse considerado às 7:00 horas, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos, irrigado (3), estresse moderado (2) e estresse severo (1).

	BAT 477			Carioca			RAB 96		
	3	2	1	3	2	1	3	2	1
Pot _m	-0,97	-1,01	-0,97	-0,89	-0,97	-0,95	-0,99	-1,10	-0,94
Pot ₇	-0,20	-0,31	-0,30	-0,13	-0,22	-0,36	-0,18	-0,25	-0,51

A Tabela 3 apresenta, ainda, os potenciais da água mínimos (Pot_m) atingidos durante o dia. Não houve diferenças marcantes dos Pot_m entre os níveis dentro de cada cultivar e destas nos níveis hídricos. O nivelamento de potenciais da água no feijoeiro era previsível, conforme experiência em outras culturas, apesar de o assunto ser controvertido na literatura. Lawn (1982a) afirma que o potencial da água na folha do *Vigna* spp praticamente não diferiu entre os tratamentos irrigado e com estresse hídrico, durante as horas de maior demanda atmosférica, porém, a diferença foi ampla ao amanhecer.

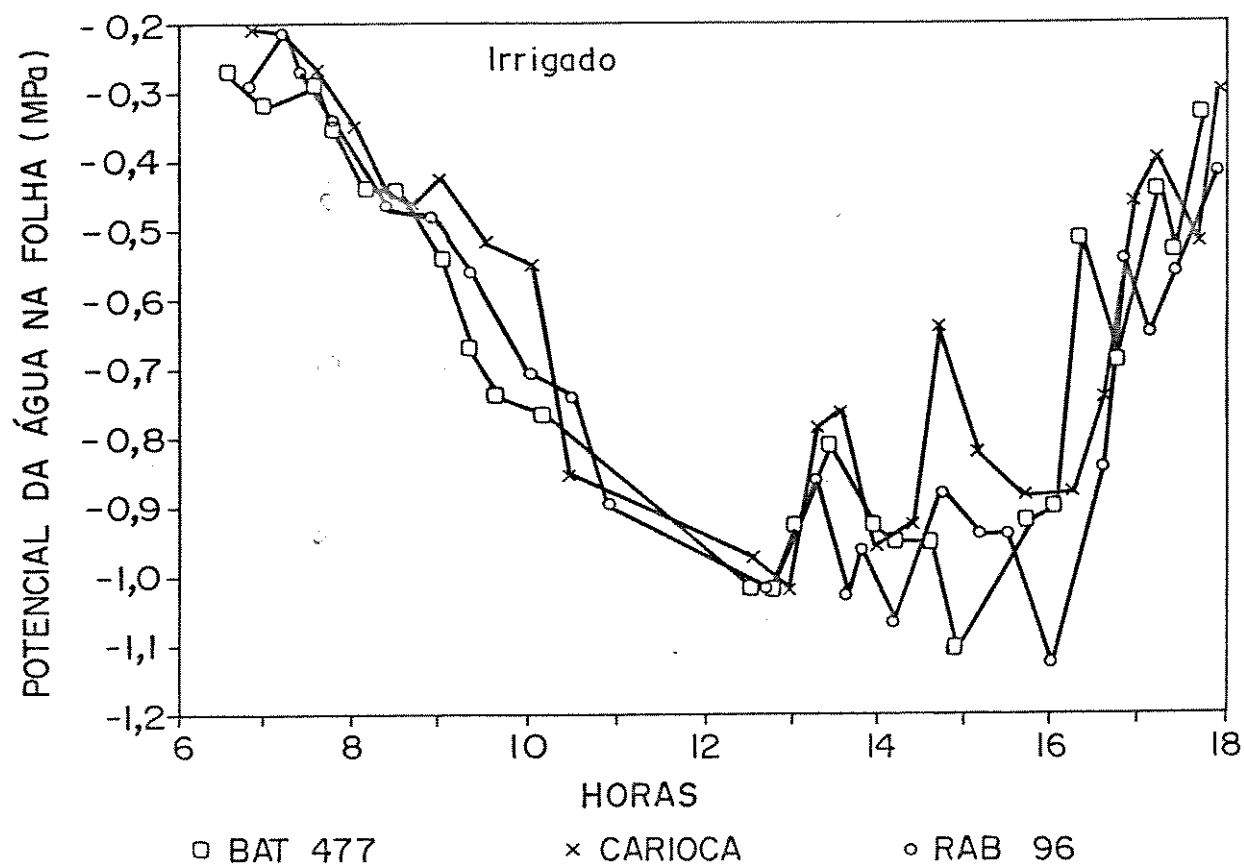


FIGURA 2: Potencial da água na folha, do amanhecer ao pôr do sol, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 irrigadas.

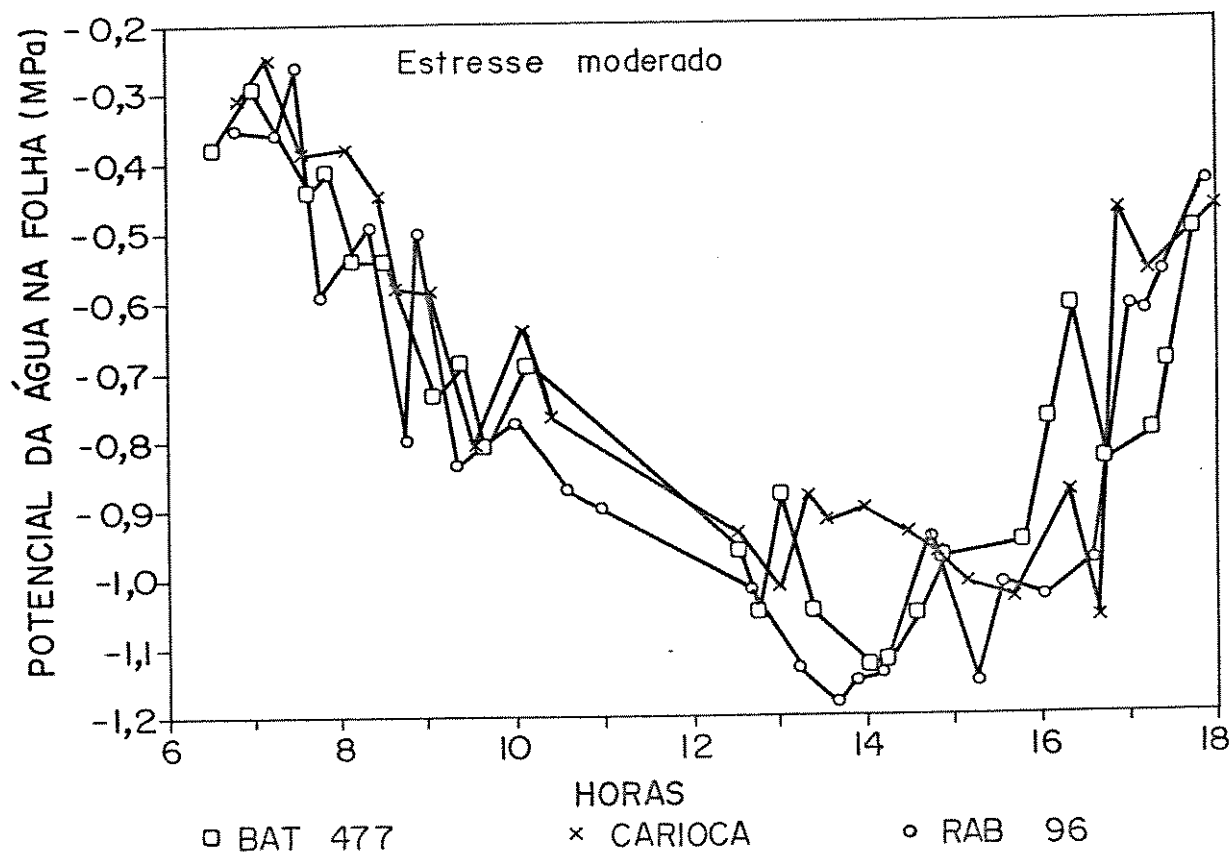


FIGURA 3. Potencial da água na folha, do amanhecer ao pôr do sol, das cultivares, BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.

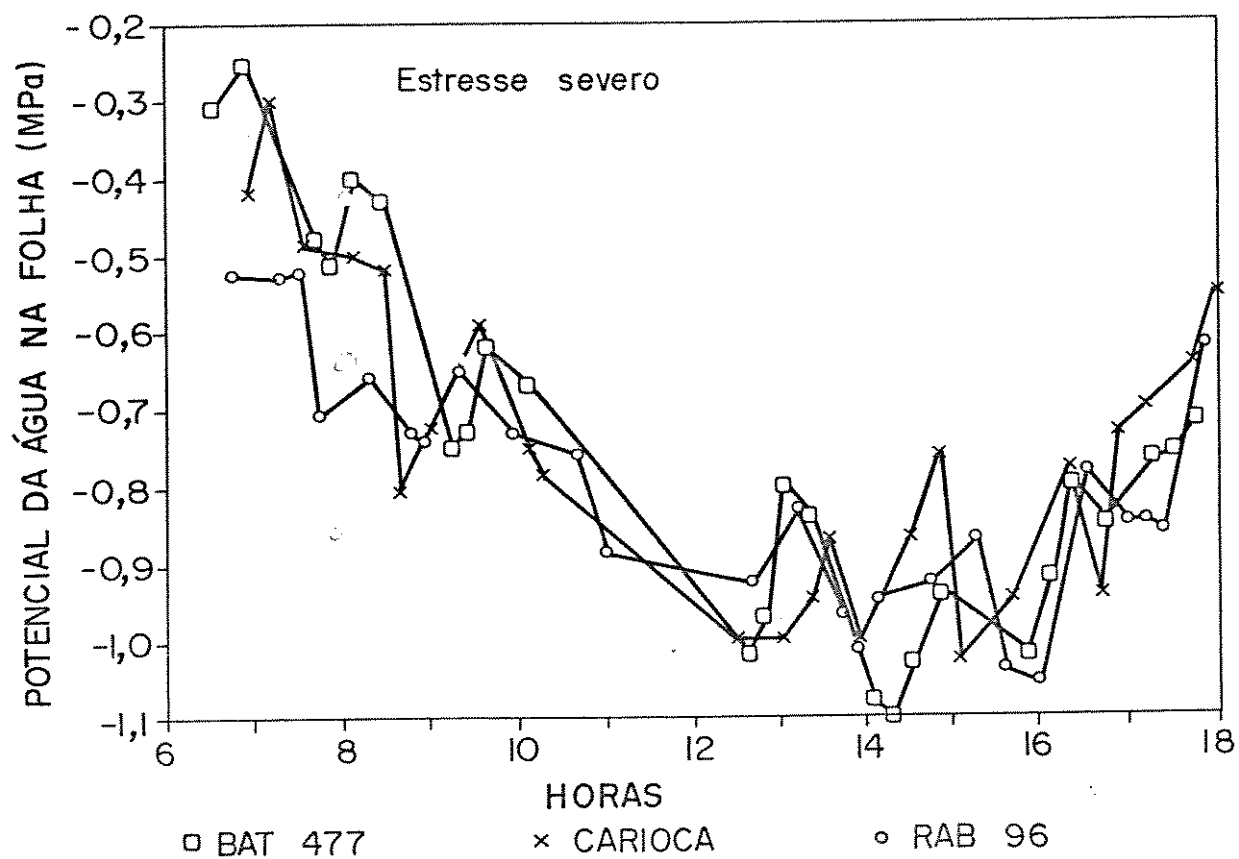


FIGURA 4. Potencial da água na folha, do amanhecer ao pôr do sol, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.

Blum (1974), Boyer et al. (1980), Brunini et al. (1981) e Chang et al. (1982) afirmam que existe variabilidade intraespecífica do potencial da água durante as horas com alta radiação solar. Esta variabilidade foi atribuída à sensibilidade estomática ou à profundidade diferenciada do sistema radicular, o que, também, foi constatado neste trabalho, juntamente com a variabilidade genética da eficiência radicular na absorção de água, que será discutido posteriormente.

Os dados de resistência difusiva estomática e de peso específico foliar, os quais serão discutidos posteriormente, sugerem que houve diferença entre as cultivares quanto ao estado hídrico, o qual não foi detectado através do potencial da água, durante um determinado período do dia (Figuras 2, 3, e 4), quando ocorreu, provavelmente, o ajuste osmótico, ocasionando maiores valores do conteúdo relativo de água, como observado por Wright et al. (1983b). Esta hipótese é fortalecida ao se constatar a não ocorrência de grandes diferenças dos potenciais da água entre os três tratamentos hídricos, os quais foram aplicados na fase inicial do ciclo da cultura, propiciando que a planta se adaptasse, ou seja, mecanismos de resistência à seca fossem acionados, o que dificilmente acontece quando são aplicados estresses hídricos repentinos.

A capacidade diferenciada de absorção de água pelas raízes, provavelmente, exerceu importância vital no equilíbrio hídrico das três cultivares estudadas, ao lado, naturalmente, do ajuste da área foliar e da resistência difusiva das folhas. A capacidade de absorção de água deve ter tido participação importan-

te na recuperação e manutenção de potenciais da água, principalmente após a queda instantânea da radiação solar, o que deve ter ocasionado, no fim de um determinado período, uma maior capacidade produtiva da planta, por propiciar melhor funcionamento do sistema fotossintético e translocação de carboidratos durante um período mais longo, no curso de vida da planta. Uma prova muito forte quanto à influência da absorção diferenciada no comportamento hídrico da planta é apresentada na Figura 5. Esta mostra o potencial da água na folha antes e após um período de baixa radiação solar verificada no 41º dia após a emergência no segundo experimento, conduzido, em 1988. Este período de baixa radiação solar ocorreu entre 13:00 e 14:00 horas, ocasionando a recuperação do potencial da água nas folhas. As cultivares BAT 477 e Carioca, sob estresse, recuperaram seu potencial da água para aproximadamente $-0,6$ MPa, e a RAB 96, para $-0,7$ MPa (Figuras 5b e 5c). Quando submetida ao tratamento irrigado, notou-se, também, recuperação diferenciada do potencial da água nas folhas, discriminando os materiais (Figura 5a). A recuperação do potencial da água nas cultivares BAT 477 e Carioca deve-se, provavelmente, à sua boa capacidade de absorção de água. Esta é determinada pela eficiência e densidade radicular, as quais serão discutidas posteriormente, como foi mencionado anteriormente. A cultivar RAB 96 apresentou baixa capacidade de recuperação do seu potencial da água, em todos os níveis hídricos, durante o período de baixa insolação, devido, provavelmente, às suas baixas densidade radicular relativa e eficiência radicular na absorção de água. Estas afirmativas são fortalecidas com as observações após o restabele-

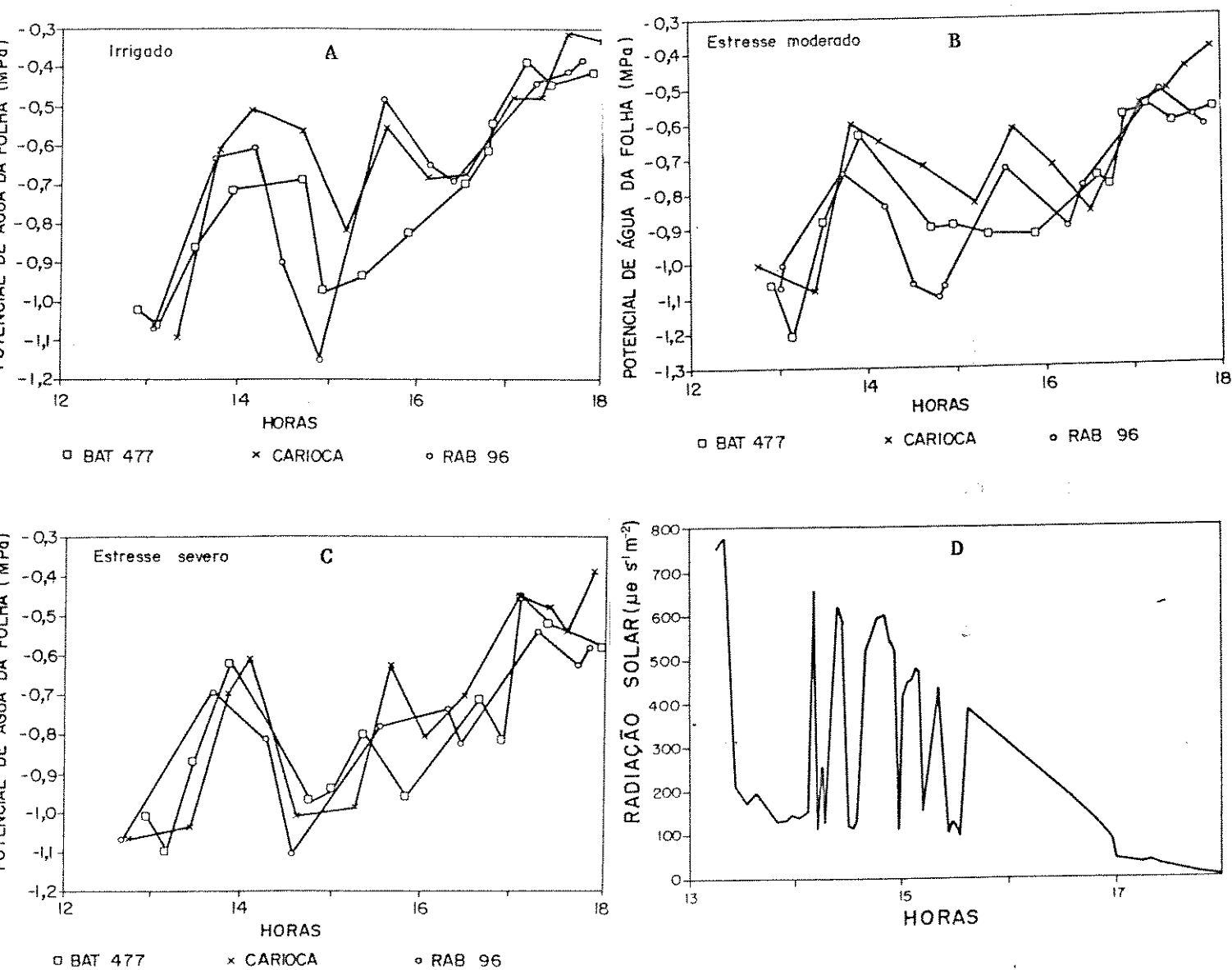


FIGURA 5. Potencial da água na folha, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal (A), estresse hídrico moderado (B) e severo (C), antes e após período de baixa radiação solar (D), verificado dia 41º após a emergência, em 1988.

cimento da alta radiação solar. As cultivares com melhor capacidade de absorção de água mantiveram potenciais da água altos, enquanto que a cultivar RAB 96 reduziu drasticamente seu potencial da água (Figura 5a e 5b). Sob estresse hídrico severo, a água armazenada no solo é altamente limitada e retida sob maior tensão. Neste caso, a força de retenção da água no solo praticamente superou a variabilidade genética quanto à capacidade de absorção de água da planta, resultando em potenciais da água na folha semelhantes entre as cultivares (Figura 5c).

2. RESISTÊNCIA DIFUSIVA ESTOMÁTICA

Escolheu-se o 50º dia após a emergência do experimento conduzido em 1988, para o estudo da resistência difusiva estomática, pelos mesmos motivos descritos anteriormente, quando discutido o comportamento do potencial da água na folha.

Decidiu-se discutir separadamente a resistência difusiva das faces superiores e inferiores, pois apresentaram diferentes sensibilidades à radiação solar. A face superior é mais sensível à radiação solar, como mostrado pelos coeficientes de regressão, talvez devido à exposição direta à mesma (Tabela 4). A velocidade de resposta da resistência difusiva à radiação, das cultivares BAT 477 e Carioca, diminuiu quando submetida ao estresse hídrico. O mesmo não ocorreu com a cultivar RAB 96; seus coeficientes de regressão, para os tratamentos irrigado e estresse severo expressaram semelhante velocidade de resposta. Esta velocidade de resposta aumentou nos tratamentos com estresse

hídrico, na face inferior da cultivar RAB 96, mantendo entre as cultivares BAT 477 e Carioca a mesma tendência descrita na face superior.

Tabela 4. Parâmetros da análise de regressão linear da resistência difusiva estomática (s/cm) em função da densidade de radiação solar (microEisnsteins/s/m²) das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.

(face superior)

Niv.hídricos	BAT 477			Carioca			RAB 96		
	a	b	r	a	b	r	a	b	r
Irrigado	12,01	-0,011378	-0,63	11,97	-0,011751	-0,83	13,90	-0,016000	-0,79
Est.moder.	10,55	-0,008017	-0,66	9,29	-0,007247	-0,74	12,07	-0,013549	-0,81
Est.severo	11,86	-0,009696	-0,77	11,75	-0,008385	-0,61	15,67	-0,016707	-0,78

(face inferior)

Niv.hídricos	BAT 477			Carioca			RAB 96		
	a	b	r	a	b	r	a	b	r
Irrigado	4,90	-0,003287	-0,98	5,66	-0,004645	-0,87	5,11	-0,003713	-0,87
Est.moder.	4,52	-0,001224	-0,37	5,60	-0,003740	-0,75	5,89	-0,005059	-0,82
Est.severo	5,79	-0,001613	-0,40	5,44	-0,001898	-0,52	6,84	-0,005449	-0,90

NOTA: Usaram 10 observações por nível hídrico, as quais representam a média de três subamostras nas cultivares BAT 477 e Carioca e 11 na cultivar RAB 96.

Os resultandos acima sugerem que a redução mais lenta da resistência difusiva estomática das cultivares BAT 477 e Carioca com o aumento da radiação solar, quando são submetidas a deficiência hídrica, significa também aumento mais lento da abertura estomática e, por conseguinte, menor perda de água. Este mecanismo equilibra a taxa de transpiração com a decrescente taxa

de absorção da água no solo, devido ao esgotamento hídrico crescente dos tratamentos com deficiência hídrica, evitando que a planta entre em colapso hídrico.

As Figuras 6, 7, 8, 9, 10 e 11 ilustram a variação do comportamento estomático das cultivares avaliadas ao longo do dia. Nota-se que a resistência difusiva da face superior da cultivar RAB 96, submetida ao estresse severo (Figura 8), manteve-se alta comparativamente às das outras cultivares, durante o transcorrer do dia, exceto durante as primeiras horas da manhã. As outras duas cultivares, BAT 477 e Carioca, mantiveram comportamento semelhante entre si. Quando submetidas ao estresse moderado (Figura 7), houve redução da resistência difusiva de todas as cultivares. A cultivar Carioca manteve resistência difusiva inferior à das demais cultivares, praticamente durante todo o período. A cultivar BAT 477, valores altos, e a cultivar RAB 96 manteve a tendência verificada sob estresse severo, ao apresentar baixa resistência estomática comparativamente as demais, durante as primeiras horas da manhã e, alta, durante o restante do dia, em relação à Carioca.

Os dados sugerem que a cultivar Carioca manteve alta taxa de transpiração por unidade de área foliar apical, quando submetida a estresse hídrico, ou mesmo quando em boas condições hídricas, como verificado pela sua baixa resistência difusiva estomática (Figura 6). A cultivar BAT 477, sob estresse moderado, manteve alta resistência difusiva durante quase todo o período, mesmo quando comparada com a cultivar RAB 96. É provável que este seja um mecanismo de resistência à seca acionado na BAT 477, para

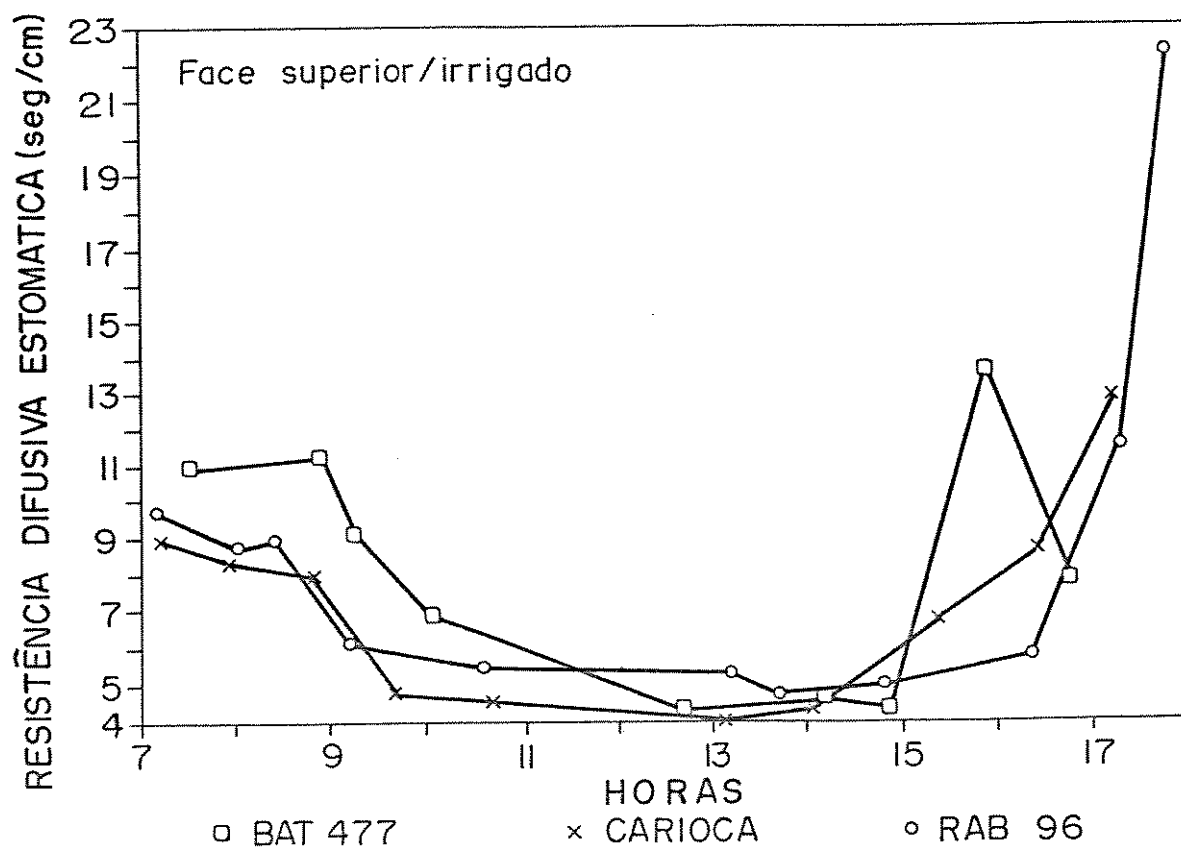


FIGURA 6. Resistência difusiva estomática da face superior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 irrigadas.

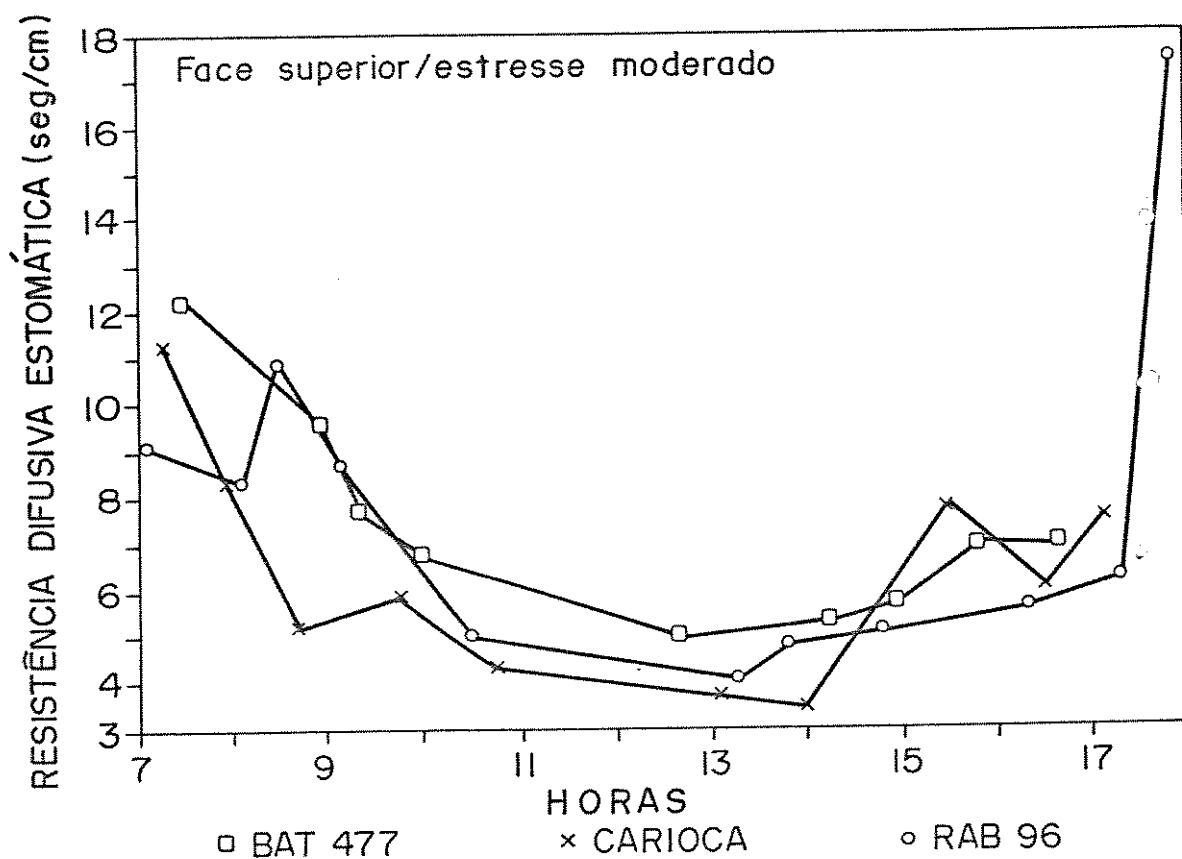


FIGURA 7. Resistência difusiva estomática da face superior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.

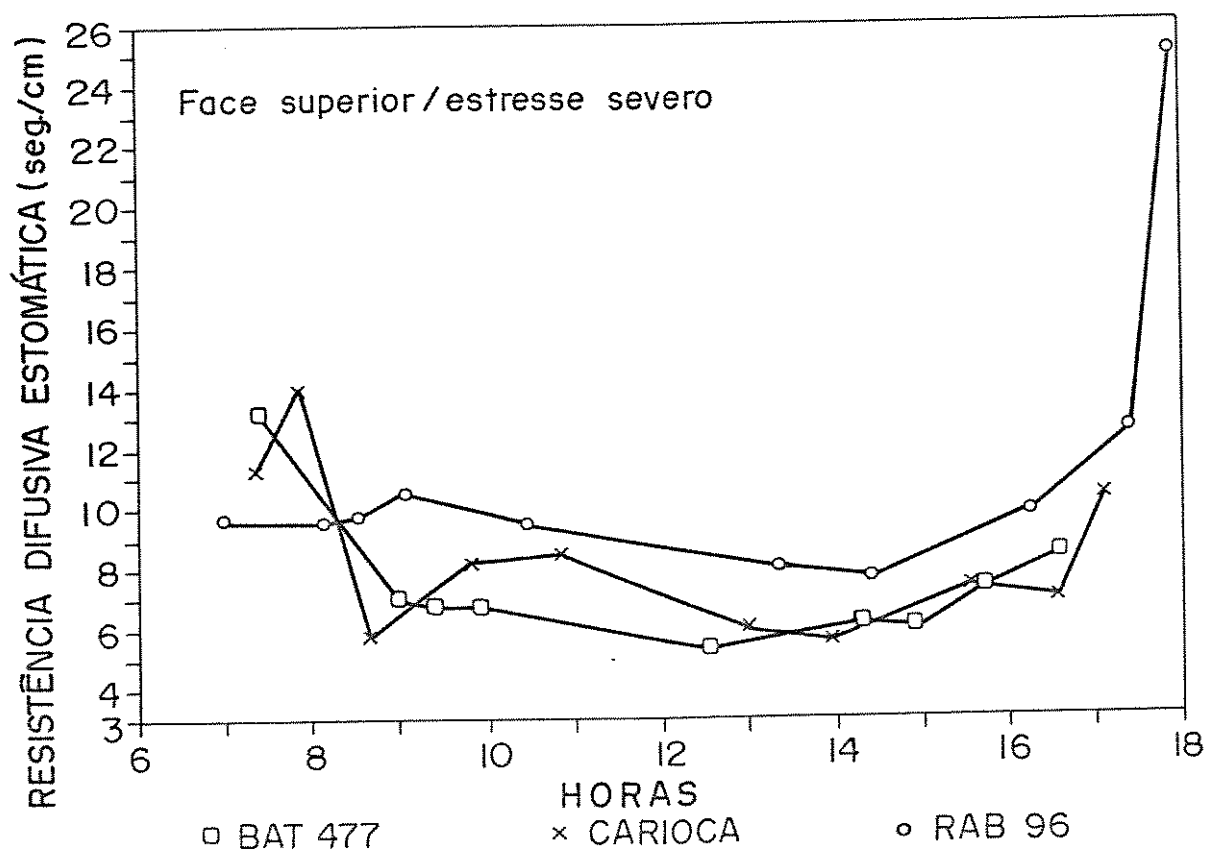


FIGURA 8. Resistência difusiva estomática da face superior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares, BAT 477, Carioca e RAB 96, submetidas ao estresse hídrico severo.

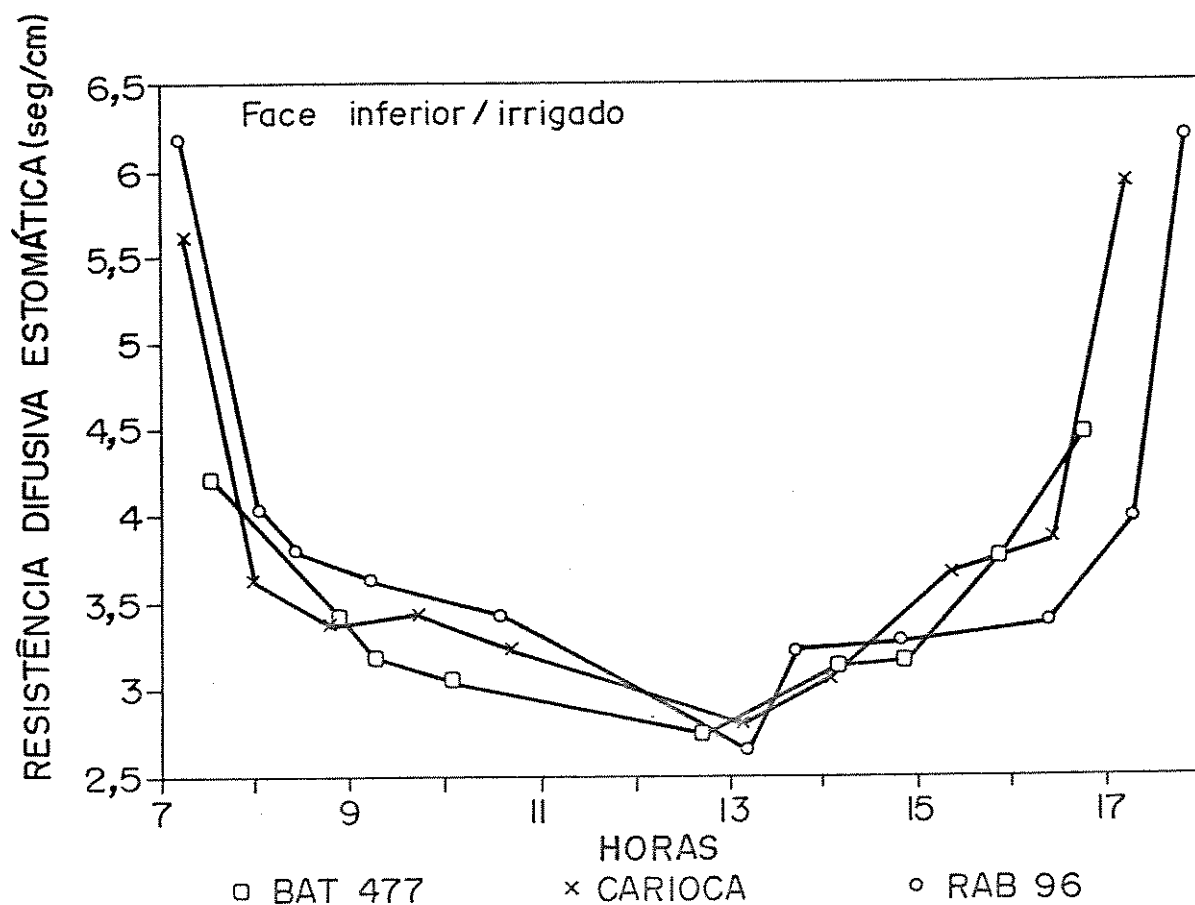


FIGURA 9. Resistência difusiva estomática da face inferior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 irrigadas.

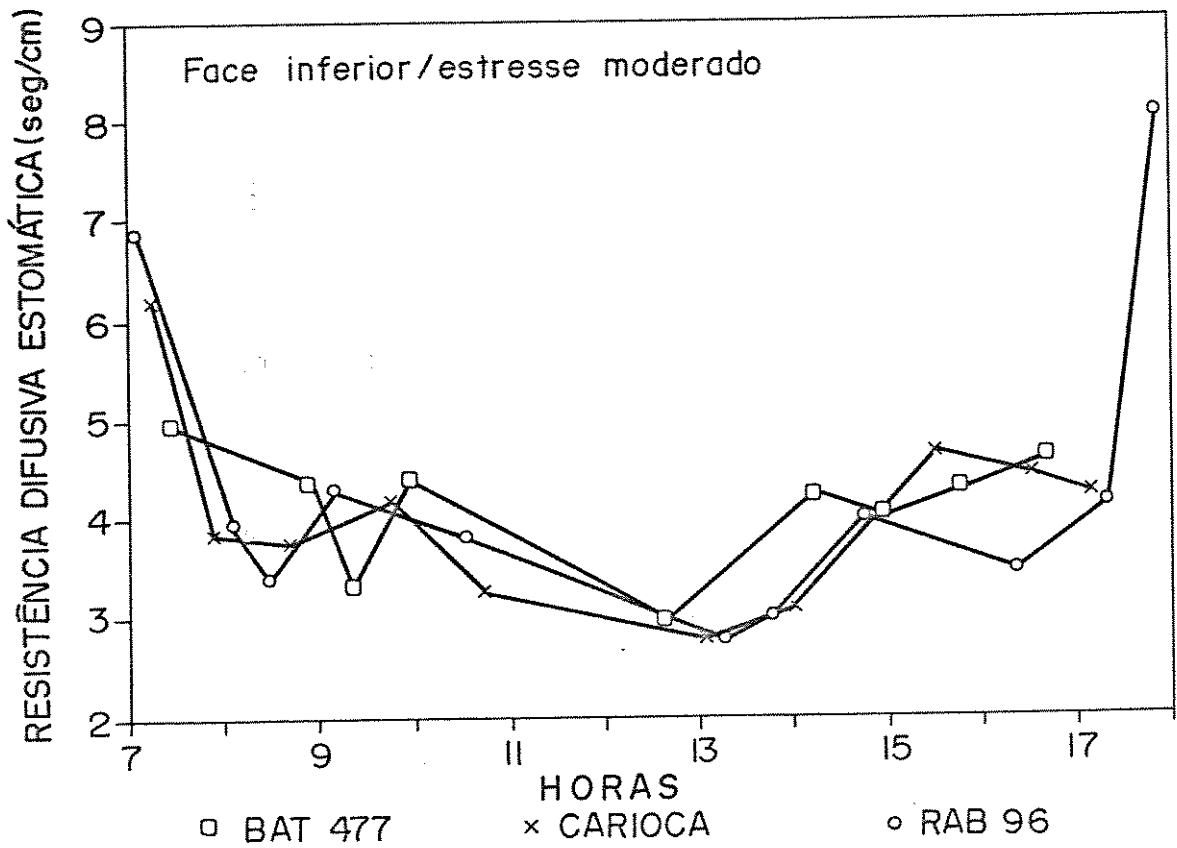


FIGURA 10. Resistência difusiva estomática da face inferior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.

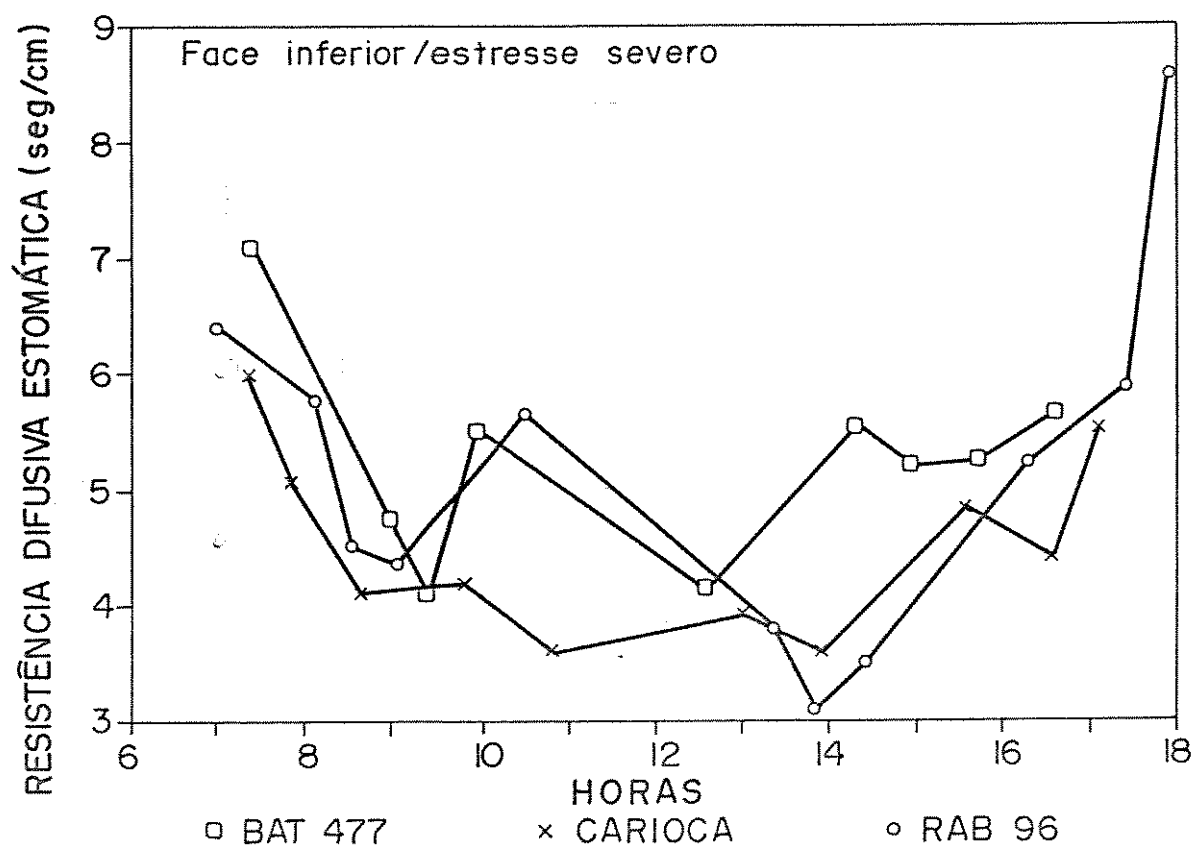


FIGURA 11. Resistência difusiva estomática da face inferior, entre 7:00 e 18:00, das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.

conter a transpiração.

Relativo à resistência difusiva da face inferior (Figuras 9, 10 e 11), verificou-se o esperado, ou seja, menores resistências difusivas pela ocorrência de uma maior densidade estomática na face inferior (Silva e Guimarães 1990). Não se verificou tendência que pudesse discriminar as cultivares, apesar de que, sob estresse severo, a cultivar Carioca tenha mantido resistência difusiva inferior às das demais cultivares durante quase o dia todo.

A literatura mostra que o milho híbrido 3165, mais resistente à seca, manteve resistência difusiva menor, durante períodos de deficiência hídrica, devido o sistema radicular mais profundo (Lorens et al. 1987). Blum (1974) também mostrou ampla variabilidade na resistência difusiva estomática entre genótipos de sorgo, quando submetidos a déficit hídrico, sob condições de campo.

Brunini et al. (1981, 1983, 1984) também verificaram variabilidade intraespecífica da resistência difusiva em milho. Observaram que as variedades Latente e principalmente o Maia Latente possuem um mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos mais eficiente que as variedades normais. Segundo os autores, este fato indica que a referida variedade possui maior resistência à seca, pois restringe, com muito mais facilidade, o processo de difusão de vapor através dos estômatos, quando as condições ambientais não lhe são favoráveis, do que as variedades normais.

3. TEMPERATURA DO DOSSEL

A temperatura do dossel foi estudada no 50º dia após a emergência do experimento conduzido em 1988, pelos motivos descritos anteriormente, quando discutido o potencial da água na folha.

Constatou-se, pela análise de regressão linear, que as plantas respondem ao aumento da radiação solar, como verificado pelos coeficientes de regressão apresentados na Tabela 5. Constatou-se, também, que a sensibilidade das plantas à radiação solar aumentou do tratamento irrigado ao estresse severo (Tabela 5). As plantas irrigadas adequadamente tiveram aumento moderado da temperatura pela maior perda de energia térmica ocorrida com a transpiração. As plantas submetidas ao estresse hídrico, seja ele moderado ou severo, têm sua transpiração reduzida e, conseqüentemente, aumentada a temperatura pela menor perda de energia térmica. A diferença de sensibilidade apresentada pelas plantas nos diferentes níveis hídricos resultou em temperaturas máximas diferentes. As temperaturas máximas dos níveis hídricos, irrigado, com estresse moderado e severo foi, respectivamente, de aproximadamente 22, 23 e 25°C (Tabela 6).

A variação da temperatura não apresentou qualquer tendência que pudesse discriminar as cultivares.

Tabela 5. Parâmetros da análise de regressão linear da temperatura do dossel ($^{\circ}\text{C}$) em função da densidade de radiação solar (microEinsteins/s/m²) das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.

Níveis hídricos	BAT 477			Carioca			RAB 96		
	a	b	r	a	b	r	a	b	r
Irigado	9,98	0,018463	0,90	10,00	0,018074	0,90	10,10	0,017825	0,91
Est.Moderado	10,50	0,019503	0,89	10,43	0,019509	0,88	10,64	0,019012	0,88
Est.severo	11,23	0,021764	0,88	11,03	0,021485	0,89	10,92	0,021647	0,89

NOTA: Usou-se 208 observações por nível hídrico e por cultivar.

Tabela 6. Temperaturas máximas do dossel ($^{\circ}\text{C}$) e horário (horas: minutos) de ocorrência destas apresentadas pelas cultivares. BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado, estresse moderado e estresse severo.

Níveis hídricos	BAT 477		Carioca		RAB 96	
	T. máxima	hor.	T. máxima	hor.	T. máxima	Hor.
Irigado	21,95	12:54	21,79	12:55	21,60	12:51
Est.moderado	23,14	12:55	23,07	12:56	22,97	12:59
Est.severo	25,40	13:01	24,99	12:59	25,02	12:59

4. DENSIDADE LINEAR RADICULAR

Os dados médios dos dois experimentos conduzidos em 1987 e 1988 são apresentados na Tabela 7, os quais mostram que há redução do sistema radicular com a intensificação do estresse hídrico, independente da cultivar, o que confirma as observações de Mayake et al. (1976), Logsdon et al. (1987) e Newell & Wilhelm (1987).

Tabela 7. Densidade linear radicular média (1987 e 1988), em cm/cm³, da superfície até 120 cm de profundidade das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96, nos três níveis hídricos: irrigado (3), estresse moderado (2) e estresse severo (1).

Prof (cm)	BAT 477			Carioca			RAB 96		
	3	2	1	3	2	1	3	2	1
0-20	2,94a	1,89b	1,75b	3,59a	2,33b	1,50c	3,05a	2,62b	2,03c
20-40	1,05a	0,87a	0,73b	0,94a	0,83ab	0,65b	1,26a	0,88b	0,60c
40-60	0,74a	0,52b	0,43b	0,78a	0,37b	0,35b	1,02a	0,48b	0,31b
60-80	0,58a	0,37b	0,30b	0,64a	0,35b	0,30b	0,73a	0,39b	0,28b
80-100	0,38a	0,20a	0,28a	0,41a	0,35a	0,24a	0,44a	0,31a	0,27a
100-120	0,26a	0,21a	0,22a	0,27a	0,29a	0,21a	0,39a	0,23a	0,21a

Médias dentro de cada cultivar, comparadas na horizontal, seguidas de mesma letra, não diferiram significativamente entre si, pelo teste de Tukey, a nível de 5% de probabilidade.

Verificou-se que há variabilidade entre as cultivares na distribuição vertical do sistema radicular (Figuras 12, 13 e 14). As cultivares BAT 477 e Carioca caracterizam-se por apresentarem menor densidade radicular relativa na camada superficial de 0-20 cm de profundidade, quando submetida ao estresse hídrico. No entanto, ocorre aumento da densidade relativa de 20-40 cm, havendo reduções nas camadas subsequentes, registrando, novamente, alta densidade relativa nas camadas profundas. Vale mencionar que a cultivar Carioca apresentou, destacadamente, alta densidade radicular relativa nas camadas mais profundas, de 80-100 e 100-120 cm, quando submetida ao estresse moderado (Figura 13), característica também observada por Sharp & Davies (1982) para a cultura do milho. A cultivar BAT 477 destaca-se da Carioca por apresentar maiores densidades radiculares relativa em todas as camadas, quando submetidas ao estresse severo (Figura 12). A cultivar RAB

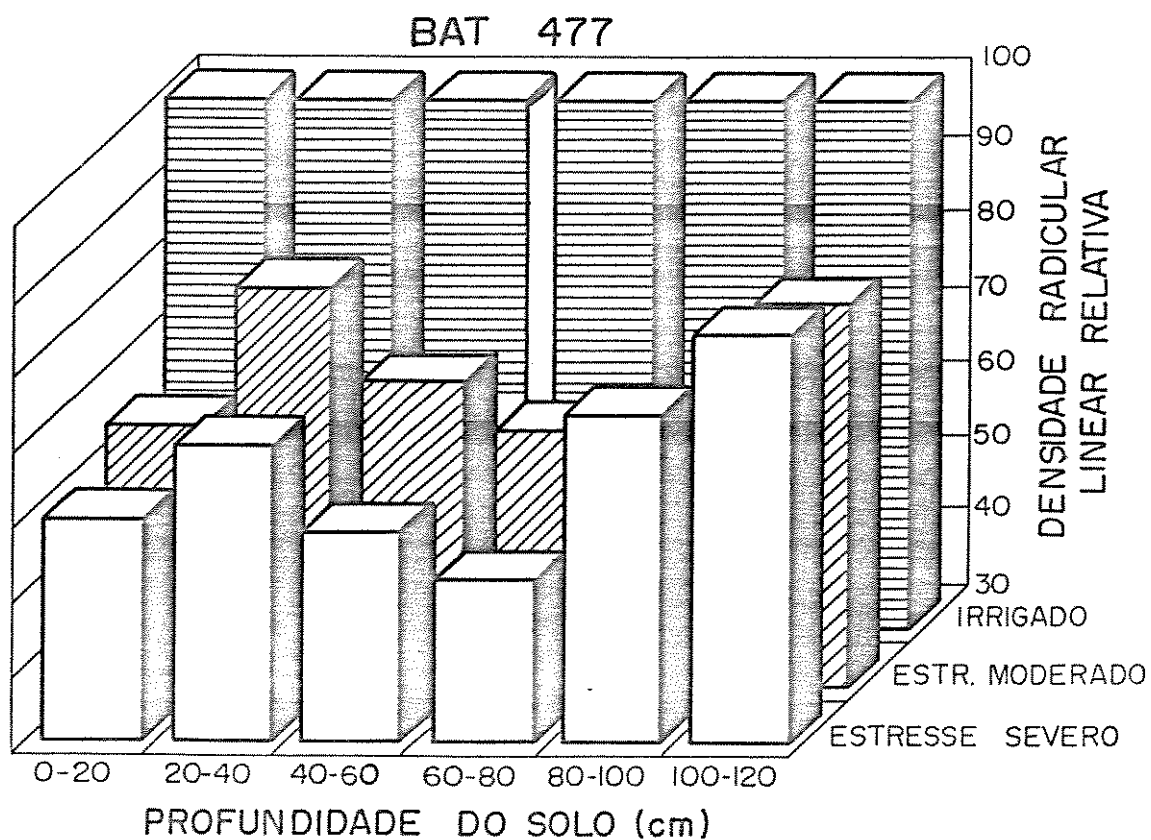


FIGURA 12. Densidade radicular linear relativa da cultivar BAT 477 submetida a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

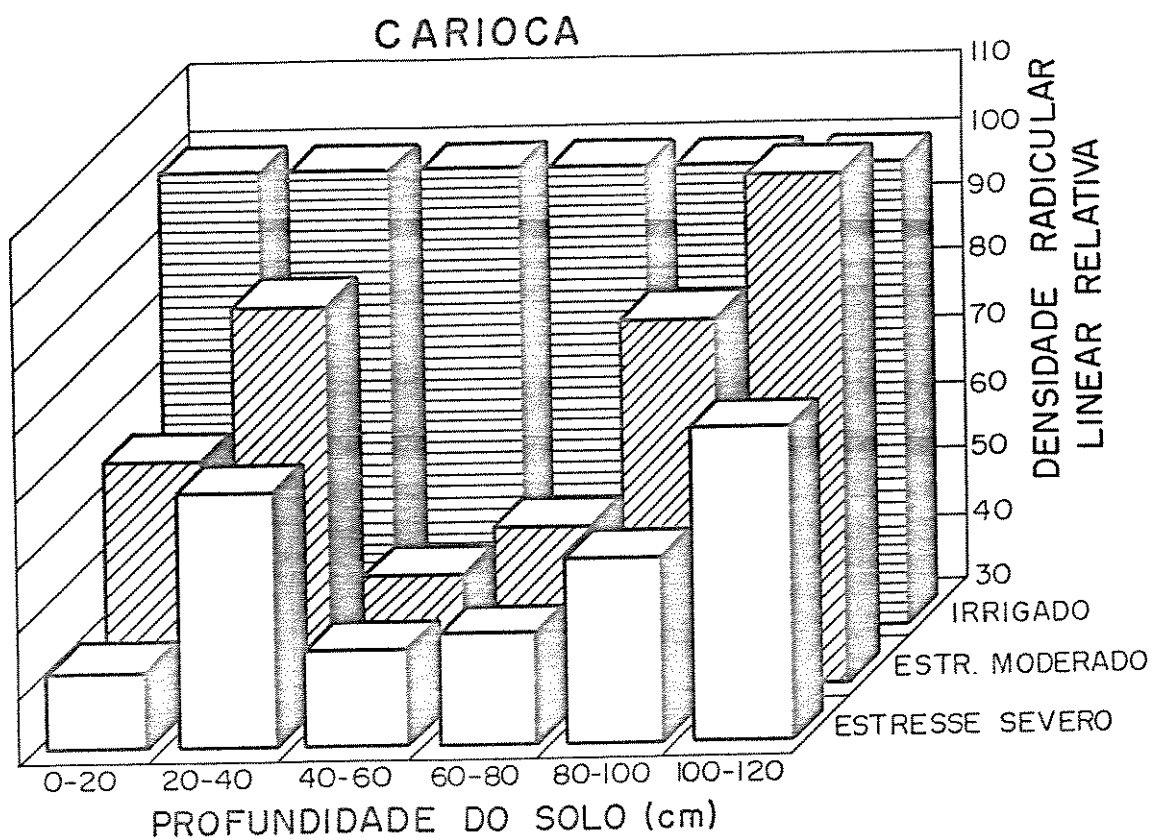


FIGURA 13. Densidade radicular linear relativa da cultivar Carioca submetida a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

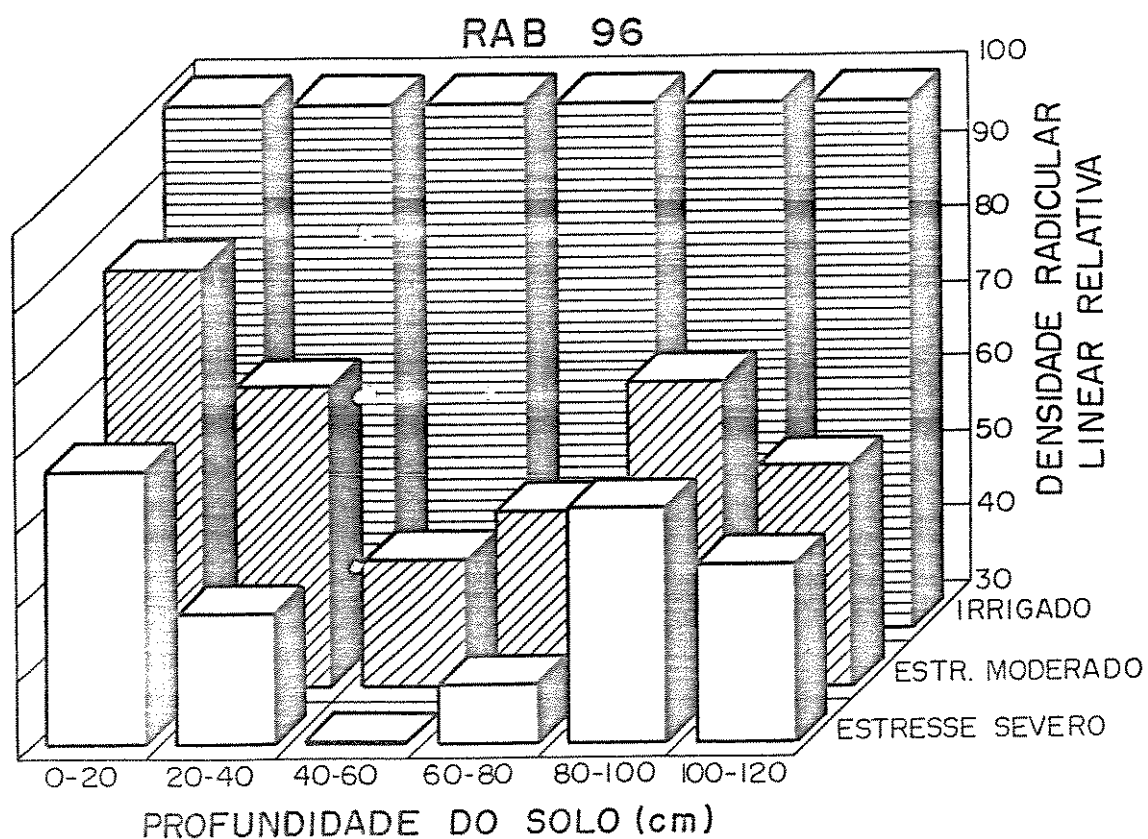


FIGURA 14. Densidade radicular linear relativa da cultivar RAB 96 submetida a diversas lâminas de irrigação que proporcionaram três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

96 mantém alta densidade radicular relativa na camada superficial, local com menor disponibilidade de água, gerando gasto desnecessário de carboidrato, em detrimento das camadas mais profundas com densidades radiculares relativas mais baixas, porém, com maior disponibilidade de água (Figura 14). Este crescimento excessivo do sistema radicular pode ter cooperado com a redução da produtividade, pois os carboidratos direcionados para o sistema radicular não é disponível ao crescimento da área foliar, fruto e sementes (Schulze et al. 1983).

Variabilidade genética intraespecífica do crescimento radicular e o aproveitamento de água são citados na literatura desde a década de 70, como apresentado por Hurd (1974), para trigo, e Blum (1974), para sorgo. Mais recentemente tem sido explorada a variabilidade de resistência ao fluxo da água nas raízes como método de escalonamento do uso da água armazenada no solo, ou seja, limitação ao uso no período vegetativo para a maior disponibilidade no período reprodutivo (Richards & Passioura, 1981ab e Wright & Smith, 1983).

É provável que a densidade radicular superficial assuma maior importância na recuperação do potencial da água na planta, sob condições hídricas normais no solo, durante os períodos de quedas de radiação solar (Figura 5a e Tabela 7). É provável, também, que a eficiência radicular assuma maior importância quando se trata de deficiência hídrica no solo, pois aquela é maior nas raízes profundas (Figuras 15 e 16), justamente onde se localiza a maior quantidade de água disponível nos solos com déficit hídrico.

5. EFICIÊNCIA RADICULAR NA ABSORÇÃO DE ÁGUA

A eficiência radicular na absorção de água aumenta com a profundidade do solo, independentemente da deficiência hídrica moderada ou severa, ou das cultivares estudadas (Figuras 15 e 16), devido, provavelmente, à maior concentração de raízes novas nas camadas mais úmidas e profundas (Stone et al. 1976), pois a eficiência na absorção de água se reduz com a idade das raízes (Taylor & Klepper 1974). A absorção de água que ocorre através das raízes velhas é um processo vagaroso, mesmo em boas condições hídricas do solo, devido a redução da condutividade hidráulica do sistema raízes-parte aérea, com a idade da planta (Jung & Taylor 1984). Follett et al. (1974) sugerem que a área superficial e talvez a atividade fisiológica possa ser relativamente alta nas camadas mais profundas, onde a quantidade de raízes é menor. Reicosky et al. (1972); Stone et al. (1976) e Taylor & Klepper (1973) indicam que uma pequena quantidade de raízes profundas pode ser responsável pela maior parte da água absorvida. Os resultados apresentados diferem da afirmativa de Blum et al. (1977), em sua revisão, ao citar que a zona de maior atividade concentra-se nos 30 cm superficiais e que é reduzida abaixo desta camada. Talvez esta afirmativa não seja válida para a atividade hídrica do sistema radicular.

As figuras 15 e 16 mostraram que existe variabilidade genética para este parâmetro. A eficiência radicular na absorção de água foi mais elevada nas cultivares BAT 477 e Carioca que na RAB 96, independentemente do estresse hídrico. Houve tendência de

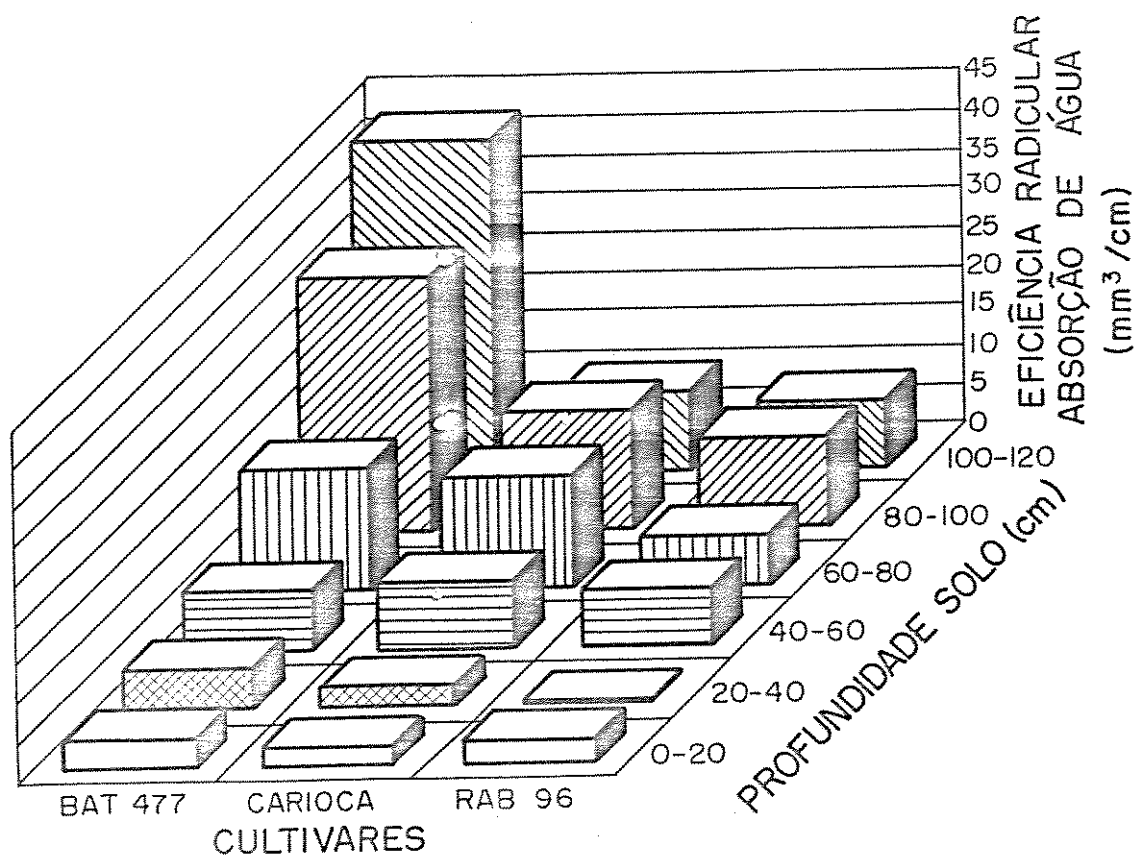


FIGURA 15. Eficiência radicular na absorção de água das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico moderado.

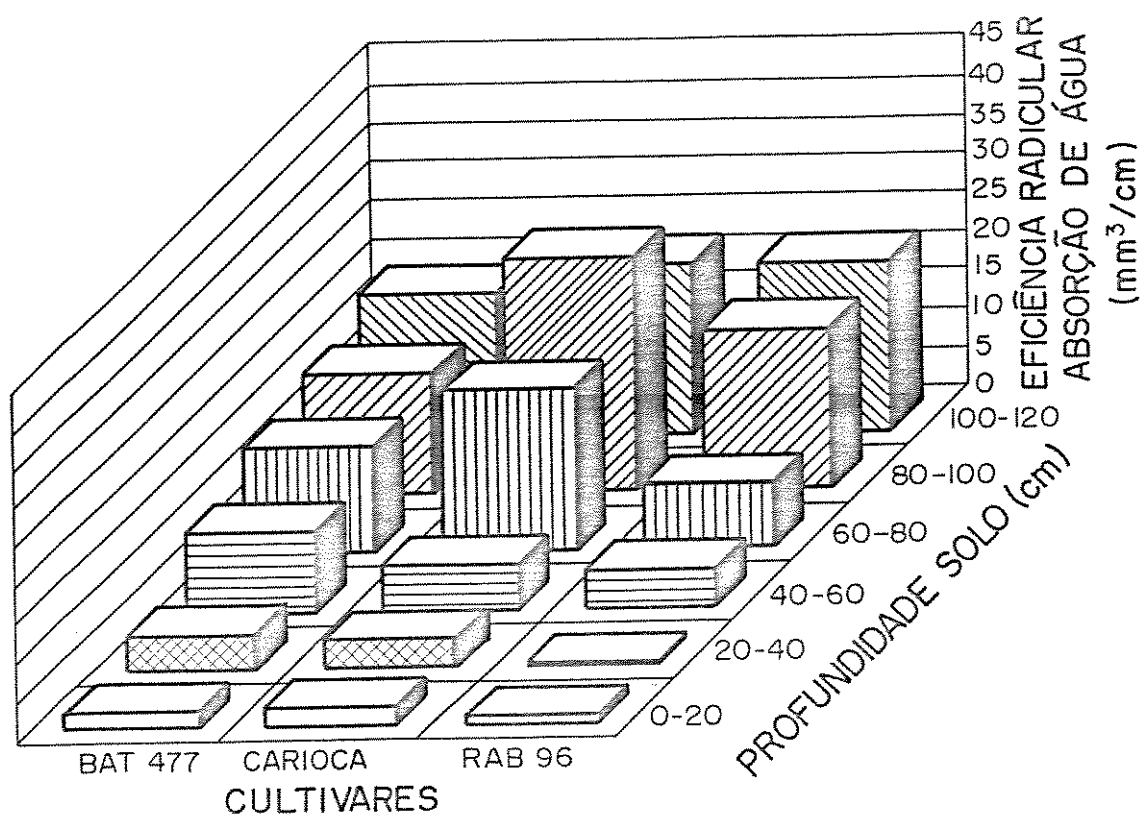


FIGURA 16. Eficiência radicular na absorção de água das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas ao estresse hídrico severo.

a cultivar Carioca apresentar valores mais altos nas camadas mais profundas, 60-80 e 80-100 cm de profundidade em condições de estresse severo, enquanto que a BAT 477 valores mais altos nas camadas de médias profundidades, 20-40 e 40-60 cm. A cultivar RAB 96, sob este mesmo nível de estresse hídrico, apresentou eficiência radicular média de 0,76 mm³/cm/dia na camada de 0-40 cm de profundidade, onde se concentram 71% do seu sistema radicular (Tabela 7). As cultivares BAT 477 e Carioca apresentaram eficiência radicular média de 3,32 e 3,06 mm³/cm/dia na camada de 0-40 cm de profundidade onde concentram-se, respectivamente, 67 e 66% dos seus sistemas radiculares. Houve tendência de a eficiência média radicular da camada de 0-40 cm, a mais esgotada hidricamente pela maior concentração radicular, ser menor no tratamento com estresse hídrico severo do que naquele com estresse hídrico moderado, exceto para a cultivar Carioca, que apresentou eficiências radiculares muito semelhantes. A cultivar BAT 477 apresentou eficiência radicular de 3,32 e 4,57 mm³/cm/dia, e a cultivar RAB 96, de 0,76 e 1,90 mm³/cm/dia, respectivamente, para os tratamentos com estresse hídrico severo e moderado, enquanto a cultivar Carioca apresentou, para os mesmos tratamentos, eficiência radicular de 3,06 e 2,53 mm³/cm/dia. Sob estresse moderado, a eficiência radicular também manteve-se mais elevada nas cultivares BAT 477 e Carioca, especialmente, no caso da primeira, nas camadas mais profundas do solo. Esta diferença, em favor da BAT 477, teve início a partir da camada superficial culminando com uma diferença de 409%, em relação à RAB 96, e de 316%, em relação à Carioca, na camada de 100-120 cm de profundidade.

Os dados apresentados acima são coerentes com a literatura. Stone et al. (1976) encontraram que a eficiência da absorção de água decresceu com o potencial da água no solo. Allmaras et al. (1975) observaram que a condutividade das raízes de soja decresceu com potencial da água no solo. A eficiência radicular é reduzida, também, com a suberização das raízes e a redução dos pelos absorventes, devido à ação do estresse hídrico. Os dados, porém, divergem parcialmente dos apresentados por Reicosky et al. (1972). Estes autores observaram que a eficiência radicular na absorção de água foi muito variável com a profundidade radicular e com o número de dias após o plantio. Verificaram-se valores de $0,4 \text{ mm}^3/\text{cm}/\text{dia}$ na camada de 0-10 cm de profundidade e de $23 \text{ mm}^3/\text{cm}/\text{dia}$ na de 80-90 cm de profundidade. No entanto, o alto valor, $430 \text{ mm}^3/\text{cm}/\text{dia}$, observado na camada 50-60 cm de profundidade, aos 59 dias após o plantio, caiu para $9,7 \text{ mm}^3/\text{cm}/\text{dia}$, aos 73 dias após o plantio. Os dados apresentados nas Figuras 15 e 16 apresentam variação mais coerentes com a profundidade do solo.

Reicosky et al. (1972) sugerem que a redução da eficiência radicular na absorção da água nas camadas superficiais e mais secas relaciona-se com a condutividade hidráulica do solo e não com as raízes. Esta observação pode ser verdadeira, porém, apenas nas camadas onde o déficit hídrico limite a expressão da variabilidade genética para esta característica. Por outro lado, é exatamente o déficit hídrico que inibe o desenvolvimento das raízes nodais do trigo, aumentando a resistência do sistema radicular, tornando-o capaz de escalonar o uso da água disponível no

solo, durante o ciclo da cultura (Richards & Passioura 1981a). As camadas abaixo de 20 cm de profundidade certamente não apresentaram déficit hídrico extremos e, por conseguinte, permitiram a manifestação mais evidente da variabilidade genética para esta característica (Figuras 15 e 16). Reicosky et al. (1972) relatam em seu trabalho que, na região de máxima absorção, foi difícil fazer distinção entre os efeitos da falta disponibilidade de água, idade radicular e resistência radicular, contudo, sugerem que alta taxa de absorção por unidade de comprimento das raízes deve-se à baixa resistência radicular nesta região. Esta afirmativa é confirmada por Richards & Passioura (1981a) e Hernandez & Orioli (1985) ao afirmar que a permeabilidade das raízes do trigo e do girassol diferiu entre genótipos.

Os dados sugerem que as plantas com alto grau de resistência à seca possuam profundo e eficiente sistema radicular, o qual pode ser definido, segundo Berengena et al. (1985) pelo volume de solo explorado pelas raízes, pela distribuição e densidade das raízes por zonas do perfil do solo, pela resistência radicular radial e axial ao fluxo de água e pela resistência ao fluxo hídrico no xilema do caule.

6. ÁREA FOLIAR

As cultivares estudadas apresentaram seus índices de área foliar (IAF) na floração afetados significativamente pelos níveis de estresse hídrico (Figura 17). Resultados semelhantes foram observados por Resende et al. (1981) e Stone (1988) para

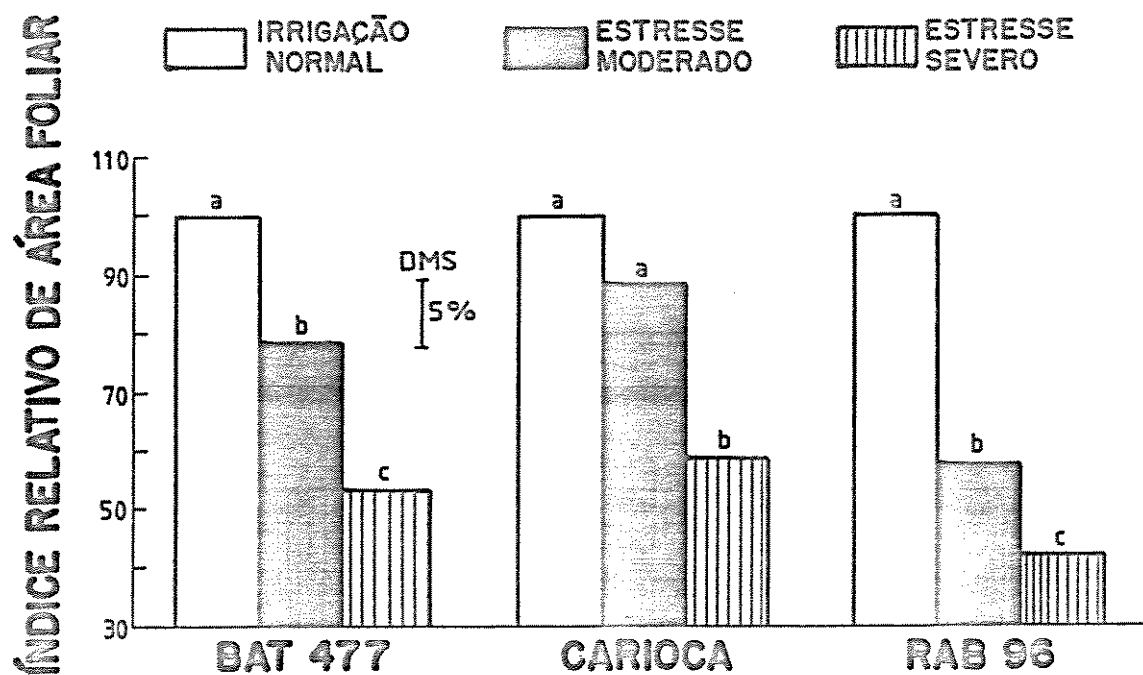


FIGURA 17. Índice relativo de área foliar das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

esta mesma cultura.

Observou-se, também, que as cultivares diferiram significativamente entre si, quanto a este parâmetro, quando submetidas aos diversos tratamentos hídricos. A cultivar RAB 96 apresentou o mais alto IAF, sob boas condições hídricas, no entanto, foi a mais afetada pela deficiência hídrica. Verificaram-se 42,5 e 58,0% de redução do IAF desta cultivar pelo estresse hídrico moderado e severo, respectivamente, enquanto que nas outras cultivares as reduções foram menores: a cultivar BAT 477, teve seu IAF reduzido de 21,4 e 46,8%, respectivamente, pelos estresses hídricos moderado e severo. A cultivar Carioca apresentou o menor IAF sob boas condições, no entanto, sofreu as menores reduções da área foliar com a incidência do estresse hídrico. Esta cultivar apresentou IAF sob estresse moderado, reduzido de 11,6% em relação ao tratamento irrigado. Sob estresse severo apresentou redução de 41,5% (Figura 17).

Resultados semelhantes foram observados por Bascur et al. (1985a), ao afirmarem que a cultivar de feijoeiro mais resistente à seca, Negro Argel, apresentou maior manutenção da área foliar sob déficit hídrico, resultando em maior peso da matéria seca e produtividade. Boyer (1983) sugere que o melhoramento do desempenho de cultivares para as condições de seca deve ser, pelo menos em parte, baseado na manutenção do IAF, o que discorda de Fischer & Kohn (1966) ao afirmarem que a redução do IAF após a floração determina aumento da produtividade, constituindo-se num mecanismo de resistência à seca ao controlar a perda de água e ocasionar o retardamento do estabelecimento do

déficit hídrico.

Baseando-se nas considerações acima, parece coerente afirmar que o tipo de estresse hídrico imposto permitiu que este mecanismo fosse acionado em todas as cultivares, porém, o foi mais severamente na cultivar RAB 96 (Figura 17), resultando, naturalmente, na redução da área fotossintética ativa e, por conseguinte, na produtividade de grãos e da matéria seca da parte aérea, como serão discutidos posteriormente.

7. PESO ESPECÍFICO FOLIAR

As cultivares estudadas apresentaram seus pesos específicos foliares na floração, afetados significativamente pelos níveis de estresse hídrico (Figura 18). Observou-se, também, que as cultivares diferiram significativamente entre si, quanto a este parâmetro, quando submetidas aos diversos tratamentos hídricos.

O estresse moderado ocasionou 32,1% de aumento no peso específico foliar da cultivar RAB 96, contra 12,8 e 1,0%, respectivamente, das cultivares BAT 477 e Carioca. O estresse severo ocasionou 38,6% de aumento naquela cultivar, enquanto que, nas cultivares BAT 477 e Carioca, foi de 22,7 e 16,2%, respectivamente.

Os dados apresentados sugerem que o estresse hídrico resultante dos tratamentos com deficiência hídrica severa e moderada determinou o retardamento do translocação de carboidratos, com o conseqüentemente acúmulo destes nos sítios de síntese. Isto é suportado pelos resultados de Hofstra & Hesketh (1975), os

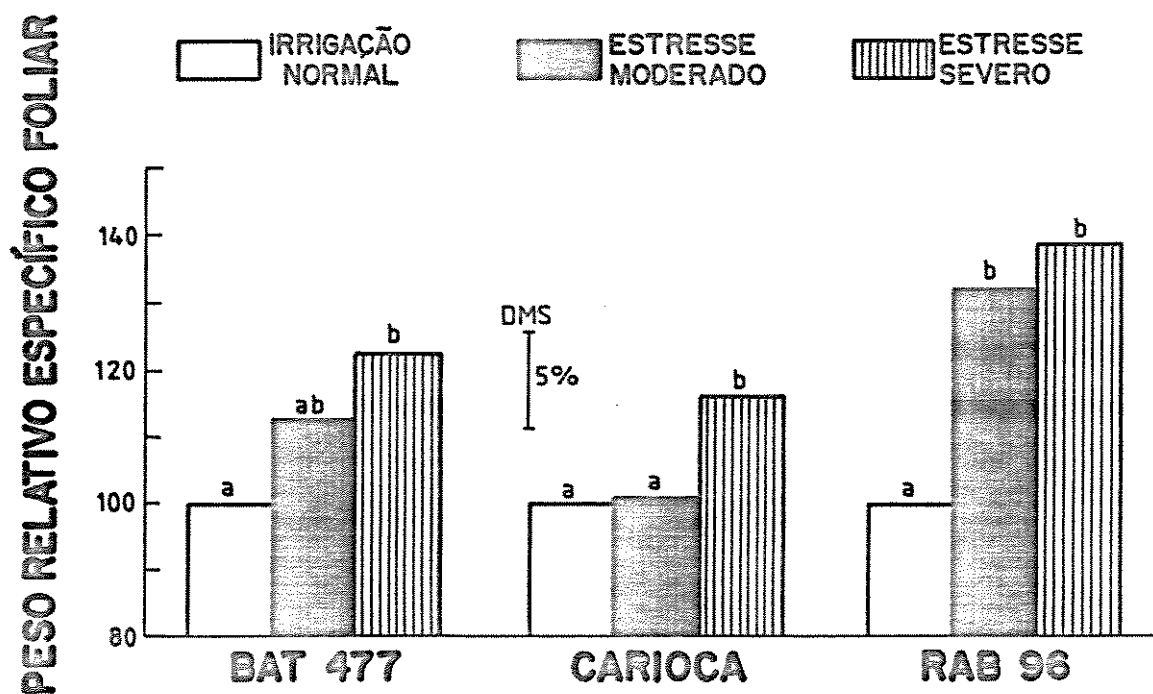


FIGURA 18. Peso relativo específico foliar das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

quais relatam a existência de correlação entre o peso específico foliar e a concentração de amido na folha e por Todd (1969), citado por Halterlein (1982), ao sugerir que o aumento do peso específico foliar resultaria da moderação da translocação de carboidrato para os ramos e regiões meristemáticas, em plantas submetidas ao déficit hídrico.

Ao lado de um aparente fluxo fotossintético deficiente apresentado pela cultivar RAB 96, sugere-se que seu peso específico foliar relativo mais alto, nos níveis com deficiência hídrica, comparativamente às cultivares BAT 477 e Carioca, deve ter influenciado negativamente sua taxa fotossintética líquida, o que poderia ajudar a explicar a menor capacidade produtiva desta em condições de deficiência hídrica. Estas suposições são plenamente suportadas pelos dados de Hofstra & Hesketh (1975), que verificaram que a fotossíntese correlacionou negativamente com a concentração de amido e com o peso específico foliar.

Deve-se acrescentar, relativo ao peso específico, que a cultivar Carioca apresentou valores inferiores de aumento do peso específico foliar relativo, mesmo quando comparadas com as taxas apresentadas pela cultivar BAT 477, com comportamento semelhante em condições de deficiência hídrica (Figura 18).

Baseando-se nas discussões acima, sugere-se que a cultivar Carioca deve apresentar fluxo de translocação de fotossintatos e atividade fotossintética alta, mesmo quando comparada com a cultivar BAT 477.

As informações na literatura, especificamente para a cultura do feijoeiro, são geralmente coerentes com a condução da

discussão. Hostalácio & Válio (1984) e Stone et al. (1988) verificaram que a taxa assimilatória líquida diminuiu com a disponibilidade da água no solo. O'Toole et al. (1977) afirmam que a fotossíntese líquida é reduzida, principalmente, com o fechamento estomático, a partir de uma faixa crítica de potencial da água, entre $-0,3$ e $-0,5$ MPa e que somado a este fator ocorre a redução da atividade da RUBISCO. A influência do estado hídrico da planta sobre o efluxo de vapor e influxo de CO_2 é bastante evidente na literatura apesar de ocorrer divergências dos citados potenciais críticos da água. Kanemasu & Tanner (1969) verificaram que a faixa crítica de potencial da água situou-se entre $-1,1$ e $-1,2$ MPa para resistência estomática da face inferior, e de $-0,8$ e $-1,2$ MPa para a face superior. Millar & Gardner (1972) mostraram que a taxa de produção de matéria seca foi controlada pelo comportamento estomático da face superior. Verificou-se rápido decréscimo desta, a partir do potencial crítico da água citado acima. No entanto, Resende et al. (1981) não encontraram efeito do déficit hídrico sobre a taxa fotossintética, porém, verificaram redução da cobertura foliar, naturalmente aumentando a relação raízes/parte aérea, resultando em melhores condições hídricas da planta, apesar do efeito à produtividade devido à limitada área fotossintética remanescente. Estas controvérsias são perfeitamente justificáveis pelas diferentes condições de condução dos experimentos e mesmo devido à variabilidade genética, a qual não tem sido estudada para a cultura do feijoeiro, em contraste com outras culturas.

8. MATÉRIA SECA DA PARTE AÉREA NA FLORAÇÃO

Assim como verificado em outros parâmetros, houve variação significativa intraespecífica na sensibilidade da matéria seca aos níveis hídricos (Figura 19). Observou-se, também, a existência de interação significativa entre os dois anos de condução dos experimentos sobre esta variável, o que explica a apresentação dos dados distribuídos por ano. A cultivar RAB 96 apresentou as maiores produções de matéria seca, 1.419 e 1.162 kg/ha, respectivamente, em 1987 e 1988, mas por outro lado, apresentou, sob estresse hídrico, índices elevados de redução deste parâmetro. O estresse moderado determinou 32,3 e 18,9% de reduções da matéria seca, respectivamente em 1987 e 1988, contra 19,2 e 0,5%, para a cultivar BAT 477 e 0,8 e 3,8%, para a Carioca. O estresse severo causou 47,3 e 20,2% de reduções da matéria seca da RAB 96, respectivamente em 1987 e 1988, enquanto que as outras cultivares não foram tão intensamente afetadas (Figura 19).

Vale mencionar que a cultivar Carioca teve sua matéria seca reduzida, em média, apenas 2,3% sob estresse moderado. Este tratamento recebeu apenas 198 mm, ou seja, 54% de água aplicada no tratamento com irrigação adequada. Esta superioridade da Carioca manteve-se sob estresse severo, quando se registrou a menor redução comparativamente às demais cultivares. A maior redução da matéria seca, na cultivar RAB 96, implica, também, em menor armazenamento de carboidrato no caule e nas folhas, o qual é prontamente disponível à remobilização durante a fase de enchimento de grãos. Estas colocações são suportadas por Fischer (1979) e Doyle

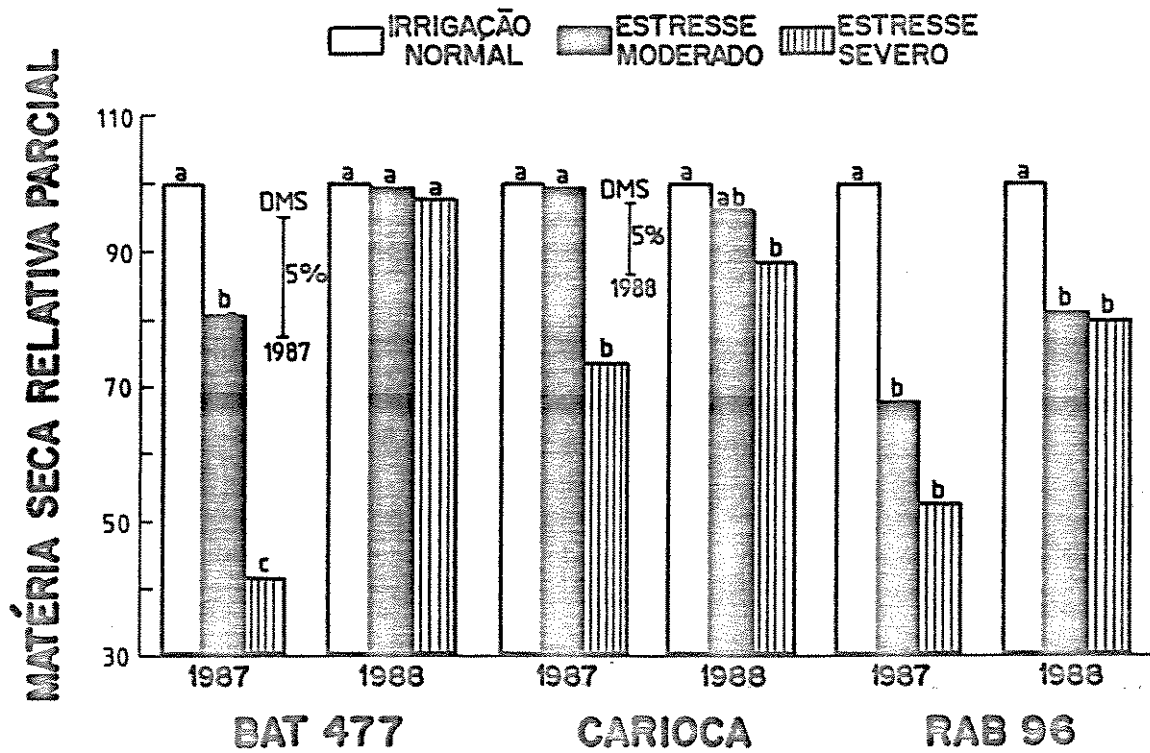


FIGURA 19. Matéria seca relativa parcial na floração das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

& Fischer (1979), que verificaram correlação positiva entre a matéria seca na floração com a produtividade do trigo submetido a déficit hídrico. O enchimento de grãos depende do carboidrato fotossintetizado durante a fase vegetativa e da sua remobilização. Quando a fotossíntese é limitada pelo estresse, a quantidade absoluta e a relativa translocada a partir da haste e dos ramos para o enchimento de grãos torna-se maior. Tal característica apresenta considerável variabilidade genética (Austin et al. 1980 e Turner & Beg 1981)

Constable & Hearn (1978) relatam em seu trabalho diferença na proporção de carboidrato remobilizado para os grãos entre duas cultivares de soja. Na cultivar Ruse, 25% da produção de grãos foram provenientes da reserva das hastes e ramos, independentemente do estado hídrico da planta, enquanto que, na cultivar Bragg, baixa taxa de remobilização foi verificada sob boas condições hídricas; no entanto, 19% de remobilização foi verificada quando as plantas foram severamente estressadas.

As observações de Millar & Gardner (1972) sugerem que potenciais da água na folha de feijoeiro, inferiores a -8 bares, induzem fechamento estomático e rápido decréscimo da taxa de produção de matéria seca. Potenciais iguais ou inferiores ao citado foram normalmente observados neste trabalho.

Ficou evidente que as cultivares BAT 477 e Carioca apresentaram menor redução da matéria seca, sob estresse hídrico moderado e severo que a RAB 96. Esta característica está associada com a matéria seca prontamente disponível para ser remobilizada, como mostrado por Fischer (1979) e Doyle & Fischer

(1979).

9. PORTE DA PLANTA

O número de nós na haste principal e nos ramos secundários, assim como, os demais parâmetros estudados, foram afetados significativamente pela deficiência hídrica (Figura 20 e 21), porém, não se verificou diferença significativa entre as cultivares. Os dados observados sobre o número de nós na haste principal são apresentados por ano, pois constatou-se a existência de interação significativa entre os dois anos de condução dos experimentos sobre esta variável.

O déficit hídrico moderado determinou 14,8 e 6,5% de redução do número de nós na haste principal da cultivar BAT 477, respectivamente em 1987 e 1988, 48,8 e 4,5%, da Carioca, e 15,2 e 15,8%, da RAB 96. Sob estresse severo verificou-se 50,0 e 8,7%, respectivamente em 1987 e 1988, de redução do número de nós daquela cultivar, enquanto que a cultivar Carioca apresentou reduções de 64,0 e 7,9% e a RAB 96, 35,6 e 13,3% (Figura 20).

Relativo ao número de nós nos ramos secundários, verificou-se que o déficit hídrico moderado ocasionou 10,8, 15,6 e 15,7% de reduções, respectivamente nas cultivares BAT 477, Carioca e RAB. Sob estresse severo as reduções foram de 28,8, 26,2 e 33,1%, respectivamente nas cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96.

Os resultados mostram que as cultivares, BAT 477 e Carioca apresentam uma tendência não significativa de maior plasticidade, ajustando seu porte quando submetida à deficiência hídrica.

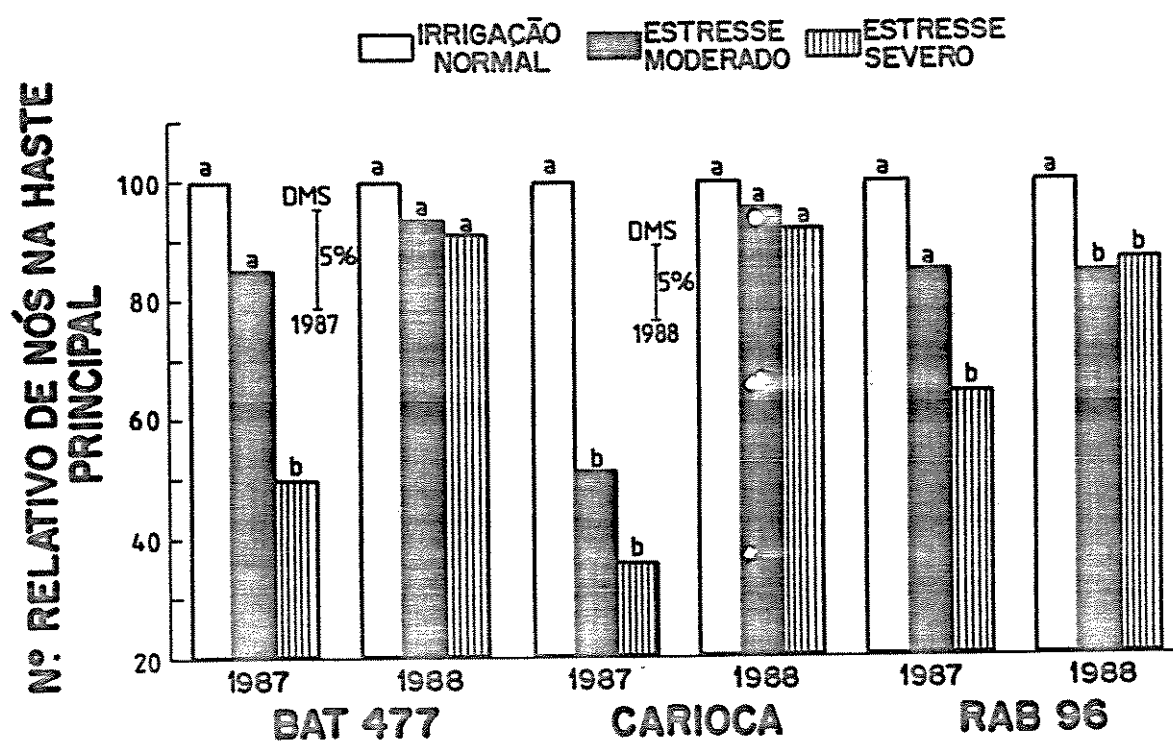


FIGURA 20. Número relativo de nós na haste principal das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

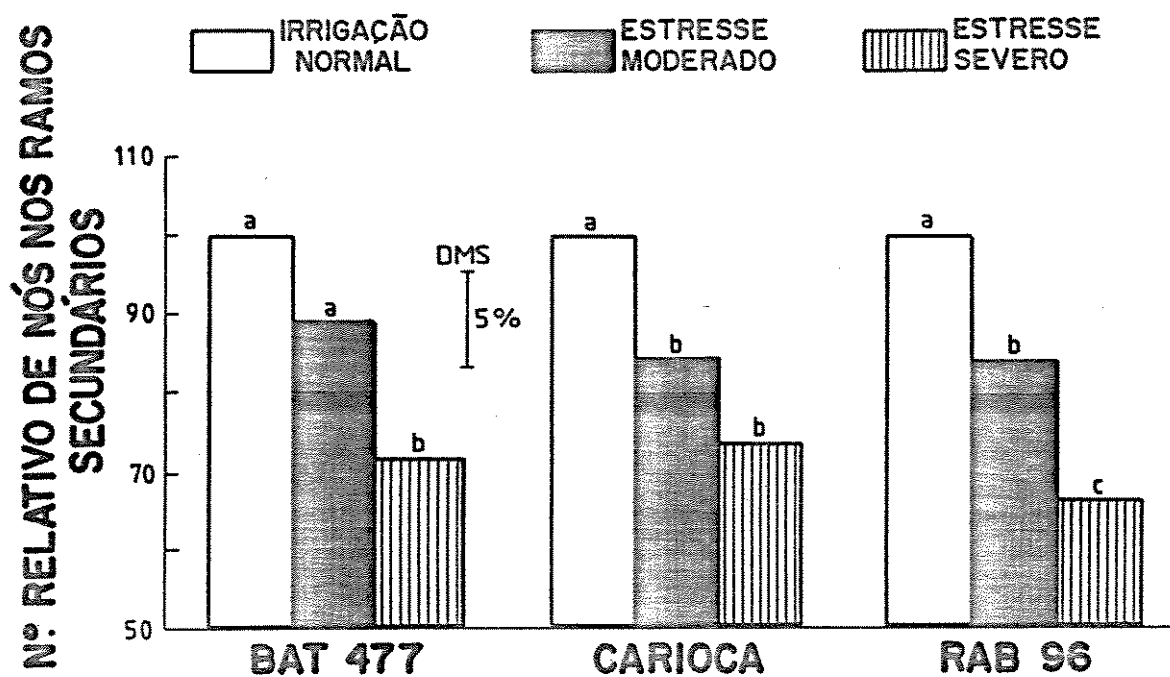


FIGURA 21. Número relativo de nós nos ramos secundários das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

ca.

10. PRODUTIVIDADE, NÚMERO DE VAGENS POR PLANTA E PESO DE 100 SEMENTES

As cultivares estudadas apresentaram comportamento produtivo semelhante, nos dois anos, de condução dos experimentos, 1987 e 1988, sob condições hídricas favoráveis e não favoráveis, conforme análise estatística conjunta desta variável. Nesta análise não se verificou a existência de interação significativa entre os dois anos de condução dos experimentos sobre as cultivares. Isto mostra que as variações climáticas (Tabela 2), ocorridas durante os dois períodos de condução dos experimentos, não exerceram quaisquer efeitos interativos com as cultivares, sobre a produtividade.

As cultivares BAT 477 e Carioca produziram, no tratamento irrigado, respectivamente, 1.365 e 1.500 kg/ha, enquanto que a cultivar RAB 96, 1.725 kg/ha. Neste tratamento aplicaram-se 367 mm médios de água, nos dois anos de condução dos experimentos, durante o ciclo de crescimento das plantas. Esta lâmina manteve o solo em condições ideais de umidade, ou seja, o seu potencial da água superior a $-0,035$ MPa a 15 cm de profundidade, conforme recomendações de Díaz-Durán & Castillo (1983). A aplicação do estresse moderado, com a redução da lâmina de água para 198 mm, ou seja, 46% de redução em relação à aplicada no tratamento irrigado, resultou em 45,1% de redução da produtividade da cultivar BAT 477, 34,9% da cultivar Carioca e 48,1% da cultivar RAB 96

(Figura 22). A mesma tendência foi mantida quando o déficit hídrico imposto foi mais severo com a redução de 76% da lâmina de irrigação em relação à do tratamento irrigado adequadamente. Nestas condições, as cultivares BAT 477 e Carioca apresentaram reduções, respectivas, de 80,6 e 75,4% da produtividade, enquanto que a RAB 96 teve sua produtividade decrescida de 86,3%.

Os dados apresentados neste trabalho estão em consonância com a literatura, a qual mostra que a cultivar BAT 477 (Guimarães & Zimmermann 1985, Ibarra 1987, White 1987 e White & Castillo 1987) e a Carioca (Guimarães & Zimmermann 1985) são classificadas como promissoras para as regiões com provável ocorrência de deficiência hídrica. A cultivar RAB 96, de cor roxa (grupo de feijões mais exigentes às condições edafo-climáticas), qualificada como material produtivo (Araújo et al. 1990 e Araújo 1991) nestas condições, apesar de apresentar boa produtividade média em experimentos conduzidos na época da seca (Araújo et al. 1990), não apresenta o nível de resistência à seca das cultivares selecionadas para tal época.

As cultivares BAT 477 e Carioca, como ocorre normalmente entre materiais mais resistentes aos estresses ambientais, foram menos produtivas em relação à RAB 96, nas condições ideais de umidade do solo. Ibarra (1987) também verificou que a cultivar BAT 477 apresentou resistência relativa alta à seca e potencial de produção baixo, quando cultivada em boas condições hídricas. Conclusão semelhante não pode ser retirada do trabalho apresentado em CIAT (1985), pois cultivares mais resistentes à seca, inclusive a BAT 477, e mais susceptíveis apresentaram produtividade

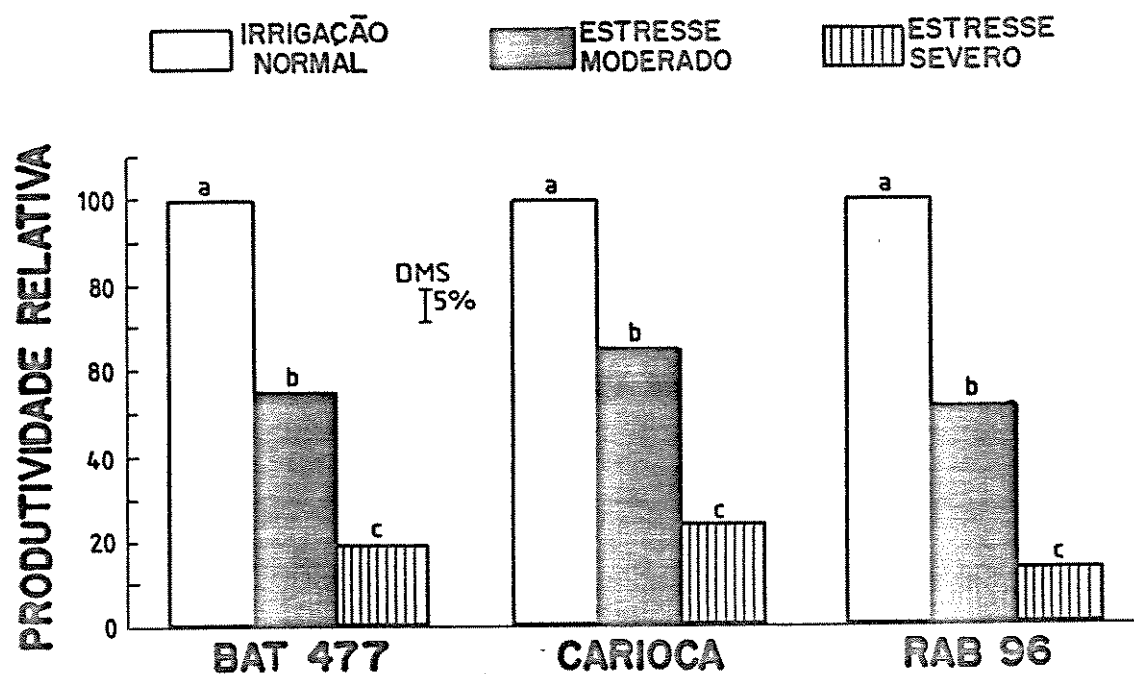


FIGURA 22. Produtividade relativa das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

semelhante em boas condições hídricas.

A afirmativa de que o aumento de resistência à seca determina redução do potencial de produção e aumento de rusticidade tem sido relatado para outras espécies, conforme revisão bibliográfica de Schmidt (1983). Esta mostra que, na maioria das vezes, a cultivar mais bem adaptada às condições ambientais diversas, raramente foi a mais produtiva numa determinada condição climática.

Os componentes de produtividade, número de vagens por planta e peso de 100 sementes, como era de se esperar, também foram influenciados significativamente pelo déficit hídrico. Registraram-se decréscimos médios de 16,3 e 44,1% no número relativo de vagens por planta, respectivamente, com a aplicação de estresse moderado e severo (Figura 23) e de 9,7 e 22,3% no peso relativo de 100 sementes, para os mesmos tratamentos (Figura 24).

Estas observações coincidem com Vittum et al. (1963), citado por Halterlein (1982), ao afirmarem que as boas condições hídricas na floração resultam em aumento substancial da produtividade, devido, principalmente, ao aumento do número de vagens por planta e do peso de 100 sementes.

A cultivar BAT 477, sob estresse hídrico severo, apresentou índice de redução do número relativo de vagens por planta de 44,8% e, sob estresse moderado, de 14,6% (Figura 23). Sob este mesmo nível hídrico observaram-se reduções de 13,8 e 20,5%, respectivamente, para as cultivares Carioca e RAB 96. A cultivar Carioca apresentou o menor índice de redução do número relativo de vagens por planta, 38,9%, sob estresse severo e o mesmo ocor-

reu quando submetida ao estresse moderado (Figura 23).

Resultados semelhantes são apresentados para o peso de 100 sementes. A cultivar RAB 96 apresentou o maior índice de redução, 27,5%, quando submetida ao estresse hídrico severo, mantendo a mesma tendência com a moderação do estresse hídrico (Figura 24).

A diferença relativa do peso de 100 sementes teria sido maior caso não houvesse ocorrido redução do volume do dreno, pela abscisão precoce das vagens, pois estes são componentes autocompensáveis (Adams 1967).

As reduções menos acentuadas de ambos os componentes de produtividade das cultivares BAT 477 e Carioca são os responsáveis diretos por suas produtividades ligeiramente superiores sob estresse hídrico, ou seja, sua maior capacidade de dreno dos grãos nestas condições. Segundo Nicolas et al. (1985a), a capacidade de dreno dos grãos, em condições de deficiência hídrica, é reduzida devido ao menor número de células endospermicas e grânulos de amido por célula, ocasionando acúmulo de reserva em outras partes da planta. Esta capacidade de acúmulo dos grãos é variável com a resistência à seca das cultivares (Nicolas et al. 1985b), o que suporta os dados aqui encontrados relativos à menor redução do peso de 100 sementes das cultivares BAT 477 e Carioca.

A redução do número de vagens por planta pode-se originar do aborto de flores ou abscisão de vagens. Diferença intervarietal no grau de aborto de flores foi encontrado por Wright et al. (1983a), em trigo. Este efeito foi atribuído ao déficit hídrico e não à alta temperatura, como sugerido por Pasternak &

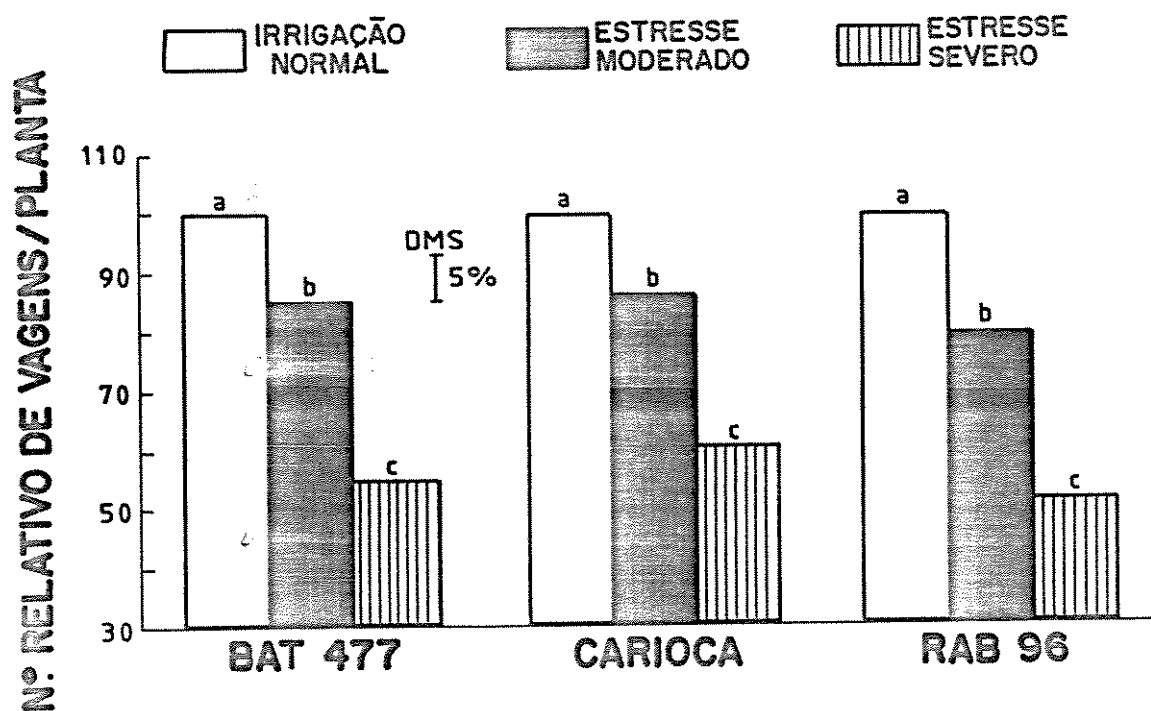


FIGURA 23. Número relativo de vagens por planta das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

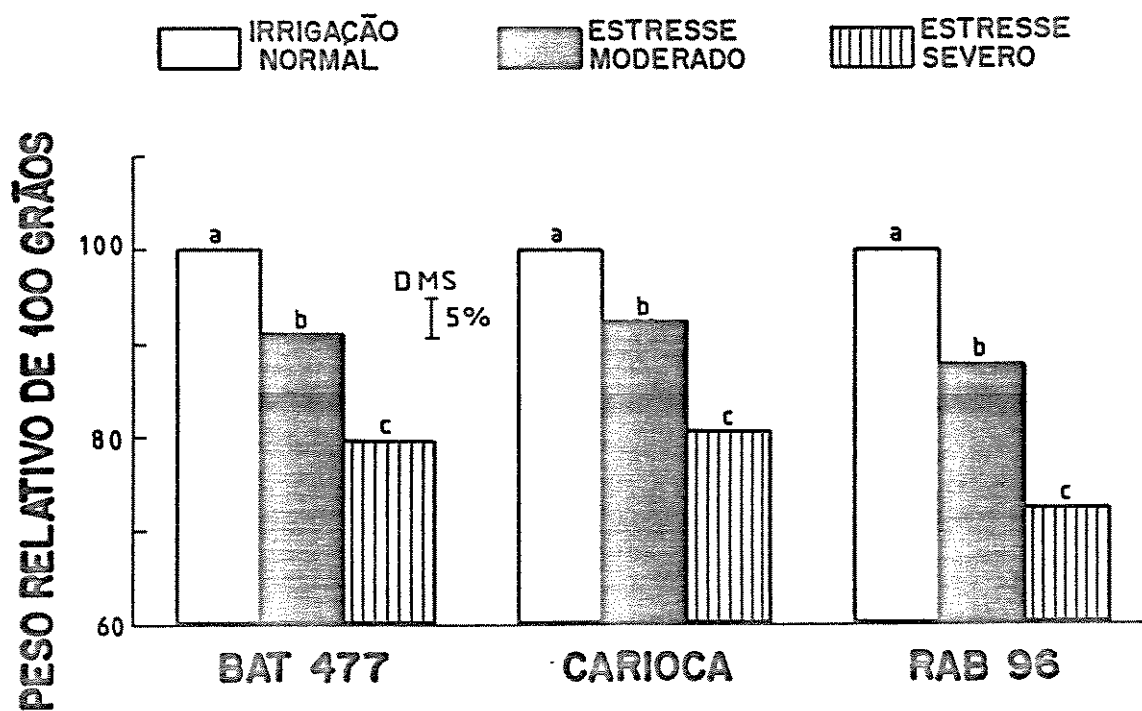


FIGURA 24. Peso relativo de 100 grãos das cultivares BAT 477, Carioca e RAB 96 submetidas a três tratamentos, irrigação normal, estresse hídrico moderado e severo.

Wilson (1969). Admite-se efeito interativo, pois nos tratamentos com déficit hídrico, registraram-se as temperaturas mais elevadas do dossel (Tabela 6).

A melhor performance das cultivares BAT 477 e Carioca, em termos de produtividade e de seus componentes, número de vagens por planta e peso de 100 sementes, é compatível com seus estados hídricos. Seus potenciais da água nas folhas, mais altos ao fim do período diário de radiação solar ou da redução instantânea desta, provavelmente induziram fluxo mais ativo do carboidrato dos sítios de síntese aos drenos, como inferido pelos pesos específicos foliares, ocasionando menores reduções da matéria seca na floração, na produtividade de grãos em condições de estresse hídrico. É provável que a redução moderada da área fotossinteticamente ativa destas variedades assim como a menor redução volumétrica do dreno, aqui compreendido pelo número de vagens por planta, tiveram participação importante na discriminação das cultivares em condições de deficiência hídrica.

É coerente afirmar que o mecanismo de redução de perda de água da cultivar BAT 477 foi acionado mais eficientemente, pois constatou-se que esta cultivar manteve mais alta a resistência difusiva estomática, durante quase todo o dia, quando submetida ao déficit hídrico no solo. O mecanismo de manutenção da absorção de água das cultivares BAT 477 e Carioca foi acionado mais eficientemente que o da RAB 96, pois as cultivares BAT 477 e Carioca apresentaram maior densidade radicular linear relativa nas camadas mais profundas. Vale mencionar que a cultivar Carioca apresentou, destacadamente, alta densidade radicular relativa nas

camadas do solo abaixo de 80 cm, quando submetida ao estresse moderado, e a BAT 477 destacou-se da Carioca por apresentar maiores densidade radiculares relativas em todas as camadas, quando submetidas ao estresse severo. Além das características citadas, a maior eficiência radicular na absorção de água, nas cultivares BAT 477 e Carioca, relativo à Cultivar RAB 96, colaborou na manutenção das condições hídricas da planta e, por último, no aumento relativo da produtividade das cultivares BAT477 e Carioca.

CONCLUSÕES

A manutenção da absorção de água, em condições de deficiência hídrica no solo, através do ajustamento do sistema radicular, com a sua maior redução na camada superficial e menor nas camadas profundas, juntamente com uma melhor eficiência radicular nessas camadas, determinaram as melhores condições hídricas da cultivar Carioca. Estas características, assim como a capacidade de economizar de água, através da alta resistência difusiva dos estômatos à perda de água, determinaram as melhores condições hídricas da cultivar BAT 477.

Contribuíram, também, para as melhores condições hídricas das cultivares, sob deficiência hídrica, o ajustamento da morfologia aérea da planta, com a redução da superfície de perda de água.

Além das adaptações descritas, sob déficit hídrico, ocorreu o ajustamento do porte da planta; número de nós na haste principal e ramos secundários, porém, não apresentaram qualquer tendência que pudesse cooperar na compreensão da adaptação diferenciada das cultivares ao déficit hídrico.

A temperatura do dossel, apesar de sensível ao déficit hídrico, que registrou aumentos consideráveis devido à redução da perda de energia térmica nesse nível hídrico, também não apresentou tendência que pudesse ser recomendada na discriminação de cultivares com resistência diferenciada à seca.

O peso específico foliar, apesar de não constituir um mecanismo de resistência à seca, é uma variável sensível ao déficit hídrico e discrimina cultivares com resistência diferenciada à seca, e constitui-se num instrumento útil a ser usado em estudos desta natureza, pela facilidade de determinação.

Finalmente, conclui-se que a cultivar BAT 477 é recomendada aos programas de melhoramento genético do feijoeiro, visando à obtenção de variedades para regiões onde é normal a ocorrência de períodos de déficit hídrico prolongados durante a época normal de cultivo, pois é uma cultivar que economiza água e explora eficientemente a água disponível no solo, como inferido por suas constantes altas resistências estomáticas e sistema radicular eficaz. A cultivar Carioca é recomendada para programas que visam a obtenção de variedades para regiões onde há probabilidade de ocorrência de períodos de déficit hídrico não muito longos, como ocorre geralmente na região do Brasil Central, durante o período de cultivo do feijoeiro da seca, pois apresenta apenas sistema radicular eficaz, não apresentando sistema de contenção da perda de água eficiente. A cultivar BAT 477 também poderia ser recomendada para esse programa, porém, seu potencial de produtividade, em condições irrigadas adequadas, é inferior, como constatado neste trabalho, devido, provavelmente, a sua alta resistência difusiva estomática ao influxo de CO_2 , como inferido pela alta resistência estomática à perda de água durante quase todo o dia, mesmo em condições irrigadas.

A cultivar RAB 96, apesar de apresentar bom comportamento em ensaios isolados, conduzidos durante a época da seca,

não apresenta o nível de resistência das outras cultivares estudadas, conforme comprovado neste trabalho; portanto, não deve ser recomendada aos programas de melhoramento, que visam a produção de variedades destinadas a regiões com provável ocorrência de deficiência hídrica.

RESUMO

O estudo foi realizado em área experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão (CNPAP-EMBRAPA), Goiânia, GO, durante os meses de maio-agosto dos anos 1987 e 1988. Estes ensaios tiveram como objetivo avaliar os mecanismos de resistência à seca das cultivares de feijão BAT 477, Carioca e a RAB 96, tidas como promissoras para o cultivo da época da seca, para dar suporte aos programas de melhoramento direcionados para regiões com deficiência hídrica.

Estes materiais foram irrigados convencionalmente até os 15 dias após a emergência, quando foram, então, submetidos a três tratamentos hídricos, irrigado, estresse moderado e severo, por meio de uma linha central de aspersores. Tais condições hídricas no solo foram mantidas até a colheita. O tratamento irrigado recebeu boas condições hídricas, ou seja, foi sempre mantido a um potencial da água no solo superior a $-0,035$ MPa, a 15 cm de profundidade. O tratamento com estresse severo, praticamente não recebeu água após a suspensão da irrigação convencional, e o estresse moderado recebeu lâminas intermediárias de água.

Para caracterizar o efeito do déficit hídrico sobre os mecanismos de resistência à seca foram avaliados a produção de grãos e seus componentes e, durante a floração, o peso específico foliar, o índice de área foliar, a matéria seca da parte aérea, o número de nós na haste principal e nos ramos secundários, a densidade linear radicular, a eficiência radicular na absorção de

água, o potencial da água na folha, a resistência difusiva estomática e a temperatura do dossel. Estes três últimos parâmetros foram avaliados do amanhecer ao pôr do sol.

As cultivares BAT 477 e Carloca apresentaram, geralmente, melhor estado hídrico, definido pela maior capacidade de recuperação e manutenção de altos potenciais da água, seja ao fim do período diário de radiação solar ou da redução instantânea desta. Não foi encontrada, entretanto, diferença marcante do potencial mínimo da água na folha, determinado entre os níveis hídricos dentro de cada cultivar nem destas dentro dos níveis. A resistência difusiva estomática, no entanto, reduziu com o aumento da radiação solar, a uma taxa inferior nas cultivares BAT 477 e Carloca, quando submetidos ao déficit hídrico.

A metodologia usada na avaliação da temperatura do dossel não discriminou as cultivares, mas ficou evidente diferença de temperatura entre plantas submetidas às boas condições hídricas e às estressadas.

As cultivares BAT 477 e Carloca apresentaram menor índice de redução da área foliar e menor índice de aumento do peso específico. Isto significa manutenção da área de síntese de carboidratos e menor resistência ao fluxo deste aos sítios de armazenamento. Estas características foram mais evidentes na cultivar Carloca.

As cultivares apresentaram plasticidade morfológica semelhante, não apresentando tendência de variação do número de nós na haste principal e nos ramos secundários, que pudesse discriminar as cultivares.

As cultivares BAT 477 e Carloca apresentaram maior densidade linear radicular relativa nas camadas mais profundas, quando comparadas com a da cultivar RAB 96. Observou-se, ainda, que a eficiência radicular na absorção de água aumentou com a profundidade do solo, independente do nível de deficiência hídrica ou das cultivares estudadas. Esta foi superior nas cultivares BAT 477 e Carloca, principalmente nas camadas mais profundas. Esta diferença, em favor da BAT 477, teve início a partir da camada superficial culminando com uma diferença de 409%, em relação à RAB 96, e de 316%, em relação à Carloca, na camada de 100-120 de profundidade, sob estresse moderado.

Finalmente, verificou-se que as cultivares BAT 477 e Carloca apresentaram produtividade, número de vagens por planta e peso de 100 sementes superiores, quando submetidas ao déficit hídrico, comparativamente à RAB 96.

Esta cultivar, apesar de apresentar bom comportamento em ensaios isolados, conduzidos durante a época seca, não apresenta o nível de resistência à seca das cultivares, BAT 477 e Carloca, selecionadas para tal finalidade.

Baseando nos resultados apresentados, recomenda-se a um programa de fisiologia/melhoramento vegetal, objetivando produzir cultivares de feijoeiro destinadas a regiões com provável ocorrência de deficiência hídrica, no estudo dos mecanismos de manutenção da absorção de água; a densidade radicular e a eficiência radicular, e de redução da perda de água; a alta resistência difusiva estomática à perda de água e o ajustamento do IAF. Além dessas características, recomenda-se o monitoramento do potencial

da água na folha ao amanhecer e o peso específico foliar.

Finalmente, recomenda-se o uso da cultivar BAT 477 aos programas de melhoramento genético visando à obtenção de variedades para regiões onde é normal a ocorrência de períodos de déficit hídrico prolongados durante a época normal de cultivo, pois é uma cultivar que economiza água, como inferido por suas constantes altas resistências estomáticas. A cultivar Carloca é recomendada para os programas, visando à obtenção de variedades, para regiões onde há probabilidade de ocorrência de períodos de déficit hídrico, não muito longos, como ocorre geralmente na região do Brasil Central durante o período de cultivo do feijoeiro da seca. A cultivar BAT 477 também poderia ser recomendada para esse programa, porém, seu potencial de produtividade, em condições irrigadas adequadamente, é inferior, como constatado neste trabalho, devido, provavelmente, à sua alta resistência difusiva estomática ao influxo de CO_2 , como inferido pela alta resistência estomática à perda de água durante quase todo o dia, mesmo em condições irrigadas.

SUMMARY

The study was conducted at the National Rice and Bean Research Center (CNPAB-EMBRAPA), experimental station, Goianira, GO, during the months of May to August in the year 1987 and 1988. The objectives of the experiments conducted were to evaluate drought resistance mechanisms in bean cultivar BAT 477, Carioca, and RAB 96, all promising for planting during dry period to support breeding program directed for regions of water deficiency.

These materials were irrigated conventionally up to 15-20 days after emergence when these water treatment were applied: irrigated, moderate stress, and severe stress. These water regimes in the soil were maintained until harvest. The irrigated treatment received good water regime or soil water potential above $-0,035$ MPa at 15 cm depth. The severe water stress treatment practically did not receive water after sustation of conventional irrigation and moderate stress treatment received intermediate water regime.

To characterize the effect of water deficiency on drought resistance mechanisms the following crop characteristics were evaluated: grain yield and its components, and during the flowering stage specific leaf weight, leaf area index, tops dry weight, number of nodes on principal culm and branches, linear root density, water absorption efficiency of root, leaf water potential, stomata diffusive resistance, and canopy temperature, these last parameters were evaluated over the day.

Cultivars BAT 477 and Carioca generally presented greater recovery capacity and maintenance of higher water potential at the end of daily solar radiation or its instant reduction. There was no significant difference of minimum leaf water potential neither between water regimes nor between each cultivar. Stomata difusive resistance reduced with increasing solar radiation, at lower rate in cultivar BAT 477 and Carioca, when subjected to water stress.

Methodology used in canopy temperature evaluation did not discriminate cultivars, but temperature difference was evident between plants subjeti to good water condition and water stress. Cultivars BAT 477 and Carioca presented lower reduction in leaf area index and lower increase index of specific weight. This implies maintenance of carbohydrate sinthesis area and less resistance of flux at storage sites. This characteristic was more evident in cultivar Carioca.

These cultivars presented higher linear root density in the lower soil depth, when compared to cultivar RAB 96. Furtner, it was observed that water absorption efficiency of root increased with soil depth, independent of water deficiency levels or cultivars studied. It was superior in cultivars BAT 477 and Carioca, specially in lower depths.

Finally, it was verified that cultivars BAT 477 and Carioca presented productivity, number of pods per plant and 100 grains weight higher than RAB 96 when subjected to water stress. This cultivar however presented good behavior in isolated experiments conducted during dry period, but did not presented

drought resistance levels equal to cultivars BAT 477 and Carioca selected for this purpose.

Based on these results it is recommended that a program of physiology/crop breeding with the objective to develop bean cultivars for regions where the possibility of drought spell exist, including the study on the mechanisms to maintain water absorption; root density and efficiency and reduction of water loss; high diffusive resistance of stomatas to water loss and adjustemennt of LAI. It will be interesting to monitorate the leaf water potential early in the morning and specific leaf weight.

Finally, we recommend use of cultivar BAT 477 to genetic breeding program for bean crop, looking to obtain the cultivars for regions where occurrence of long period of drought is common during normal cultivation period, because that cultivar economize water due to its stomata resistance. Cultivar Carioca is recommended for those programs looking to obtain the cultivars for the regions where drought occurrence for short duration is expected, such as central part of Brasil during the rainy season.

Cultivar BAT 477 is recommended for this program, but its production potential under adequated irrigation is low as shown in this study, probably due to its high diffusion resistance of stomata on influx of CO_2 as inferred by high stomata resistance to water loss during almost whole day, even under irrigated conditions.

APÊNDICES

Apêndice 1. Análise conjunta da variância das densidades lineares radiculares dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	7,25	0,0001
Cultivar	2	4,38	0,0133
Profundidade	5	565,57	0,0001
Ano	1	523,22	0,0001
Nível hídrico	2	109,67	0,0001
Ano x cult.	2	0,32	0,7298
Ano x prof.	5	38,64	0,0001
Ano x nível híd.	2	28,54	0,0001
Ano x cult. x niv. híd.	4	1,13	0,3441
Ano x cult. x prof x niv. híd.	40	2,15	0,0002
Cult. x prof.	10	1,86	0,0506
Cult. x nível híd.	4	1,77	0,1350
Cult. x prof. x niv. híd.	30	7,56	0,0001

Apêndice 2. Análise conjunta da variância dos índices relativos das áreas foliares dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	0,01	0,9993
Cultivar	2	5,93	0,0059
Ano	1	2,70	0,1088
Cultivar x ano	2	0,57	0,5694
Rep. x cult. x ano	15	0,77	0,6956
Nível hídrico	2	54,09	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	1,90	0,1312
Nível hídrico x ano	2	0,93	0,4033
Cultivar x niv. híd. x ano	4	0,58	0,6778

Apêndice 3. Análise conjunta da variância dos pesos relativos específicos foliares dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	0,77	0,5164
Cultivar	2	14,47	0,0001
Ano	1	2,15	0,1516
Cultivar x ano	2	1,42	0,2549
Rep. x cult. x ano	15	0,81	0,6612
Nível hídrico	2	29,51	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	3,90	0,0098
Nível hídrico x ano	2	0,72	0,4950
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	1,28	0,2953

Apêndice 4. Análise conjunta da variância das matérias secas relativas parciais dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	0,96	0,4215
Cultivar	2	4,73	0,0150
Ano	1	17,50	0,0002
Cultivar x ano	2	3,24	0,0510
Rep. x cult. x ano	15	1,95	0,0500
Nível hídrico	2	22,38	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	1,57	0,2038
Nível hídrico x ano	2	8,21	0,0012
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	1,20	0,3288

Apêndice 5. Análise conjunta da variância dos números relativos dos nós na haste principal dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	2,28	0,0954
Cultivar	2	2,24	0,1209
Ano	1	32,26	0,0001
Cultivar x ano	2	5,24	0,0101
Rep. x cult. x ano	15	0,59	0,8644
Nível hídrico	2	26,67	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	0,86	0,4968
Nível hídrico x ano	2	11,87	0,0001
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	1,59	0,1987

Apêndice 6. Análise conjunta da variância dos números relativos dos nós nos ramos secundários dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	2,30	0,0936
Cultivar	2	0,24	0,7902
Ano	1	5,96	0,0197
Cultivar x ano	2	0,10	0,9093
Rep. x cult. x ano	15	0,89	0,5764
Nível hídrico	2	16,95	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	0,16	0,9573
Nível hídrico x ano	2	2,26	0,1194
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	0,07	0,9914

Apêndice 7. Análise conjunta da variância das produtividades relativas dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	1,63	0,1986
Cultivar	2	3,58	0,0381
Ano	1	21,84	0,0001
Cultivar x ano	2	0,35	0,7082
Rep. x cult. x ano	15	1,72	0,0903
Nível hídrico	2	351,86	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	1,01	0,4155
Nível hídrico x ano	2	5,47	0,0085
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	0,82	0,5210

Apêndice 8. Análise conjunta da variância dos números relativos das vagens/planta dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	5,29	0,0040
Cultivar	2	1,48	0,2419
Ano	1	26,20	0,0001
Cultivar x ano	2	1,40	0,2585
Rep. x cult. x ano	15	1,81	0,0732
Nível hídrico	2	97,58	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	0,47	0,7549
Nível hídrico x ano	2	9,09	0,0006
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	1,34	0,2757

Apêndice B. Análise conjunta da variância dos pesos relativos de
100 grãos dos experimentos conduzidos em 1987 e 1988.

CAUSAS DE VARIAÇÕES	GL	F	SIGNIFICÂNCIA
Repetição	3	0,78	0,5115
Cultivar	2	3,21	0,0521
Ano	1	1,81	0,1872
Cultivar x ano	2	2,79	0,0748
Rep. x cult. x ano	15	0,35	0,9830
Nível hídrico	2	74,87	0,0001
Cultivar x nível hídrico	4	1,09	0,4039
Nível hídrico x ano	2	0,46	0,6345
Cultivar x nívl. hídr. x ano	4	0,71	0,5935

LITERATURA CITADA

- ACKERSON, R. G. Comparative physiology and water relations of two corn hybrids during water stress. *Crop Sci.*, 23:278-83, 1983.
- ADAMS, M. W. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean. *Phaseolus vulgaris*. *Crop Sci.*, 7:505-10, 1967.
- ALLMARAS, R. R.; NELSON, W. W. & VOORHEES, W. B. Soybean and corn rooting in Southwestern Minnnesota: II. Root distributions and related water inflow. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 39:771-7, 1975.
- ARAÚJO, G. A. de. A. Relatório. Viçosa, EPAMIG, 1991. n.p.
- ARAÚJO, G. A. de. A.; VIEIRA, C.; COSTA, C.R.; ABREU, A. B. de. F.; CHAGAS, J. M. & VIEIRA, R. F. Ensaios comparativos de cultivares de feijão "de cor" no Estado de Minas Gerais. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 3., Vitória, ES, 1990. Resumos. Vitória, EMCAPA, 1990. Resumo 132. (EMCAPA. Documentos, 52).

AUSTIN, R.B.; MORGAN, R. B.; FORD, M. A. & BLACKWELL, R. D.
Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation
in tall and dwarf barley in two contrasting seasons. *Ann.*
Bot., 45:309-19, 1980.

BARLOW, E. W. R.; MUMNS, R. E. & BRADY, C. J. Drought responses
of apical meristems. In: TURNER, N.C. & KRAMER, P.J. eds.
Adaptation of plants to water and high temperature stress. New
York, John Wiley, 1980. p. 191-205.

BASCUR, G.; OLIVA, M. A. & LAING, D. Termometria infrarroja en
seleccion de genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)
resistentes a la sequia. I. Bases fisiologicas. *Turrialba*,
35(1):43-7, 1985a.

BASCUR, G.; OLIVA, M. A. & LAING, D. Termometria infrarroja en
seleccion de genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)
resistentes a sequia. II. Crecimiento y productividad.
Turrialba, 35(1):49-53, 1985b.

BERENGENA, J.; GIMENEZ, C.; ABA, A. & FERERES, E. The role of
the root system in the drought resistance of sunflower. Paris,
Institut Nacional de la Recherche Agronomique, 1985. p.
385-95.

BLUM, A. Genotypic responses in sorghum to drought stress. I. Response to soil moisture stress. *Crop Sci.*, 14(3):361-4, 1974.

BLUM, A. & SULLIVAN, C. Y. Leaf water potential and stomatal activity in sorghum as influenced by soil moisture stress. *Isr. J. Bot.*, 23:14-9, 1974.

BLUM, A.; ARKIN, G. F. & JORDAN, W. R. Sorghum root morphogenesis and growth. I. Effect of maturity genes. *Crop Sci.*, 17:149-53, 1977.

BOYER, J. S. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.*, 46:236-9, 1970.

BOYER, J. S. Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low water potentials and high light intensities. *Plant Physiol.*, 48:532-6, 1971.

BOYER, J. S. Subcellular mechanisms of plant response to low water potential. *Agric. Water Manage.*, 7:239-48, 1983.

BOYER, J. S.; JOHNSON, R. R. & SAUPE, S. G. Afternoon water deficits and grain yields in old and new soybean cultivars. *Agron. J.*, 72:981-6, 1980.

BRUNINI, O.; BATAGLIA, O. G.; CIARELLI, D. M.; CAMARGO, M. B. P. de & MIRANDA, L. T. Características de resistência à seca em variedades de milho. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE AGROMETEOROLOGIA, 3., Campinas, 1983. Resumos. Campinas, Fundação Cargill, 1983. p. 42-3.

BRUNINI, O.; CAMARGO, M. B. P. de; JANUÁRIO, M.; MAGALHÃES, H. H. S.; SARDELICH NETO, P.; SAWASAKI, E. & MIRANDA, L. T. de Controle estomático da transpiração em variedades de milho Maya Latente e Cargill 601. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 15., Maceló, 1984. Resumos. Maceló, EMBRAPA-DDT/EPEAL, 1984. p. 77. (EPEAL. Documentos, 2)

BRUNINI, O.; CAMARGO, M. B. P. de; MIRANDA, L. T. de & SAWASAKI, E. Resistência estomatal e potencial da água em variedades de milho em condições de campo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE AGROMETEOROLOGIA, 2., Pelotas, 1981. Resumos. Pelotas, Sociedade Brasileira de Agrometeorologia, 1981. p. 134-35.

CIAT. Annual report 1984. Bean program. Cali, Colombia, 1985. p. 92-6. (Working Document, 7).

- CHANG, T. T.; LORESTO, G. G.; O'TOOLE, J. G. & ARMENTA-SOTO, J. L. Strategy and methodology of breeding rice for drought prone-areas. In: INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. Drought resistance in crops with emphasis on rice. Los Baños, Philippines, 1982, p. 217-44.
- CLARKSON, D. T.; ROBARDS, A. W. & SANDERSON, J. The tertiary endodermis in barley roots: fine structure in relation to radial transport of ions and water. *Planta*, 96:292-305, 1971.
- CONROY, J. P.; VIRGONA, J. M.; SMILLIE, R. M. & BARLOW, E. W. Influence of drought acclimation and CO₂ enrichment on osmotic adjustment and chlorophyll a fluorescence on sunflower during drought. *Plant Physiol.*, 86:1108-1115, 1988.
- CONSTABLE, G. A. & HEARN, A. B. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. I. Growth, development and yield. *Aust. J. Plant Physiol.*, 5:159-67, 1978.
- DAVIES, W. J.; METCALFE, J.; LODGE, T. A. & COSTA, A. R. da, Plant growth substances and the regulation of growth under drought. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13:105-25, 1986.
- DÍAZ-DURÁN, A. & CASTILLO, J. Cuando conviene regar el frijol. *Hojas Frijol Am. Lat.*, 5(1):1-2, 1983.

- DOYLE, A. D. & FISCHER, R. A. Dry matter accumulation and water use relationships in wheat crops. *Aust. J. Agric. Res.*, 30:815-29, 1979.
- FEIJÃO: Safra 91/92, área e produção menores. ETAC-Mercado de Arroz e Feijão, 8(168):1, 1992.
- FISCHER, R. A. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: A physiological framework. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 45:83-94, 1979.
- FISCHER, R. A. & KOHN, G. D. The relationship of grain yield to vegetative growth and post-flowering leaf area in the wheat crop under conditions of limited soil moisture. *Aust. J. Agric. Res.*, 17:281-95, 1966.
- FISHER, R. A. & MAURER, R. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.*, 29:897-12, 1978.
- FOLLETT, R. F.; ALLMARAS, R. R. & REICHMAN, G. A. Distribution of corn roots in sandy soil with a declining water table. *Agron. J.*, 66:288-92, 1974.
- FORD, C. W. & WILSON, J. R. Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Aust. J. Plant Physiol.*, 8:77-91, 1981.

- GATES, D. M. Energy exchange and ecology. In: LEISNER, R. S. & KORMONDY, E. J. eds. Foundations for today. Dubuque, Iowa, 1971. p. 1-7.
- GHORASHY, S. R.; PENDLETON, J. W.; BERNARD, R. L. & BAUER, M. E. Effects of leaf pubescence on transpiration, photosynthetic rate and seed yield of three near-isogenic lines of soybean. *Agron. J.*, 63:426-27, 1971.
- GOLLAN, T.; PASSIOURA, J. B. & MUNNS, R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13:459-64, 1986.
- GUIMARÃES, G. M. Programa de resistência à seca do feijoeiro no CNPAF. In: INTERNATIONAL BEAN DROUGHT WORKSHOP, 1987. Cali, Colombia. Proceedings. Cali, CIAT, 1987. p.91-124.
- GUIMARÃES, G. M. Melhoramento e práticas culturais em caupi visando incrementar a resistência à seca. In: ARAÚJO, J. P. P. & WATT, E. E. eds. O caupi no Brasil. Brasília, IITA/EMBRAPA, 1988a. p. 287-302.
- GUIMARÃES, G. M. Breeding and cultural practices for drought control in cowpea. In: WATT, E. E. & ARAÚJO, J. P. P., eds. Cowpea research in Brazil. Brasília, IITA/EMBRAPA, 1988b. p. 117-130.

GUIMARÃES, G. M. & PORTES e CASTRO, T. de A. Sistema radicular do feijoeiro condicionado aos efeitos de profundidade de aplicação e tipo de adubo fosfatado. In: REUNIAO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJAO, 1., Goiânia, 1982. Anais. Goiânia, EMBRAPA-CNPAP, 1982. p. 138-41. (EMBRAPA-CNPAP. Documentos, 1).

GUIMARÃES, G. M. & ZIMMERMANN, M. J. Deficiência hídrica em feijão. In: REUNION DE TRABAJO SOBRE MEJORAMIENTO EN FRIJOL EN BRASIL CON ENFASIS EN TOLERANCIA A SEQUIA, Cali. 1985. Anais. Cali, CIAT, 1985. p. 15-28.

GUIMARAES, G. M.; FREIRE FILHO, F. R. & ARAÚJO, J. P. P. Avaliação da produtividade e do sistema radicular do caupi, em condições naturais de deficiência hídrica. In: REUNIÃO DA SOCIEDADE LATINO-AMERICANA DE FISIOLOGIA, 9., Viçosa, MG, 1983. Resumos. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1983. p. 19.

GREACEN, E. L. & OH, J. S. Physics of root growth. Nature New Biol., 235:24-35, 1972.

HALL, A. E. Adaptation of annual plants to drought in relation to improvements in cultivars. HortSci., 16(1):37-8, 1981.

HALTERLEIN, A. J. Bean. In: TEARE, I. D. & PEAT, M. M., eds. Crop-water relations. New York, John Wiley, 1982. p. 157-85.

- HANKS, R. J.; KELLER, J.; RASMUSSEN, V. P. & WILSON, G. D. Line source sprinkler for continuous variable irrigation-crop production studies. *Soil Sci. Am. J.*, 40:428-9, 1976.
- HENCKEL, P. A. Physiological ways of plant adaptation against drought. *Agrochimica*, 19(5):431-5, 1975.
- HERNANDEZ, L. F. & ORIOLI, G. A. Relationships between root permeability to water, leaf conductance and transpiration rate in sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars. *Plant Soil*, 85:229-35, 1985.
- HOFSTRA, G. & HESKETH, J. D. The effects of temperature and CO₂ enrichment on photosynthesis in soybean. In: ENVIRONMENTAL AND BIOLOGICAL CONTROL OF PHOTOSYNTHESIS. The Hague, W. Junk, 1975. p. 71-80.
- HOOGENBOOM, G.; HUCK, M. G. & PETERSON, C. M. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. *Agron. J.*, 79:607-14, 1987.
- HOSTALÁCIO, S. & VÁLIO, I. F. M. Desenvolvimento de plantas de feijão CV. Golano Precoco, em diferentes regimes de irrigação, *Pesq. Agropec. Bras.*, 19(2):211-18, 1984.

- HSIAO, T. C.; AGEVEDO, E. & FERERES, E. Stress metabolism: Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 273:470-500, 1976.
- HUBICK, K. T.; TAYLOR, J. S. & REID, D. M. The effects of drought on levels of abscisic acid, cytokinins, gibberellins and ethylene in aeroponically-growth sunflower plants. *J. Plant Growth Regul.*, 4:139-52, 1986.
- HUCK, M. G.; ISHIHARA, K.; PETERSON, C. M. & USHIJIMA, T. Soybean adaptation to water stress at selected stages of growth. *Plant Physiol.*, 73:422-7, 1983.
- HURD, E. A. Can we breed for drought resistance? In: LARSON, K. L. & EASTIN, I. D., eds. *Drought injury and resistance in crops*. Madison, CSSA, 1972. p. 77-88.
- HURD, E. A. Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. *Agron. J.*, 60:201-5, 1968.
- HURD, E. A. Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric. Meteorol.*, 14:39-55, 1974.
- HURD, E. A. Plant breeding for drought resistance. In: KOZLOWSKI, T. T., ed. *Water deficits and plant growth*. New York, Academic Press, 1976. v. 4. p. 317-53.

IBARRA, F. Efectos de sequía en características morfofisiológicas en genotipos de frijol en dos localidades de Durango, Mexico. In: INTERNATIONAL BEAN DROUGHT WORKSHOP, 1987. Cali, Colombia. Proceedings. Cali, CIAT, 1987. p.4-42.

JUNG, Y. S. & TAYLOR, H. M. Differences in water uptake rates of soybean roots associated with time and depth. Soil Sci., 137(5):341-50, 1984.

LAWN, R. J. Response of four grain legumes to water stress in South-Eastern Queensland. I. Physiological response mechanisms. Aust. J. Agric. Res., 33:481-95, 1982a.

LAWN, R. J. Response of four grain legumes to water stress in South-Eastern Queensland. II. Plant growth and soil water extration patterns. Aust. J. Agric. Res., 33:497-509, 1982b.

LAWN, R. J. Response of four grain legumes to water stress in South-Eastern Queensland. III. Dry matter production, yield and water use efficiency. Aust. J. Agric. Res., 33:511-21, 1982c.

LEVITT, J. Responses of plants to environmental stresses. New York, Academic Press, 1980. v.2.

LOBATO, O. J. da S. M. Disponibilidade hídrica e fórmula climática do município de Goiânia e municípios limítrofes. *Anais da Escola de Agronomia e Veterinária, Goiânia*, 2(1):7-16, 1972.

LOCKHART, J. A. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theor. Biol.*, 8:264-76, 1965.

LOGSDON, S. D.; RENEAU Jr., R. B. & PARKER, J. C. Corn seedling root growth as influenced by soil physical properties. *Agron. J.*, 79:221-4, 1987.

LORENS, G. F.; BENNETT, J. M. & LOGGALE, L. B. Differences in drought resistance between two corn hybrids. I. Water relations and root length density. *Agron. J.*, 79:802-7, 1987.

LUDLOW, M. M.; FISHER, M. J. & WILSON, J. R. Stomatal adjustment to water deficits in three tropical grasses and a tropical legume grown in controlled conditions and in the field. *Aust. J. Plant Physiol.*, 12:131-49, 1985.

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

KASPAR, T. G.; TAYLOR, H. M. & SHIBLES, R. M. Taproot-elongation rates of soybean cultivars in the glasshouse and their relation to field rooting depth. *Crop Sci.*, 24:916-20, 1984.

KRAMER, P. J. Drought, stress, and the origin of adaptations.
In: TUNER, K.G. & KRAMER, P. J., eds. Adaptation of plants to
water and high temperature stress. New York, John Wiley, 1980.
p.7-20.

KRAMER, P. J. & BULLOCK, H. C. Seasonal variations in the
proportions of suberized and unsuberized roots of trees in
relation to the absorption of water. Amer. J. Bot., 53:200-4,
1966.

MARKHART, A. H. comparative water relations of *Phaseolus*
vulgaris L. and *Phaseolus acutifolius* Gray. Plant Physiol.,
77:113-7, 1985.

MATTHEWS, M. A.; VOLKENBURGH, E. van & BOYER, J. S. Acclimation
of leaf growth to low water potentials in sunflower. Plant,
Cell Environ., 7:199-206, 1984.

MAYAKI, W. C.; TEARE, I. D. & STONE, L. R. Top and root growth
of irrigated and nonirrigated soybean. Crop Sci., 16:92-4,
1976.

MCCREE, K. J. Whole-plant carbon balance during osmotic
adjustment to drought and salinity stress. Aust. J. Plant
Physiol., 13:33-43, 1986.

MCGREE, K. J.; KALLSEN, G. E. & RICHARDSON, S. G. Carbon balance of sorghum plants during osmotic adjustment to water stress. *Plant Physiol.*, 76:898-902, 1984.

MILLAR, A. A. & GARDNER, W. R. Effect of the soil and plant water potentials on the dry matter production of snap beans. *Agron. J.*, 64:559-62, 1972.

MULROY, T. W. & RUNDEL, P. W. Annual plants: adaptations to desert environments. *Bio Science*, 27(2):109-14, 1977.

NAMKEN, L. N.; WIEGAND, G. L. & WILLIS, W. G. Soil and air temperature as limitations to more efficient water use. *Agric. Meteorol.*, 14:169-81, 1974.

NEWELL, R. L. & WILHELM, W. W. Conservation tillage and irrigation effects on corn root development. *Agron. J.*, 79:160-5, 1987.

NEWMAN, E. I. A method of estimating the total length of root in a sample. *J. Appl. Ecol.*, 3:139-45, 1966.

NEWMAN, E. I. Root and soil relations. In: CARSON, E. W., ed. *The plant root and its environment*. Charlottesville, University Press of Virginia, 1974. p. 363-440.

- NICOLAS, M. E.; GLEADOW, R. M. & DALLING, M. J. Effect of post-anthesis on cell division and starch accumulation in developing wheat grains. *Ann. Bot.*, 55:1433-44, 1985a.
- NICOLAS, M. E.; LAMBERGS, H.; SIMPSON, R. J. & DALLING, M. J. Effects of drought on metabolism and partitioning of carbon in two wheat varieties differing in drought tolerance. *Ann. Bot.*, 55:727-42, 1985b.
- OOSTERHUIS, D. M. & WULLSCHLEGER, S. D. Osmotic adjustment in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves and roots in response to water stress. *Plant Physiol.*, 84:1154-7, 1987.
- O'TOOLE, J. C. & BLAND, W. L. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.*, 41:91-145, 1987.
- O'TOOLE, J. C.; OZBUN, J. L. & WALLACE, D. H. Photosynthetic response to water stress in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.*, 40:111-4, 1977.
- PARKER, J. Drought resistance mechanisms. In: KOZLOWSKI, T. T., ed. *Water deficits and plant growth*. New York, Academic Press, 1968. p. 195-234.
- PASSIOURA, J. B. The effect of root geometry on the yield of wheat growing on stored water. *Aust. J. Agric. Res.*, 23(5):745-52, 1972.

- PASSIOURA, J. B. Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 43:117-21, 1977.
- PASSIOURA, J. B. Resistance to drought and salinity: Avenues for improvement. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13:191-201, 1986.
- PASSIOURA, J. B. Water transport in and to roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39:245-65, 1988.
- PASTERNAK, D. & WILSON, G. L. Effects of heat waves on grain sorghum at the stage of head emergence. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, 9:636-8, 1969.
- PLAUT, Z.; BLUM, A. & ARNON, I. Effect of soil moisture regime and row spacing on grain sorghum production. *Agron. J.*, 61:344-7, 1969.
- PROFFITT, A. P. B.; BERLINER, P. B. & OOSTERHUIS, D. M. A comparative study of root distribution and water extraction efficiency by wheat grown under high- and low-frequency irrigations. *Agron. J.*, 77(5):655-62, 1985.
- REICOSKY, D. C.; MILLINGTON, R. J.; KLUTE, A. & PETERS, D. B. Patterns of uptake and root distribution of soybean (*Glycine max* L.) in the presence of a water table. *Agron. J.*, 64:292-7, 1972.

RESENDE, M.; HENDERSON, D. W. & FERERES, E. Frequência de irrigação, desenvolvimento e produção do feijão kidney. *Pesq. Agropec. Bras.*, 16(3):363-70, 1981.

RICHARDS, R. A. & PASSIOURA, J. B. Seminal root morphology and water use of wheat. I. Environmental effects. *Crop Sci.*, 21:249-52, 1981a

RICHARDS, R. A. & PASSIOURA, J. B. Seminal root morphology and water use of wheat. II. Genetic variation. *Crop Sci.*, 21:253-5, 1981b.

SCHMIDT, J. W. Drought resistance and wheat breeding. *Agric. Water Manage.*, 7:181-94, 1983.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D. & HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148:339-46, 1965.

SCHULZE, F. D.; SCHILLING, K. & NAGARAJAH, S. Carbohydrate partitioning in relation to whole plant production and water use of *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Oecologia*, 58:169-77, 1983.

SHARP, R. E. & DAVIES, W. J. Root distribution and water uptake by water stressed maize. *Plant Physiol.*, 69:15, 1982.

- SHARP, R. E. & DAVIES, W. J. Solute regulation and growth by roots and shoots of water-stressed maize plants. *Planta*, 147:43-9, 1979.
- SHIMISHI, D. The effect of nitrogen supply on transpiration and stomatal behaviour of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *New Phytol.*, 69:405-12, 1970.
- SILVA, H. T. & GUIMARÃES, C. M. Estudo da densidade e do tamanho dos estômatos de folhas de cultivares de feijão sob diferentes níveis hídricos. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 3., Vitória, 1990. Resumos. Vitória, EMCAPA, 1990. Resumo 45. (EMCAPA. Documentos, 62).
- SOBRADO, M. A. & TURNER, N. C. Photosynthesis, dry matter accumulation and distribution in the wild sunflower *Helianthus petiolaris* and the cultivated sunflower *Helianthus annuus* as influenced by water deficits. *Oecologia*, 69(2):181-7, 1986.
- SOUZA, J. G. de. Influência do déficit hídrico na concentração de prolina livre e no crescimento de algodão. Fortaleza, Universidade Federal do Ceará, 1977. 68p. Tese Mestrado.

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, 1988. 66 p. (EMBRAPA-CNPAF. Documentos, 23).

STONE, L. F.; PORTES, T. A. de & MOREIRA, J. A. A. Efeito da tensão da água do solo sobre a produtividade e crescimento do feijoeiro. II. Crescimento. Pesq. Agropec. Bras., 23(5):503-10, 1988.

STONE, L. R.; TEARE, I. D.; NICKEL, C. D. & MAYAKI, W. C. Soybean root development and soil water depletion. Agron. J., 68:677-80, 1976.

SULLIVAN, G. Y. Mechanisms of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. In: RAO, N. G. P. & HOUSE, L. R., eds. Sorghum in Seventies. New Delhi, Oxford and India Book House, 1972. p. 247-64.

TAKANI, S.; TURNER, N. C. & RAWSON, H. M. Leaf expansion of four sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in relation to water deficits. I. Patterns during plant development. Plant, Cell Environ., 4:399-407, 1981.

TALL, M. Abnormal behaviour in wildy mutants of tomato. Plant Physiol., 41:1387-91, 1966.

- TAYLOR, H. M. Methods of studying root systems in the field. *HortScience*, 21(4):952-56, 1986.
- TAYLOR, H. M. & KLEPPER, B. Rooting density and water extraction patterns for corn (*Zea mays* L.). *Agron. J.*, 65:985-8, 1973.
- TAYLOR, H. M. & KLEPPER, B. Water relations of cotton: I. root growth and water use as related to top growth and water content. *Agron. J.*, 66:584-8, 1974.
- THORNTHWAITE, C. W. An toward a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, New York, 38:55, 1948.
- TURNER, N. G. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13:175-80, 1986a.
- TURNER, N. G. Crop water deficits: A decade of progress. *Adv. Agron.*, 39:1-51, 1986b.
- TURNER, N. G. Designing crops for dryland Australia: Can the deserts help us? *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 47:29-34, 1981.
- TURNER, N. G. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In: MUSSELL, H. & STAPLES, R. C., eds. *Stress physiology in crop plants*. New York, John Wiley, 1979. p. 343-72.

TURNER, N. C. & BEGG, J. E. Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant Soil*, 58:97-131, 1981.

TURNER, N. C. & JONES, M. M. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: TURNER, N. C. & KRAMER, P. J., eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York, John Wiley, 1980. p. 87-103.

WESTGATE, M. E. & BOYER, J. S. Growth of leaves, roots, stems, and silks at low water potentials in maize. *Plant Physiol.*, 69:14, 1982.

WIEN, H. C.; LITTLETON, E. J. & AYANABA, A. Drought stress of cowpea and soybean under tropical conditions. In: MUSSELL, H. & STAPLES, R. C., eds. *Stress physiology in crop plants*. New York, John Wiley, 1979. p. 283-301.

WHITE, J. W. Preliminary results of the bean international drought yield trial. In: INTERNATIONAL BEAN DROUGHT WORKSHOP, 1987. Cali, Colombia. *Proceedings*. Cali, CIAT, 1987. p.126-45.

WHITE, J. W. & CASTILLO, J. A. Studies at CIAT on mechanisms of drought tolerance in beans. In: INTERNATIONAL BEAN DROUGHT WORKSHOP, 1987. Cali, Colombia. *Proceedings*. Cali, CIAT, 1987. p.146-64.

WRIGHT, G. C. & SMITH, C. G. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. II. Root water uptake and water use. Aust. J. Agric. Res., 34:827-36, 1983.

WRIGHT, G. C.; SMITH, R. C. G. & McWILLIAN, J. R. Differences between two sorghum genotypes in adaptation to drought stress. I. Crop growth and yield responses. Aust. J. Agric. Res., 34:815-26, 1983a.

WRIGHT, G. C.; SMITH, R. C. G. & MORGAN, J. M. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. III. Physiological responses. Aust. J. Agric. Res., 34:837-51, 1983b.