

COEFICIENTES DE RESPIRAÇÃO DE CRESCIMENTO E DE
MANUTENÇÃO EM MILHO (*Zea mays* L.) E ARROZ (*Oryza sativa* L.)
SUBMETIDOS AO ESTRESSE DE ALUMÍNIO

EDUARDO CARUSO MACHADO

Orientador : Prof. Dr. ANTONIO ROBERTO PEREIRA

Tese apresentada à Escola Superior
de Agricultura "Luiz de Queiroz",
da Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Doutor em
Agronomia. Área de Concentração:
Solos e Nutrição de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Fevereiro, 1987

HOMENAGEM

À Hyppolito Romano Machado (em memória)

À

Gracia,

Celina,

Carlos Eduardo, Renata e Ricardo

DEDICO

AGRADECIMENTO

Desejo expressar meus agradecimentos às seguintes pessoas e entidades que tornaram possível a execução deste trabalho:

-ao Dr. Antonio Roberto Pereira que tem-se dedicado, desde meu ingresso no Instituto Agronômico de Campinas, a orientar-me com segurança e amizade.

-Aos Professores Drs. Luis Roberto Angelocci, Epaminondas de B. Ferraz e Nilson Augusto Villa Nova, do Departamento de Física e Meteorologia, ESALQ/USP, pelos ensinamentos e colaboração.

-Ao Dr. Glauco Pinto Viegas, Presidente da Fundação Cargill, por ter financiado parcialmente este projeto.

-Ao Dr. Pedro Roberto Furlani, da Seção de Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas, do IAC, pela orientação em técnicas de hidroponia.

-Ao Dr. Oivaldo Brununi, da Seção de Climatologia Agrícola, do IAC, pela colaboração.

-Ao Biólogo Rodolfo Galvão pela colaboração na condução dos experimentos.

-Aos Docentes do Curso de Solos e Nutrição de Plantas, da ESALQ/USP, pelos ensinamentos.

-Ao CNPq pela bolsa concedida.

-Ao Instituto Agronômico de Campinas por ter possibilitado minha participação em cursos de pós-graduação e pelas facilidades oferecidas durante a execução deste trabalho, em especial a Seção de Fisiologia.

INDICE

	<u>Página</u>
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DA LITERATURA	4
3. MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1. Obtenção e crescimento de plantas	16
3.1.1. Milho	18
3.1.2. Arroz	20
3.2. Sistema aberto de trocas gasosas	21
3.2.1. Câmara de trocas de CO ₂ e sistema de iluminação	23
3.2.2. Sistema de suprimento, condicionamento, controle e medida do fluxo de ar	26
3.2.2. Sistema de amostragem, análise de CO ₂ e registro	27
3.3. Cálculos do balanço de carbono	28
4. RESULTADOS	34
4.1. Arroz	34
4.2. Milho	43
5. DISCUSSÃO	52
5.1. Plantas crescidas sem estresse de Al ³⁺	52
5.2. Plantas crescidas sob condições de estresse de Al ³⁺	63
6. CONCLUSÕES	68
7. LITERATURA CITADA	70
APÊNDICE	87

COEFICIENTES DE RESPIRAÇÃO DE CRESCIMENTO E DE MANUTENÇÃO
EM MILHO (*Zea mays* L.) E ARROZ (*Oryza sativa* L.) SUBMETIDOS
AO ESTRESSE DE ALUMÍNIO

Eduardo Caruso Machado

Orientador: Dr. Antonio Roberto Pereira

RESUMO

Da produção fotossintética bruta de uma planta uma fração é convertida em fitomassa (biossíntese), outra é destinada a manutenção da integridade celular e outra é oxidada a CO_2 e H_2O pela respiração. Conceitualmente, as perdas respiratórias estão associadas à biossíntese de nova fitomassa, e com a manutenção da fitomassa existente. O balanço diário de carbono (BC) da planta, ou de seus órgãos separadamente, pode ser descrito pela equação $\Delta P/\Delta t = Y(\Delta S/\Delta t - M P)$, onde $\Delta P/\Delta t$ é o incremento diário de fitomassa, Y a eficiência de conversão (incremento de fitomassa por unidade de substrato utilizado), $\Delta S/\Delta t$ o substrato disponível, M o coeficiente de respiração de manutenção e P a fitomassa a ser mantida. Neste trabalho teve-se como objetivos: 1) montar um sistema para medidas do BC, sob condições controladas, em plantas intactas; 2) determi-

nar a eficiência de conversão e o coeficiente de respiração de manutenção de plantas intactas e de seus órgãos, raízes e parte aérea, separadamente, em cultivares de milho e arroz, tolerantes e sensíveis ao Al^{3+} , quando submetidos ao estresse. Foram utilizados dois híbridos simples de milho, HS 1227 e HS 7777, e duas cultivares de arroz, IAC-165 e IAC-899. As cultivares HS 1227 e IAC-165 são tolerantes, enquanto que HS 7777 e IAC-899 são sensíveis ao Al^{3+} . Os coeficientes Y e M foram estimados variando-se $\Delta P/\Delta t$ em função de $\Delta S/\Delta t$, os quais foram medidos pelo fluxo de CO_2 em períodos alternados de 12h de luz (influxo de CO_2) e escuro (efluxo de CO_2). Os parâmetros $\Delta P/\Delta t$ e $\Delta S/\Delta t$ foram obtidos em duas condições: uma de alta irradiância, em que as plantas cresciam ativamente; outra, com baixa irradiância onde o influxo fotossintético diário de CO_2 era balanceado pelas perdas respiratórias e $\Delta P/\Delta t = 0$, ou $\Delta S/\Delta t = MP$ (estado de manutenção). O sistema de medidas desenvolvido mostrou-se adequado para medidas das trocas de CO_2 da planta, permitindo a análise das relações quantitativas entre fotossíntese, respiração e crescimento. A eficiência de conversão da planta (Y) e da parte aérea (Y_A) não diferiram entre milho (C4) e arroz (C3), indicando que o metabolismo fotossintético não interfere no processo de conversão de fotossintetizados em fitomassa. Independente da cultivar, Y_A foi maior que Y_R (eficiência de conversão das raízes); enquanto que o coeficiente de respiração de manutenção foi sempre maior para as raízes. A menor eficiência das raízes pode estar relacionada à necessidade adicional de energia para a absorção iônica, acrescida da baixa eficiência respiratória das raízes. A avaliação da produção bruta de fotossintetizados permite a diferenciação entre cultivares tolerantes e sensíveis ao Al^{3+} . Entretanto, não houve evidências que pos-

sibilitem relacionar eficiência de conversão ou coeficiente de respiração de manutenção com tolerância ao estresse de Al^{3+} .

RESPIRATION GROWTH AND MAINTENANCE COEFFICIENTS IN MAIZE (*Zea mays* L.)
AND RICE (*Oryza sativa* L.) GROWN UNDER ALUMINUM STRESS

Eduardo Caruso Machado

Antonio Roberto Pereira

Advisor

SUMMARY

A fraction of the gross photosynthesis production of a plant is converted into phytomass (biosynthesis), another is used for maintenance of the cells machinery and another is oxidized as CO_2 and H_2O by the respiration. Theoretically the respiratory losses are associated with the biosynthesis of the new phytomass, and with the maintenance of the existing phytomass. The daily carbon balance of the whole plant, or of its organs, can be described by the equation $\Delta P/\Delta t = Y(\Delta S/\Delta t - M P)$, where $\Delta P/\Delta t$ is the daily growth of the phytomass, Y is the conversion efficiency (phytomass growth by the unit substrate used), $\Delta S/\Delta t$ is the available substrate, M is the maintenance coefficient, and P is the present phytomass.

This work had two objectives: 1) to construct a system for measuring the carbon balance, under controlled conditions, in whole plants; 2) to determine the conversion efficiency (Y) and maintenance coefficient (M)

of whole plants and its organs, roots and tops, in maize and rice, sensitives and tolerant to aluminum toxicity, grown under such stress.

Two single maize hybrids, 'HS 1227' and 'HS 7777', and two rice cultivars, IAC-165 and IAC-899, were used. 'HS 1227' and 'IAC-165' are tolerant, while 'HS 7777' and 'IAC-899' are sensitives to Al^{3+} . Coefficients Y and M were estimated by varying $\Delta P/\Delta t$ as a function of $\Delta S/\Delta t$, which were measured by the CO_2 flux in alternated periods of 12h of light (CO_2 influx) and of dark (CO_2 efflux). The parameters $\Delta P/\Delta t$ and $\Delta S/\Delta t$ were obtained under two conditions: one of high irradiance, where the plants grew actively; another with low irradiance, where the daily photosynthetic influx of CO_2 was balanced by the respiratory losses and $\Delta P/\Delta t = 0$, that is, $\Delta S/\Delta t = M P$ (maintenance state). Without the Al^{3+} the whole plant (Y) and the top (Y_A) conversion efficiency were, respectively, about 0.75 and 0.80, for both maize (C4 plant) and rice (C3 plant), showing that photosynthetic pathway, apparently, does not interfere with the conversion process. Independently of the species Y_A was greater than Y_R (root efficiency) while for the maintenance coefficient the inverse was true. The smaller efficiency of the roots can be associated with the need for extra energy for the ionic absorption from the soil solution, and also with a low respiration efficiency. Under Al^{3+} stress the sensitives cultivars, IAC-899 and HS 7777, had a reduction of approximately 20% in $\Delta S/\Delta t$ and $\Delta P/\Delta t$, while for the tolerant, 'IAC-165' and 'HS 1227', such parameters practically were not affected. Under Al^{3+} stress, in all cultivars, Y_R increased by 12 to 15%, while Y_A was not affected. The increase in Y_R was about the same irrespective to the cultivars, tolerant or not, and for such it is not possible to use it for screening plants. The maintenance coefficient showed also no relationships with tolerance to aluminum toxicity.

1. INTRODUÇÃO

Geralmente, plantas cultivadas em solos com elevada acidez tem seu crescimento diminuído devido principalmente, à presença e à ação tóxica do alumínio (Al^{3+}). O Al^{3+} é tóxico à maioria dos vegetais, interferindo em vários processos metabólicos, diminuindo a eficiência do uso da água e de nutrientes (FOY, 1974, 1983a,b; FOY et alii, 1978; RODRIGUES, 1979; CALBO e CAMBRAIA, 1980; CAMBRAIA e CALBO, 1980; CAMBRAIA et alii, 1983a; FURLANI, 1983; OHKI, 1986).

Uma alternativa para melhorar o desempenho das plantas em solos ácidos é a utilização de cultivares tolerantes a ação tóxica do Al^{3+} (FOY, 1983a,b; FURLANI, 1983; FURLANI et alii, 1983). Evidências experimentais indicam a existência de comportamento diferencial quanto à tolerância ao Al^{3+} , tanto entre espécies como entre cultivares da mesma espécie (FOY, 1974, 1983a,b; FAGERIA e ZIRMMERMAN, 1979; FURLANI e HANNA, 1984). As diferenças entre cultivares, sob controle genético, possibilitam que genótipos tolerantes sejam utilizados em programas de melhoramento (CAMARGO et alii, 1980; DUVICK et alii, 1981; DEVINE, 1982; FOY, 1983a,b; FURLANI et alii, 1983).

Tanto os mecanismos da ação tóxica como os que condicionam a tolerância ao Al^{3+} não estão completamente elucidados, sendo associados a vários processos fisiológicos (FOY et alii, 1978; FOY, 1983a,b). O melhor entendimento de tais mecanismos pode aumentar a probabilidade de sucesso na obtenção de cultivares tolerantes. A fisiologia comparada de cultivares de mesma espécie que difiram quanto a tolerância ao Al^{3+} é uma das formas adequadas para elucidar estes mecanismos de tolerância.

Entre os processos afetados pelo Al^{3+} incluem-se a fotossíntese e a respiração (HUCK, 1972; FOY et alii, 1974; RODRIGUES, 1979; CAMBRAIA et alii, 1983a; OHKI, 1986). Em sorgo e trigo a taxa de fotossíntese diminui com o aumento na concentração de Al^{3+} na solução nutritiva, resultando em menor crescimento (CAMBRAIA et alii, 1983a; OHKI, 1986). Tal efeito é mais acentuado em cultivares sensíveis (CAMBRAIA et alii, 1983a).

As taxas de crescimento e de respiração de diversos cultivares de Stylosanthes diminuem na presença de alumínio na solução nutritiva (RODRIGUES, 1979). O Al^{3+} parece impedir a utilização do ATP na fosforilação de carboidratos (CLARKSON, 1969), visto que há acúmulo de ATP e UTP em plantas tratadas com Al^{3+} (CLARKSON, 1966). Porém, estudos que analisem o efeito do Al^{3+} sobre estes dois processos conjuntamente parecem não serem disponíveis.

Fotossíntese, respiração e crescimento são processos intimamente relacionados e interdependentes, sendo importante analisá-los conjuntamente. A energia necessária para síntese de fitomassa a partir de fotossintetizados, bem como para os processos de manutenção da fitomassa já existente são fornecidos pela respiração. Desta forma, o crescimento de uma planta é determinado pela produção de fotossintetizados, pela eficiência de conversão e pelos custos com manutenção.

Eficiência de conversão é o incremento de fitomassa por unidade de substrato utilizado no crescimento. A taxa de uso de substrato para manter ativa a fitomassa existente é o coeficiente de manutenção (BEEVERS, 1970; McCREE, 1970; THORNLEY, 1970). Tais coeficientes podem ser deduzidos do balanço diário de carbono, aplicando-se a lei da conservação de massa, sendo os valores de influxo (fotossíntese) e efluxo de CO_2 (respiração) medidos em períodos alternados de luz e escuro (THORNLEY, 1970, 1976).

Na literatura encontram-se trabalhos que relatam o efeito da temperatura (McCREE, 1974; McCREE e AMTHOR, 1982), do fotoperíodo (HANSEN e JENSEN, 1977; McCREE e KRESOVICH, 1978), do estresse hídrico (WILSON et alii, 1980), da composição da planta (PENNING DE VRIES, 1975a), da idade (YAMAGUCHI, 1978; LOPES, 1979), da taxa de crescimento (McCREE, 1982), das fontes de nitrogênio e simbiose com rizóbios (VISSER e LAMBERS, 1983) e do estresse salino (SCHWARZ e GALE, 1981), sobre os coeficientes de crescimento e manutenção. No entanto, não há informações sobre o comportamento de tais coeficientes em plantas submetidas ao estresse de Al^{3+} .

Os propósitos deste trabalho foram: 1) desenvolver e adaptar um sistema para medidas do balanço de carbono, sob condições controladas, em plantas de milho e arroz; 2) determinar a eficiência de conversão e o coeficiente de manutenção de plantas intactas e de seus órgãos, raízes e parte aérea, separadamente, em cultivares tolerantes e sensíveis ao Al^{3+} , quando submetidas ao estresse de Al^{3+} .

2. REVISÃO DA LITERATURA

A produção fotossintética de açúcares simples (trioses-P) representa apenas a primeira fase numa complexa seqüência de processos que resultam no crescimento das plantas. Os fotossintetizados são, juntamente com os minerais essenciais, o substrato primário para o metabolismo da planta.

Do produto total da fotossíntese uma fração é convertida em fitomassa, outra é destinada à manutenção da integridade celular, e outra é oxidada a CO_2 e H_2O pela respiração. Portanto, o crescimento é determinado pela quantidade de substrato fotossintetizado, pela quantidade de substrato utilizado nos processos de manutenção, e pela eficiência com que o substrato remanescente é convertido em fitomassa (BEEVERS, 1970; McCREE, 1970; THORNLEY, 1970, 1976, 1977; EVANS, 1975; McDERMITT e LOOMIS, 1981). Crescimento é a conversão do substrato fotossintetizado em componentes específicos e sua incorporação em estruturas celulares, com conseqüente incremento de fitomassa (THORNLEY, 1970, 1976, 1977; PENNING DE VRIES, 1975a; PENNING DE VRIES et alii, 1980). Manutenção corresponde à reposição de compostos naturalmente degradados, principalmente proteínas, e a conserva-

ção dos gradientes eletroquímicos e de metabólitos nas células não resultando, porém, em incremento de fitomassa (PENNING DE VRIES, 1975a,b).

No balanço de carbono a respiração é o inverso da fotossíntese, isto é, há liberação de CO_2 com correspondente perda de massa. Bioquimicamente, a respiração inclui a via da glicólise (via Embden-Meyerhoff-Parnas), a via da pentose-fosfato, o ciclo dos ácidos tricarboxílicos e a cadeia de transporte de elétrons com consequente fosforilação do ADP (adenosina bisfosfato), não representando, portanto, somente perdas de CO_2 (BEEVERS, 1970; LEHNINGER, 1976). Nas reações em que carboidratos e outros compostos orgânicos são oxidados a CO_2 e H_2O , a energia do substrato fotossinteticamente produzido é convertida em ATP (adenosina trifosfato) e nucleotídeos reduzidos de piridina (NRP=NADH e NADPH_2). Nas reações de oxidação há formação de compostos intermediários que são utilizados na síntese de compostos essenciais ao crescimento e à manutenção das células (BEEVERS, 1970; PENNING DE VRIES, 1975a,b; PENNING DE VRIES et alii, 1980). A energia e os redutores necessários à biossíntese são fornecidos, respectivamente, pelo ATP e NRP (BEEVERS, 1970). Desta forma, a respiração é um processo ativo e importante no sistema produtivo agindo diretamente sobre a utilização e distribuição dos produtos da fotossíntese.

Conceitualmente, a energia gerada na respiração pode ser separada em dois componentes: um, associado ao crescimento (respiração de crescimento); outro, à manutenção da integridade da planta (respiração de manutenção) (BEEVERS, 1970; McCREE, 1970; THORNLEY, 1970, 1976, 1977; PENNING DE VRIES, 1975a,b; LAMBERS et alii, 1983).

A parte da respiração relacionada ao crescimento, corresponde à quantidade de carboidratos necessária para suprir energia às reações de síntese de nova fitomassa. De forma semelhante, respiração de manutenção

corresponde à quantidade de carboidratos necessária para suprir energia aos processos biológicos e bioquímicos da planta sem haver, no entanto, crescimento. A soma dos dois componentes dá a respiração total.

Evidentemente, não existe dois tipos de respiração. Entretanto, este conceito é útil na interpretação e quantificação do destino dos fotossintetizados oxidados.

A hipótese de fracionamento da respiração foi inicialmente quantificada por McCREE (1970), através de medidas de trocas de CO_2 em plantas intactas, resultando na equação

$$R = k F_B + c P , \quad (1)$$

onde a taxa de respiração da planta (R) é proporcional à taxa de fotossíntese bruta (F_B) e a fitomassa seca (P) expressa em equivalentes CO_2 ($1,43 \times$ fitomassa seca), sendo k e c constantes. Conceitualmente, o termo $k F_B$ corresponde à atividade respiratória associada ao crescimento, e $c P$ à manutenção (HUNT e LOOMIS, 1979). Como a maior parte do componente manutenção resulta da degradação de proteínas (PENNING DE VRIES, 1975b), a taxa de respiração de manutenção pode também ser relacionada com o conteúdo protéico ao invés da fitomassa seca (de WIT et alii, 1970; McCREE, 1974).

A equação (1) é empírica, sendo válida somente para plantas inteiras, em estado de equilíbrio dinâmico, para intervalos iguais ou maiores que 1 dia. Para órgãos que dependam da translocação como fonte única de produtos fotossintetizados a equação (1) não é válida (THORNLEY, 1970).

Enquanto McCREE (1970) foi responsável pelo ponto de partida, coube a THORNLEY (1970, 1976) a conceituação e formalização das relações entre fotossíntese, crescimento e respiração.

Durante o crescimento da planta, ou de um órgão, há suprimento e utilização de energia e massa que obedecem, as respectivas leis de conservação. THORNLEY (1970) estabeleceu a equação de conservação de carbono na planta, considerando que no estado de equilíbrio todo substrato disponível, num dado intervalo de tempo, é inteiramente utilizado no mesmo período,

$$\Delta S - \Delta P - \Delta S_C - \Delta S_M = 0 \quad , \quad (2)$$

onde ΔS é o suprimento bruto de substrato pela fotossíntese, ΔP é o incremento de fitomassa, ΔS_C é a fração do substrato respirada para suprir energia à síntese de ΔP (síntese de nova fitomassa), e ΔS_M é a fração do substrato respirada para suprir energia aos processos de manutenção. Se considerarmos um órgão isoladamente ΔS representa a taxa de translocação para o órgão. As variáveis da equação (2), e das equações seguintes, devem ser expressas nas mesmas unidades, por exemplo, em equivalentes de CO_2 .

A taxa de respiração (R), no intervalo de tempo Δt , é representada pela soma de ΔS_C e ΔS_M , isto é,

$$R = (\Delta S_C + \Delta S_M) / \Delta t \quad . \quad (3)$$

THORNLEY (1970) definiu a Eficiência de Conversão (Y) através da relação,

$$Y = \Delta P / (\Delta P + \Delta S_C) \quad , \quad (4)$$

que representa a quantidade de fitomassa formada (ΔP) por unidade de subs-

trato consumido para o crescimento ($\Delta P + \Delta S_C$). Quanto menor o valor de ΔS_C , maior a eficiência (Y) do processo construtivo.

Resultados experimentais indicam que a eficiência de conversão da planta inteira é independente da temperatura (McCREE, 1974; McCREE e SILSBURY, 1978; McCREE e AMTHOR, 1982), do tipo de mecanismo fotosintético, C3 ou C4 (McCREE, 1974; RYLE et alii, 1976; YAMAGUCHI, 1978), da deficiência hídrica (WILSON et alii, 1980), variando, no entanto, com o fotoperíodo (HANSEN e JENSEN, 1977), com o tipo de fonte de N no meio de cultivo (VISSER e LAMBERS, 1983), e com a composição da fitomassa formada (PENNING DE VRIES et alii, 1974)

Para planta inteira, de diversas espécies, Y varia entre 0,60 e 0,80 (HUNT e LOOMIS, 1979; RUGET, 1980a), sendo mais frequente valores ao redor de 0,75. Entretanto, quando Y é determinado separadamente para órgãos a variação é bem maior, de 0,40 a 0,95. Em geral, os valores de Y para raízes (0,40 a 0,75), são menores que aqueles encontrados para a parte aérea (0,70 a 0,95) da mesma espécie (HANSEN e JENSEN, 1977; YAMAGUCHI, 1978; LAMBERS, 1979; LAMBERS et alii, 1979; SZANIAWSKI, 1981; SZANIAWSKI e KILKIEWICZ, 1982).

O valor de Y depende da composição da fitomassa formada. Pela análise bioquímica dos processos de síntese PENNING DE VRIES et alii, (1974) e PENNING DE VRIES (1975a), calcularam a necessidade em glicose para prover esqueletos de carbono, redutores e ATP para sintetizar cada componente da fitomassa (proteínas, lipídeos, aminoácidos, lignina, etc).

Denomina-se valor de produção (VP) a quantidade de cada produto formado por quantidade de glicose consumida. Quando a composição da planta é considerada VP é igual a Y. No cálculo de VP, PENNING DE VRIES et alii (1974), consideraram que a biossíntese ocorreria pela rota

bioquímica mais eficiente, e que em condições aeróbicas o número de ATP formado por molécula de NADH_2 oxidada é igual a 3, isto é relação $P:O=3$.

A síntese de 1g de proteína ou lipídeo, por exemplo, requer mais energia que a síntese de 1g de amido, fazendo com que os VPs dos primeiros sejam menores. Não é surpreendente, portanto, que o aumento no teor de óleos ou proteínas numa planta provoque decréscimo na taxa de crescimento e produtividade, se o suprimento de substrato for o mesmo (de WIT et alii, 1979). YAMAGUCHI (1978) mostrou, em termos bioenergéticos que a síntese de 0,6t de grãos de soja (alto teor de óleo e proteína) equivale a síntese de 1,0t de arroz ou milho (alto teor de amido). Portanto, o valor de Y pode variar durante o crescimento visto que a composição da fitomassa formada também varia em função do estágio de desenvolvimento (YAMAGUCHI, 1978; LOPES, 1979).

A quantidade de carboidratos respirada para suprir energia de manutenção é proporcional à fitomassa a ser mantida. THORNLEY (1970, 1976), definiu o Coeficiente de Respiração de Manutenção (M) por,

$$M = P^{-1} \Delta S_M / \Delta t, \quad (5)$$

que representa a quantidade de substrato respirada (ΔS_M) para prover de energia aos processos de manutenção, por unidade de fitomassa já existente (P), num determinado intervalo de tempo (Δt).

O valor de M depende da composição da fitomassa a ser mantida (PENNING DE VRIES, 1975b), variando também com a temperatura (McCREE, 1970, 1974; PENNING DE VRIES, 1975a,b; McCREE e SILSBURY, 1978; LOPES, 1979; PENNING DE VRIES et alii, 1979), com a idade da planta (HUNT e LOOMIS, 1979; LOPES, 1979) com a taxa de crescimento (McCREE, 1982), com a

eficiência de conversão de energia na respiração (LAMBERS, 1982; LAMBERS, et alii, 1983), sendo menor para plantas submetidas a estresse hídrico (WILSON et alii, 1980) e afetado pela concentração salina (SCHWARZ e GALE, 1981; GALE e ZERONI, 1985). O aumento na respiração de manutenção em plantas submetidas a estresse salino é uma estratégia de adaptação (GALE e ZERONI, 1985).

As perdas totais devidas à manutenção (ΔS_M) variam, geralmente, de 1 a 5% em relação a fitomassa acumulada. Estas perdas, em plantas jovens, representa pequena fração dos fotossintetizados, visto ser grande a relação área foliar/fitomassa total (Razão de Área Foliar, RAF), isto é, no início do ciclo as plantas possuem um sistema produtor grande em relação ao sistema consumidor. Com o crescimento da planta a RAF diminui acentuadamente (MACHADO, 1981; MACHADO et alii, 1982) e as perdas de manutenção representam grande parte dos fotossintetizados (McCREE e van BAVEL, 1977; HUNT e LOOMIS, 1979; LOPES, 1979; MACHADO, 1981), apesar de M diminuir com a idade (LOPES, 1979; HOLE e BARNES, 1980).

Considerando os órgãos separadamente, em geral os valores de M são maiores para as raízes que para parte aérea (HANSEN e JENSEN, 1977; YAMAGUCHI, 1978; SZANIAWSKI, 1981; SZANIAWSKI e KILKIEWICZ, 1982). Para raízes observa-se custos de manutenção de 10% ou mais em relação a sua fitomassa (HANSEN e JENSEN, 1977; LAMBERS, 1979).

Rearranjando as equações (3), (4) e (5), tem-se,

$$R = (1 - Y)Y^{-1} \Delta P/\Delta t + M P, \quad (6)$$

que relaciona a respiração total com a taxa de crescimento da planta ($\Delta P/\Delta t$) e a fitomassa existente (P), ou

$$R = (1 - Y) \Delta S / \Delta t + M Y P , \quad (7)$$

que é semelhante à equação (1) de McCREE (1970), visto que $\Delta S / \Delta t = F_B$.

O coeficiente de respiração de crescimento (C) é dado por,

$$C = (1 - Y) Y^{-1} . \quad (8)$$

Os coeficientes C e M são relacionados com os coeficientes \underline{k} e \underline{c} da equação (1) por (LOPES, 1979),

$$C = k/Y \quad e \quad M = c/Y . \quad (9)$$

Para obter a taxa de respiração específica (r), isto é, a taxa de respiração por unidade de fitomassa existente basta dividir a equação (6) por P, ou seja,

$$r = C P^{-1} \Delta P / \Delta t + M , \quad (10)$$

onde $P^{-1} \Delta P / \Delta t$ é a taxa de crescimento relativo.

Rearranjando a equação (2) e combinando com as equações (4) e (5), o balanço de carbono é dado por, (THORNLEY, 1970, 1976),

$$\Delta P / \Delta t = Y (\Delta S / \Delta t - M P) , \quad (11)$$

ou seja a taxa de crescimento ($\Delta P / \Delta t$) é proporcional ao produto da eficiência de conversão (Y) pela diferença entre a taxa bruta de fotossíntese

$(\Delta S/\Delta t)$ e os custos de manutenção (M P).

Os coeficientes Y e M podem ser estimados bastando conhecer R e $\Delta S/\Delta t$ e P. Vários procedimentos experimentais são disponíveis.

O método dinâmico (M1) foi utilizado, com pequenas modificações, por diversos autores (McCREE, 1970; PENNING DE VRIES, 1975a; HANSEN e JENSEN, 1977; MODAL e KAROLIN, 1977; McCREE e SILSBURY, 1978). Esse método baseia-se no decréscimo gradativo da produção fotossintética em consequência da diminuição gradativa da intensidade luminosa, com alternância de fase luz (L) e escuro (E). McCREE e SILSBURY (1978) utilizaram ciclos de 12h luz/12h escuro, medindo fluxos de CO_2 em cada fase, por diversos ciclos, obtendo uma série de valores para $\Delta S/\Delta t$ e R. Os coeficientes Y e M são estimados ou graficamente ou por regressão, utilizando-se as equações (6), (7), (10) ou (11). Por exemplo, pela equação (6), o coeficiente angular do gráfico de R versus $\Delta P/\Delta t$ corresponde a $C = (1 - Y)/Y$, e a interceção no eixo y ($\Delta P/\Delta t = 0$) a M P.

Os cálculos de R e de $\Delta S/\Delta t$ a partir de medidas de fluxo de CO_2 em plantas inteiras apresentam algumas incertezas: no período de luz ocorrem, simultaneamente, fotossíntese (influxo de CO_2) e respiração (efluxo de CO_2), sendo impossível separar a taxa de cada processo através de simples medidas de trocas gasosas. Portanto, na fase luz determina-se somente a taxa de fotossíntese líquida (influxo líquido ou efetivo de CO_2). Na fase escuro subsequente, mede-se a taxa de respiração correspondente. Conceitualmente, então,

$$\Delta S/\Delta t = \Delta S_L/\Delta t + R_L, \quad (12)$$

$$\Delta P/\Delta t = \Delta S_L/\Delta t - R_E, \quad (13)$$

e

$$R = R_E + R_L, \quad (14)$$

onde $\Delta S_L / \Delta t$ é a taxa de fotossíntese líquida na fase luz, R_E e R_L são as taxas de respiração, respectivamente, nas fases escuro e luz. Porém, R_L não é conhecida. Tal problema tem sido contornado pressupondo que a intensidade de respiração nas fases luz e escuro são iguais (ZELICH, 1971, 1973). Assim, $R = 2 R_E$.

Há, no entanto, controvérsias quanto a existência de respiração nas folhas na presença de luz, pois em vários experimentos com incorporação fotossintética de $^{14}\text{CO}_2$ não se detectou ^{14}C nos ácidos orgânicos do ciclo dos ácidos tricarboxílicos (CAT) durante a fase luz (BENSON e CALVIN, 1950; GRAHAM e WALKER, 1962; NISHIDA, 1962). A passagem da luz para o escuro provocou aparecimento imediato de ^{14}C nos compostos do CAT. Considerando que as trioses-P e ácido fosfoglicérico são exportados rapidamente do cloroplasto (HEBER, 1974) supõe-se que a respiração na folha seja inibida pela luz (JACKSON e VOLK, 1970; HEBER, 1974).

Contrariamente, CHAPMAN e GRAHAM (1974a,b) verificaram que o CAT é ativo na presença de luz e à mesma intensidade que no escuro, se bem que na passagem do escuro para a luz há uma inibição temporária (poucos minutos) do CAT. Se o CAT é ativo à luz, implica que o suprimento de acetil-CoA pela glicólise ou pela oxidação dos ácidos graxos também o são (GRAHAM e CHAPMAN, 1979).

A despeito da incerteza, a maioria dos autores adotam $R_L = R_E$ (MCGREE, 1970; HUGUE, 1973; HANSEN e JENSEN, 1977; KIMURA et alii,

1978; McCREE e KRESOVICH, 1978; McREE e SILSBURY, 1978; YAMAGUCHI, 1978; YOKOI et alii, 1978). Evidentemente, a adoção do critério da existência ou não da respiração das folhas na presença de luz, implica na estimativa de valores diferentes para Y e M (HANSEN e JENSEN, 1977; RUGET, 1981a).

Outro método bastante utilizado é o da intensidade estável de respiração -steady state- M-2, onde o coeficiente de manutenção é estimado submetendo-se a planta a um período longo (36 a 60h) de escuro contínuo (McCREE, 1974; McCREE e KRESOVICH, 1978; McCREE e SILSBURY, 1978; LOPES, 1979; WILSON et alii, 1980; SCHWARZ e GALE, 1981). Nestas condições a planta utiliza as reservas disponíveis para respiração, e o crescimento é nulo, ou melhor, há perda de massa ($\Delta P < 0$). A depleção das reservas é evidenciada pela queda exponencial da taxa de respiração, que tende a estabilizar num valor constante. McCREE (1974) considerou que a taxa de respiração após este período no escuro representa a taxa de respiração de manutenção. Subtraindo-se a respiração de manutenção da taxa de respiração no início do tratamento, obtida imediatamente após o período luz, estima-se a respiração de crescimento. No entanto, CHALLA (1976) observou que em raízes de pepino, após somente 12h de escuro, compostos estruturais formavam parte do substrato respiratório, indicando que estes tecidos não encontravam-se em manutenção.

Procurou-se contornar tal problema determinando-se o balanço de carbono em plantas submetidas a uma irradiância suficiente para que a produção fotossintética líquida no período luz (ΔS_L) seja balanceada pelas perdas respiratórias no período escuro (McCREE, 1982; McCREE e AMTHOR, 1982; McCREE, 1983). Nestas condições, $\Delta P / \Delta t = 0$, a equação (11) se reduz a $\Delta S / \Delta t = M P$, e McCREE (1982) considera que a planta está, então, no verdadeiro estado de manutenção. Obtendo-se valores de $\Delta P / \Delta t$ e $\Delta S / \Delta t$ em intensidade

luminosa alta ($\Delta P/\Delta t > 0$) e baixa ($\Delta P/\Delta t = 0$) é possível determinar Y e M pela equação (11), ou graficamente plotando os valores $\Delta P/\Delta t$ versus $\Delta S/\Delta t$. No gráfico $\Delta P/\Delta t$ versus $\Delta S/\Delta t$, Y é dado pelo coeficiente angular da reta, enquanto que o custo de manutenção (M/P) é dado pela intercepção da reta no eixo dos y quando $\Delta P = 0$.

Outro método disponível na literatura (M-3) é o que relaciona diretamente o incremento da fitomassa e a taxa de respiração medida por trocas de CO_2 ou O_2 (LEDIG et alii, 1976; JONES et alii, 1978; KIMURA, 1978; LAMBERS e STEINGRÖVER, 1978a; HOLE e BARNES, 1980; SZANIAWSKI, 1981). SZANIAWSKI (1981) investigou a respiração no estágio de crescimento não exponencial, relacionando os valores da respiração específica ($r = R/P$) com os valores da taxa de crescimento relativo ($P^{-1}\Delta P/\Delta t$) (equação 10). O valor do coeficiente de manutenção (M) é dado pelo ponto de intercepção no eixo y e C (equação 8) é o coeficiente angular da reta obtida. Com modificações desse método, LAMBERS e STEINGRÖVER (1978a) estimaram os coeficientes M e Y para raízes, durante o estágio de crescimento linear, e HOLE e BARNES (1980), para frutos.

Nos métodos M-1, M-2 e M-3, está implícito que Y e M não sofrem variações durante o período experimental. No entanto, tais coeficientes podem variar se o período experimental for muito longo, se a composição da fitomassa variar, ou se as condições experimentais forem modificadas (PENNING DE VRIES, 1975a; HANSEN e JENSEN, 1977; YAMAGUCHI, 1978; LOPES, 1979).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Obtenção e crescimento de plantas

Foram utilizados dois híbridos simples de milho, HS 1227 e HS 7777, e duas cultivares de arroz, IAC-165 e IAC-899. As cultivares IAC-165 e HS 1227 são tolerantes enquanto que as IAC-899 e HS 7777 são sensíveis ao Al^{3+} (FURLANI e HANNA, 1984). O híbrido simples HS 1227, do tipo duro, é produto do cruzamento de duas linhagens de cateto. O HS 7777, do tipo dentado, foi sintetizado a partir de linhas provenientes do germoplasma Tuxpan e San Luis Potosi (SILVA et alii, 1974). A cultivar IAC-165 é produto do cruzamento de Dourado Precoce x IAC-1246 e a cultivar IAC-899 originária da cultivar IR-665-23-3-1 (CATI, 1982).

Para obtenção e crescimento das plantas de milho e arroz, adotou-se as seguintes fases: a) semeadura; b) transplante para solução nutritiva de alongamento e; c) transplante para solução nutritiva de crescimento, com ou sem Al^{3+} . Um esquema da seqüência adotada é apresentado na figura 1.

As sementes foram postas para germinar em rolos de papel

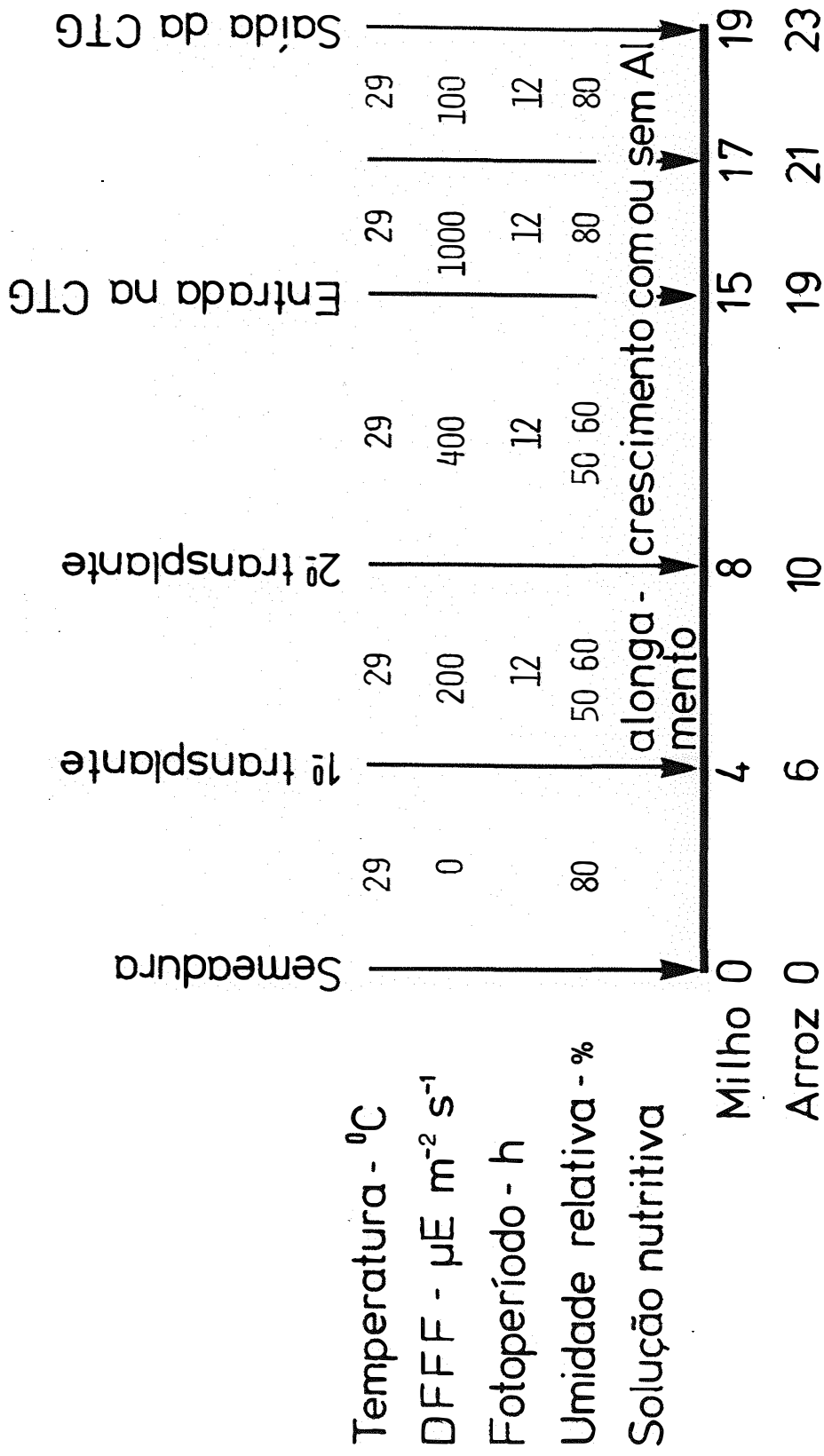


Figura 1. Cronograma das fases de crescimento e medidas de trocas gasosas em milho e arroz (sem escala)
 DFFF- Densidade de fluxo de fotons fotossinteticamente ativos.

crepon Unitest, embebido em água, em ambiente mantido a $29 \pm 1^{\circ}\text{C}$. A germinação levou, em média, 4 dias para o milho e 6 dias para o arroz. As plântulas obtidas foram transferidas para recipientes plásticos contendo 15 litros de solução nutritiva de alongamento, cuja composição é apresentada na tabela 1. As plântulas permaneceram nesses recipientes por 4 dias em câmara de crescimento com $29 \pm 1^{\circ}\text{C}$ de temperatura do ar, 50/60% de umidade relativa do ar, fotoperíodo 12h e densidade de fluxo de ftons fotosinteticamente ativos (DFFF) de $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A DFFF foi dada por um conjunto de lâmpadas fluorescentes de 40W.

3.1.1. Milho

O transplante de milho foi feito individualmente em vasos plásticos contendo 1,7 litros de solução nutritiva de crescimento com aeração forçada (tabela 1), permanecendo em câmara de crescimento por 7 dias a $29 \pm 1^{\circ}\text{C}$ de temperatura, 50/60% de umidade relativa, DFFF de $400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 12h de fotoperíodo. O DFFF foi suprido por um conjunto de lâmpadas de mercúrio, tipo HPL-400W, e fluorescentes, de 40W.

Foram cultivados 4 lotes de 30 plantas de milho de cada cultivar/lote. Em 2 lotes de cada cultivar adicionou-se 1,5 ml de uma solução de Al^{3+} /l de solução nutritiva. Esta concentração é suficiente para afetar o metabolismo das plantas (FURLANI e HANNA, 1984). A solução de Al^{3+} continha 3,0mg de Al^{3+} /ml, preparada com $\text{Al K}(\text{SO}_4)_2 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ (52,77 g/l).

Após 7 dias em solução de crescimento, com ou sem Al^{3+} , 3 plantas de cada lote foram transferidas para câmaras de trocas gasosas -CTG (1 planta/CTG), onde permaneceram por 4 dias consecutivos a fim de

Tabela 1. Composição das soluções estoques e das soluções nutritivas de alongamento e crescimento (modificada de FURLANI e HANNA, 1984) utilizadas para milho e arroz.

Nº	SOLUÇÃO ESTOQUE		ESTOQUE/SOLUÇÃO		COMPOSIÇÃO FINAL DA SOLUÇÃO NUTRITIVA		
	COMPONENTE	CONCENTRAÇÃO g/l	ELONGAÇÃO ml/l	CRESCIMENTO	NUTRIENTE	ALONGAMENTO mg/l	CRESCIMENTO
1	Ca (NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	270,0	0,62	3,1	Ca	28,4	142,1
	NH ₄ NO ₃	33,8			K	17,4	87,0
2	K Cl	18,6	0,42	2,1	Mg	4,0	20,0
	K ₂ SO ₄	44,0			N-NO ₃	29,6	148,2
3	K NO ₃	24,6			N-NH ₄	3,7	18,4
	Mg (NO ₃) ₂ ·6H ₂ O	142,4	0,30	1,5	P	0,8	4,0
4	K H ₂ PO ₄	17,6	0,20	1,0	B	0,036	0,178
	Fe SO ₄ ·7H ₂ O	24,9	0,20	1,0	Fe	0,3	1,5
5	Na ₂ EDTA	29,6			Mn	0,028	0,139
	Mn Cl ₂ ·4H ₂ O	2,34	0,10	0,5	Mo	0,010	0,052
6	H ₃ BO ₃	2,04			Zn	0,032	0,160
	Zn SO ₄ ·H ₂ O	0,88			Cu	0,005	0,025
	Cu SO ₄ ·5H ₂ O	0,20					
	Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0,26					

quantificar o balanço de carbono

Com um sistema de apenas 3 CTG e espaço limitado na câmara de crescimento, o processo de obtenção e condução de cada lote (semeação, alongação e crescimento) foi iniciado a intervalos regulares e consecutivos de 1 semana. Ao final, o balanço de carbono para cada tratamento foi feito com 6 repetições.

Nas datas de entrada (15º dia após a semeadura, DAS) e saída (19º DAS) das plantas das CTG, foram colhidas, respectivamente, 13 plantas/lote para determinação da fitomassa seca das raízes (P_R) e da parte aérea (P_A), após secagem em estufa à 70°C, com ventilação forçada, durante 6 dias. Utilizou-se os valores de P_R e P_A de cada coleta para estimativa dos coeficientes de distribuição de massa seca para as raízes (f_R) e parte aérea (f_A) no intervalo de 4 dias, ou seja,

$$f_R = (P_{R2} - P_{R1}) / (P_2 - P_1) , \quad (15)$$

e:

$$f_A = (P_{A2} - P_{A1}) / (P_2 - P_1) , \quad (16)$$

onde a fitomassa seca total $P = P_A + P_R$, e os subscritos 1 e 2 significam respectivamente, os valores das fitomassas secas nos tempos t_1 e t_2 .

3.1.2. Arroz

As plantas de arroz foram transplantadas para recipientes plásticos contendo 16 litros de solução de crescimento (tabela 1).

As plantas de arroz foram cultivadas em 4 lotes, cada lote

composto de 2 recipientes com 53 plantas da mesma cultivar. Num dos recipientes de cada lote foi adicionado 3,0ml de solução de Al^{3+} /l de solução nutritiva. Essa concentração de Al^{3+} (9,0mg de Al^{3+} /l de solução) é suficiente para afetar o metabolismo das plantas (FURLANI e HANNA, 1984).

Esses recipientes com as plantas submetidas ou não ao estresse de Al^{3+} , permaneceram 9 dias na câmara de crescimento com condições ambientais idênticas às utilizadas para o milho.

Após o período de crescimento (9 dias) 9 plantas de cada tratamento por lote foram transferidas para as CTG (9 plantas/CTG), onde permaneceram por 4 dias para quantificar o balanço de carbono.

Para estimativa de f_A e f_R nas datas de entrada (19^o DAS) e saída (23^o DAS) das plantas das CTG foram colhidas, respectivamente, 22 plantas por tratamento por lote.

O balanço de carbono foi medido em 18 plantas por tratamento por cultivar, isto é, 2 repetições com 9 plantas/repetição.

3.2. Sistema aberto de trocas gasosas

Um sistema aberto para medidas de trocas de CO_2 em plantas intactas foi montado em laboratório com temperatura ambiente constante de 25^oC. Tal sistema constou de 3 partes: 1) três CTG com um sistema de iluminação; 2) sistema de suprimento, condicionamento, controle e medida de fluxo de ar; 3) sistema de amostragem, análise de CO_2 e registro das medidas (figura 2).

As medidas das trocas de CO_2 foram feitas em plantas intactas encerradas na CTG. Um fluxo contínuo, conhecido, de ar passava através

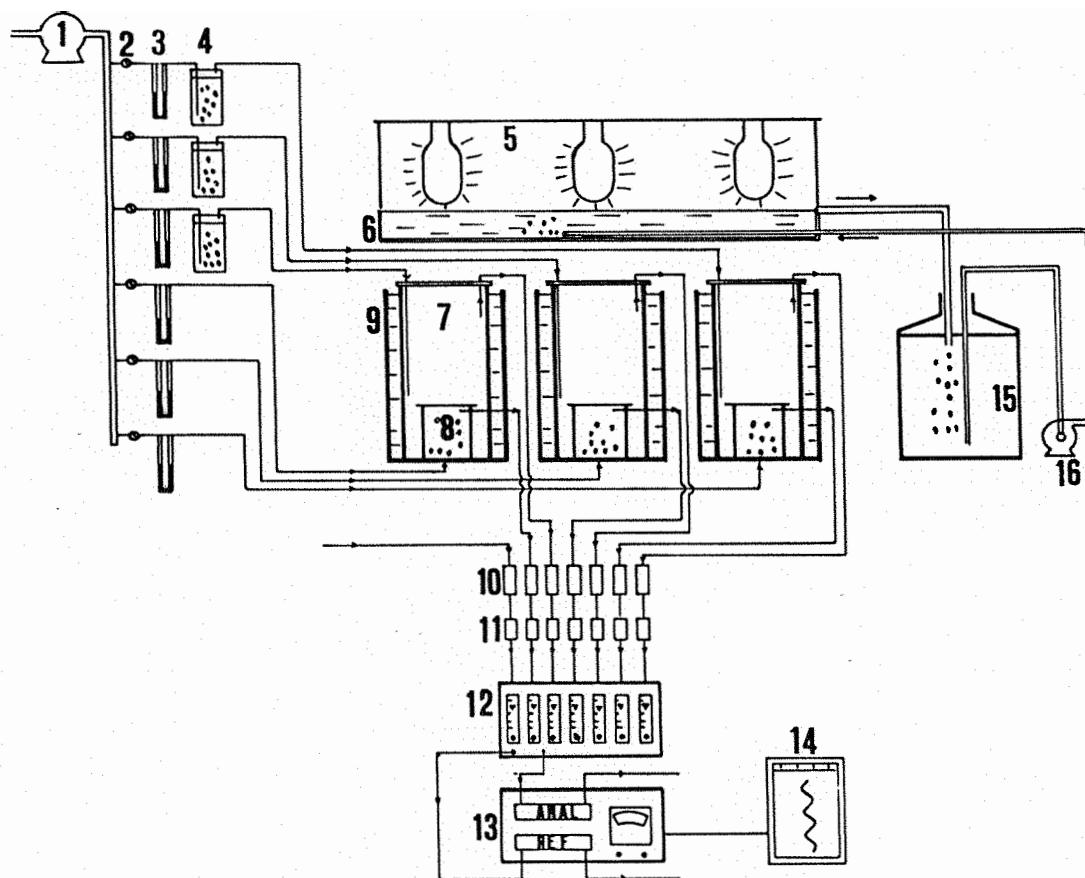


Figura 2. Esquema do sistema aberto para medidas das trocas de CO_2 .

1. Bomba de ar tipo diafragma; 2. válvula agulha; 3. fluxômetro tipo manômetro; 4. umidificador; 5. sistema de iluminação; 6. filtro de água para atenuação da radiação infravermelha; 7. câmara de trocas de CO_2 da parte aérea; 8. câmara de trocas de CO_2 das raízes; 9. banho-maria com controle de temperatura; 10. filtros com CaCl_2 ; 11. filtros de p_2O_5 ; 12. sistema de amostragem; 13. IRGA (ANAL., célula de análise; REF., célula referência); 14. registrador; 15. recipiente de água (50 litros); 16. bomba de água.

da CTG, sendo medida sua concentração de CO_2 antes e após passagem pela CTG. A diferença na concentração entre os dois pontos é atribuída à fotossíntese líquida e à respiração, respectivamente, na fase luz e escuro.

3.2.1. Câmara de trocas de CO_2 e sistema de iluminação

Cada CTG era composta de duas unidades conjugadas e independentes; uma para as trocas de CO_2 da parte aérea (CTG_A) e outra para as raízes - CTG_R (figura 3).

A CTG_A utilizada para o milho foi feita com um tubo de PVC cilíndrico de 25cm de diâmetro e 65cm de altura, correspondendo a 32 litros de volume interno. Durante as medidas, a CTG_A foi fechada com uma tampa circular de acrílico translúcido (diâmetro de 27cm, espessura de 3 mm) fixada por 6 parafusos. A vedação da superfície de contacto entre a borda da câmara e a tampa foi feita com massa de calafetação. A penetração de luz na CTG_A se deu somente através da tampa de acrílico translúcido.

O ar fornecido à CTG_A foi distribuído homogeneamente através de um tubo com a extremidade inferior fechada, e com orifícios distribuídos em toda sua extensão (figura 3).

A mesma CTG_A foi adaptada para o arroz fixando-se uma chapa de acrílico circular a 30cm do fundo, reduzindo a altura útil para 35 cm e volume de 17 litros. Essa adaptação foi necessária, visto que as plantas de arroz eram menores.

A CTG_R utilizada para o milho foi feita com um tubo de PVC cilíndrico de 15cm de diâmetro e 18 cm de altura, com capacidade para conter 3 litros de solução nutritiva. Durante as medidas, a CTG_R foi fechada com uma tampa circular de acrílico (diâmetro de 17 cm, espessura de 3 mm)

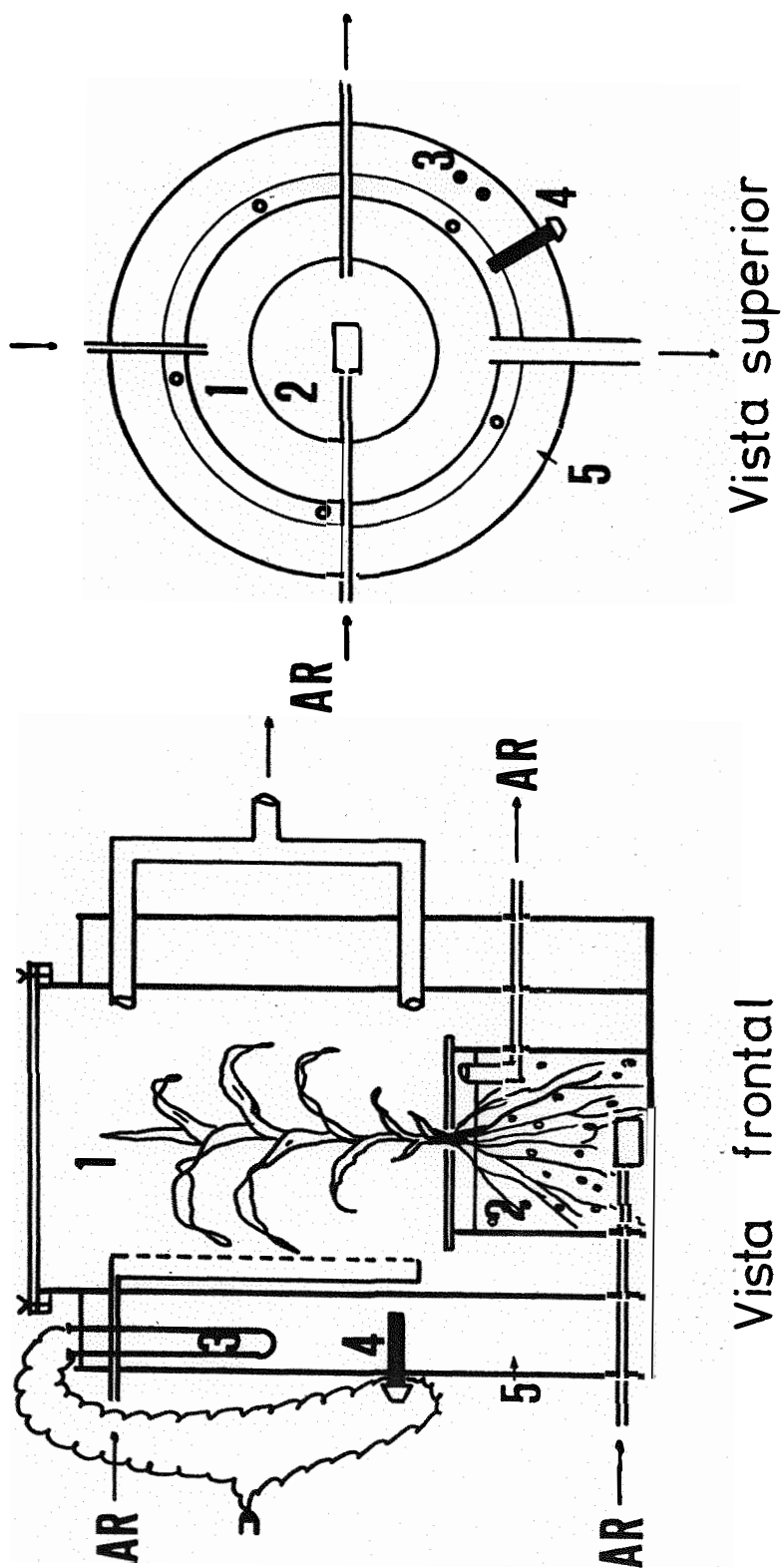


Figura 3. Esquema da câmara de trocas de CO₂, em vista frontal e superior.

1. Câmara de trocas de CO₂-parte aérea;
2. câmara de trocas de CO₂-raízes;
3. resistência;
4. termostato.

fixada por 6 parafusos. No centro dessa tampa foi feito um orifício (diâmetro de 1 cm) para fixação da planta. Tanto a fixação da planta no orifício, como a vedação da superfície de contacto tampa-bordo da CTG_R foram feitas com massa de calafetação, não havendo vazamento.

A entrada de ar na CTG_R foi através de um tubo contendo uma pedra porosa na extremidade para borbulhamento e distribuição uniforme do ar para as raízes.

Internamente, a CTG_R foi pintada com neutrol, e externamente com tinta alumínio, impedindo a penetração de luz e o desenvolvimento de algas.

A CTG_R utilizada para o arroz foi feita de maneira semelhante, exceto que sua altura foi de 12 cm (capacidade de 2 litros) e a tampa circular continha 9 orifícios (diâmetro de 0,3 cm), onde as plantas foram fixadas.

Durante as medidas a CTG_R permaneceu no interior da CTG_A . Este conjunto (CTG) foi fixado dentro de um cilindro de PVC com 40 cm de diâmetro e 63 cm de altura, aberto na parte superior. O espaço entre as paredes do cilindro e da CTG foi preenchido com 45 litros de água, cuja temperatura foi controlada por um conjunto de resistência e termostato de precisão. Esta jaqueta de água teve a finalidade de controlar a temperatura interna da CTG (figuras 2 e 3).

Foram construídos 3 conjuntos iguais, que possibilitaram medidas contínuas, simultâneas e separada das trocas de CO_2 da parte aérea e radicular de 3 plantas de milho, ou lotes de 9 plantas de arroz, intactas.

A irradiância para as plantas no interior da CTG foi fornecida por um conjunto de 3 lâmpadas de mercúrio, tipo HPL-400W, com fotoperíodo controlado automaticamente.

A DFFF máxima no topo das câmaras foi de $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para controlar a DFFF utilizou-se camadas de sombrite, até atingir o valor desejado.

Entre o sistema de iluminação e as CTG foi colocado uma bandeja de agrílico translúcido (130 cm de comprimento x 30 cm de largura x 10 cm de altura) contendo uma lâmina de água de 8 cm (32 litros) com a função de atenuar o excesso de radiação infravermelha das lâmpadas, evitando aumento considerável da temperatura interna das câmaras. Uma bomba manteve a circulação contínua de água entre a bandeja e um depósito de 50 litros (figura 2).

3.2.2. Sistema de suprimento, condicionamento, controle e medida do fluxo de ar

O ar natural, coletado na parte externa do laboratório a uma altura de 4 m, por um compressor tipo diafragma, foi distribuído através de 6 canais. Cada canal continha uma válvula agulha e um fluxômetro, tipo manômetro, pelos quais se controlou e mediu os fluxos de ar destinados às 3 CTG_A e 3 CTG_R (figura 2).

Os fluxômetros foram calibrados com um padrão, para fornecerem fluxos de ar variando entre 8×10^{-5} e $2 \times 10^{-4} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, para as CTG_A, e entre $1,5 \times 10^{-5}$ e $3 \times 10^{-5} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, para as CTG_R.

Em três desses canais os fluxos de ar, destinados às CTG_A, passavam por umidificadores com temperatura da água a 25°C. Como a temperatura dentro da CTG_A foi mantida a 29°C, a umidade relativa do ar dentro da câmara ficou constante ao redor de 80%. Nos outros 3 canais o ar fluía diretamente para as CTG_R:

3.2.3. Sistema de amostragem, análise de CO₂ e registro

A diferença na concentração de CO₂ no ar, antes e após sua passagem pelas CTG, foi continuamente medida de modo diferencial por um IRGA (Infra Red Gas Analyser - Analytical Development Co. Ltda., modelo 225 Mk-II) ajustado para ler diferenças menores que 50 vpm (volume por milhão) de CO₂. Diariamente o IRGA foi calibrado, de modo diferencial, pelo método de depleção, utilizando-se ar natural, cuja concentração absoluta era determinada previamente (JANAC et alii, 1971; LONG, 1982)

Um amostrador automático, com 6 canais, (Gas Handling Unit, modelo WA-165- Analytical Development Co. Ltda.) colhia subamostras de ar ($5 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) das CTG_A e CTG_R, em intervalos regulares de 1 min. Cada subamostra de ar passava por um filtro desumidificador contendo CaCl₂ puro e granulado, antes de ser enviado à célula de análise do IRGA. A subamostra de ar referência, isto é, antes da passagem pela CTG, foi colhida continuamente, e também desumidificada antes de ser enviada à célula referência do IRGA. As medidas foram registradas continuamente.

A taxa de troca de CO₂ (TG) da planta, ou de seus órgãos, parte aérea e radicular, expressas respectivamente, em, mg de CO₂ (plantas por vaso.t)⁻¹, mg de CO₂ (partes aéreas por vaso.t)⁻¹ e mg de CO₂ (raízes por vaso.t)⁻¹, foi calculada por

$$TG = w_{AR} \overline{\Delta vpm} (\text{MOL de CO}_2/\text{V}) \times^{-1}, \quad (18)$$

onde w_{AR} é o fluxo de ar em $\text{m}^3 \text{ t}^{-1}$; t é o tempo de medida; $\overline{\Delta vpm}$ é a média da diferença entre a concentração de CO₂ no ar antes e após passagem

pela CTG, em 10^{-6} m^3 de CO_2/m^3 de ar; MOL de $\text{CO}_2 = 44 \times 10^3 \text{ mg}$ de CO_2/mol ; V é o volume molar = $22,4 \times 10^{-3} \text{ m}^3/\text{mol}$; e X representa ou plantas por vaso, ou parte aérea por vaso, ou raízes por vaso.

3.3. Cálculos do balanço de carbono

As medidas do balanço de carbono foram feitas em plantas de milho e arroz, respectivamente, a partir do 15º e 19º DAS. As plantas permaneceram nas CTG por 4 dias. Nos 2 primeiros dias as condições na CTG foram: DFFF = $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (PERÍODO DE ALTA DFFF), fotoperíodo de 12h, temperatura do ar constante de 29°C e umidade relativa do ar ao redor de 80%. No 3º e 4º dia a DFFF foi diminuída para 100 e $85 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (PERÍODO DE BAIXA DFFF), respectivamente, para o arroz e milho, e as demais condições permaneceram as mesmas. Na condição de baixa DFFF, o influxo fotossintético diário de CO_2 foi aproximadamente igual ao efluxo de CO_2 respiratório diário, isto é, balanço de carbono nulo, representando o verdadeiro estado de manutenção (McCREE, 1982). Um período corresponde, portanto, a duas fases: fase luz e fase escuro.

As medidas de fluxos de CO_2 foram efetuadas no 2º (alta DFFF) e no 4º dia (baixa DFFF) de permanência das plantas nas CTGs. Nos períodos de alta e baixa DFFF, nas 12h de luz (L) mediu-se o influxo líquido de CO_2 na parte aérea ($\Delta S_F/\Delta t$), e o efluxo respiratório de CO_2 das raízes (R_{RL}); e nas 12h de escuro (E), os efluxos de CO_2 da parte aérea (R_{AE}) e das raízes (R_{RE}). O termo $\Delta S_F/\Delta t$ representa o balanço entre o CO_2 assimilado fotossinteticamente e o liberado pela respiração da parte aérea, nas 12h de luz (R_{AL}). A figura 4 mostra esquematicamente as medidas feitas durante o balanço de carbono.

PERÍODO FASE	ALTA	DFFF	BAIXA	DFFF
	LUZ	ESCURO	LUZ	ESCURO
PARTE AÉREA	ΔS_{F1}	R_{AE1}	ΔS_{F2}	R_{AE2}
RAÍZES	R_{RL1}	R_{RE1}	R_{RL2}	R_{RE2}

Figura 4. Esquema das medidas de trocas de CO_2 efetuadas durante o balanço de carbono em milho e arroz. Onde ΔS_F = influxo líquido de CO_2 na parte aérea; R_R = respiração das raízes; R_A = respiração da parte aérea; DFFF = Densidade de Fluxo de Ftons Fotosinteticamente Ativos.

A produção bruta de fotossintetizados ($\Delta S/\Delta t$) foi calculada por,

$$\Delta S_i/\Delta t = \Delta S_{Fi}/\Delta t + R_{ALi} , \quad (19)$$

onde o subscrito $i = 1$ significa período de alta DFFF, e $i = 2$, período de baixa DFFF; $\Delta S_{Fi}/\Delta t$ é o influxo líquido de CO_2 na parte aérea, no período (i); e R_{ALi} é a taxa de respiração (R) da parte aérea (A), na fase luz (L), no período (i). Como, R_{ALi} não é conhecida, considerou-se que, em estado de equilíbrio, com temperaturas iguais nas fases luz e escuro, $R_{ALi} = R_{AEi}$. Portanto,

$$\Delta S_i/\Delta t = \Delta S_{Fi}/\Delta t + R_{AEi} , \quad (20)$$

onde R_{AEi} é a taxa de respiração da parte aérea, na fase escuro (E), no período (i).

O incremento diário de fitomassa ($\Delta P/\Delta t$), expresso em equivalentes de CO_2 , foi estimado por

$$\Delta P_i/\Delta t = \Delta S_i/\Delta t - R_i \quad (21)$$

onde R_i representa a taxa diária de respiração da planta no período (i), isto é,

$$R_i = R_{Ai} + R_{Ri} , \quad (22)$$

$$R_{Ai} = 2 R_{AEi} , \quad (23)$$

e

$$R_{Ri} = R_{RLi} + R_{REi} , \quad (24)$$

onde R_{RLi} e R_{REi} representam, respectivamente, as taxas de respiração das raízes (R), na fase luz (L) e escuro (E), no período (i).

Os valores de $\Delta S_i/\Delta t$, $\Delta S_{Fi}/\Delta t$ e R_i expressos em mg de CO_2 (plantas por vaso.d) $^{-1}$, e R_{Ai} e R_{Ri} , respectivamente em mg de CO_2 (partes aéreas por vaso.d) $^{-1}$ e mg de CO_2 (raízes por vaso.d) $^{-1}$, representam a média de 6 repetições com 1 planta/repetição para o milho, e a média de 2 repetições com 9 plantas/repetição para o arroz.

A eficiência de conversão (Y) e o coeficiente de respiração de manutenção da planta inteira (M) foram estimados pela equação (11) do balanço diário de carbono (THORNLEY, 1970, 1976), onde

$$Y = (\Delta P_1 - \Delta P_2)/(\Delta S_1 - \Delta S_2) , \quad (25)$$

e

$$M = (\Delta S_2/\Delta t - Y^{-1} \Delta P_2/\Delta t) P^{-1} , \quad (26)$$

onde Y é adimensional e M expresso em mg de CO_2 g $^{-1}$ d $^{-1}$.

A eficiência global de crescimento da planta (EG) foi calculada por,

$$EG = \Delta P_1/\Delta S_1 . \quad (27)$$

Relações equivalentes às feitas para planta inteira podem ser também utilizadas para órgãos separadamente (THORNLEY, 1976). Assim as estimativas da eficiência de conversão da parte aérea (Y_A) e das raízes

(Y_R) e do coeficiente de respiração de manutenção da parte aérea (M_A) e das raízes (M_R) foram feitas utilizando-se a mesma equação (11), isto é,

$$\Delta P_j / \Delta t = Y_j (\Delta S_j / \Delta t - M_j P_j) , \quad (28)$$

onde o subscrito $j = A$ indica parte aérea, e $j = R$ indica raízes.

O incremento de fitomassa da planta é dado pela soma dos incrementos da parte aérea ($\Delta P_A / \Delta t$) e das raízes ($\Delta P_R / \Delta t$)

$$\Delta \dot{P}_i / \Delta t = (\Delta P_{Ai} + \Delta P_{Ri}) / \Delta t , \quad (29)$$

onde $\Delta P_{Ri} / \Delta t$ e $\Delta P_{Ai} / \Delta t$ foram estimados por

$$\Delta P_{ji} / \Delta t = f_j \Delta P_i / \Delta t , \quad (30)$$

onde f_j é o coeficiente de distribuição de fitomassa seca definido pela equação (15) para a parte aérea e (16) para as raízes.

O substrato total disponível para a parte aérea ($\Delta S_A / \Delta t$) e raízes ($\Delta S_R / \Delta t$) foram estimados por

$$\Delta S_{ji} / \Delta t = \Delta P_{ji} / \Delta t + R_{ji} , \quad (31)$$

e a eficiência de conversão (Y_A e Y_R) e o coeficiente de respiração de ma nutençãõ (M_A e M_R), respectivamente, por

$$Y_j = (\Delta P_{j1} - \Delta P_{j2}) / (\Delta S_{j1} - \Delta S_{j2}) , \quad (32)$$

e

$$M_j = (\Delta S_{j2}/\Delta t - Y_j^{-1} \Delta P_{j2}/\Delta t) P_j^{-1}. \quad (33)$$

A eficiência global de crescimento da parte aérea (EG_A) e das raízes (EG_R) foram estimadas por

$$EG_j = \Delta P_{j1}/\Delta S_{j1}. \quad (34)$$

Os valores da eficiência de conversão, eficiência global de crescimento e coeficiente de respiração de manutenção foram analisados estatisticamente segundo o esquema fatorial (2 x 2) com 6 e 2 repetições, para o milho e arroz, utilizando-se o teste de Duncan ao nível de 5% para comparação das médias.

4. RESULTADOS

Os valores horários das medidas do balanço de carbono (ΔS_F , R_{RL} , R_{RE} e R_{AE}) efetuadas no 2º dia de alta DFFF e no 2º dia de baixa DFFF, nas duas espécies e respectivas cultivares, submetidas ou não ao estresse de Al^{3+} , são apresentados nas figuras 5 a 8.

Os demais parâmetros (ΔS , ΔS_R , ΔS_A , ΔP , ΔP_A , f_A e f_R) necessários às estimativas dos coeficientes de crescimento e de manutenção são apresentados nos apêndices 2 a 6.

4.1. Arroz

Em ausência do Al^{3+} , no período 1, de alta DFFF, o influxo líquido de CO_2 na parte aérea (ΔS_{F1}) foi maior que o efluxo respiratório da planta (R_1) e, conseqüentemente, ocorreu um incremento de fitomassa (ΔP_1) em ambas cultivares (figuras 5A e 6A). Os valores integrados de ΔP_1 no período 1 foram $415,0 \pm 17,0$ e $303,8 \pm 43,4$ mg CO_2 (planta por vaso .d)⁻¹ respectivamente, nas cultivares IAC-165 e IAC-899 (apêndice 2 e 3). Nas raízes o incremento diário de fitomassa (ΔP_{R1}) foi $81,4 \pm 3,4$ e $47,6 \pm 6,3$

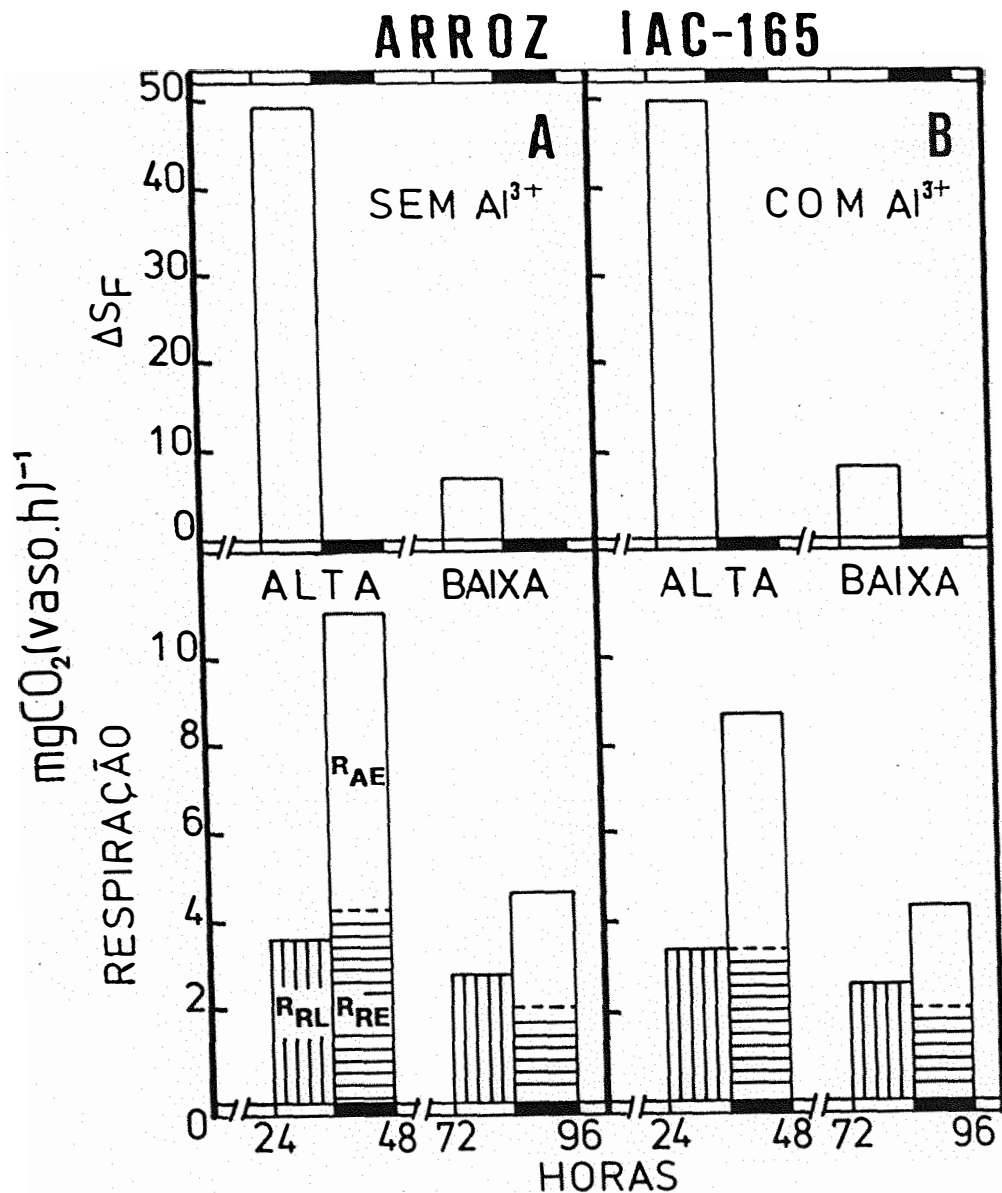


Figura 5. Balanço de carbono da cultivar de arroz IAC-165, crescida em solução nutritiva, com ou sem Al³⁺ (9mg/l), medido em duas densidades de fluxo de ftons fotossinteticamente ativos: ALTA (1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e BAIXA (100 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

ΔS_F é o influxo líquido de CO₂ na parte aérea; R_{AE} é a respiração da parte aérea na fase escuro (■); R_{RL} e R_{RE} representam a respiração das raízes, respectivamente, nas fases luz e escuro.

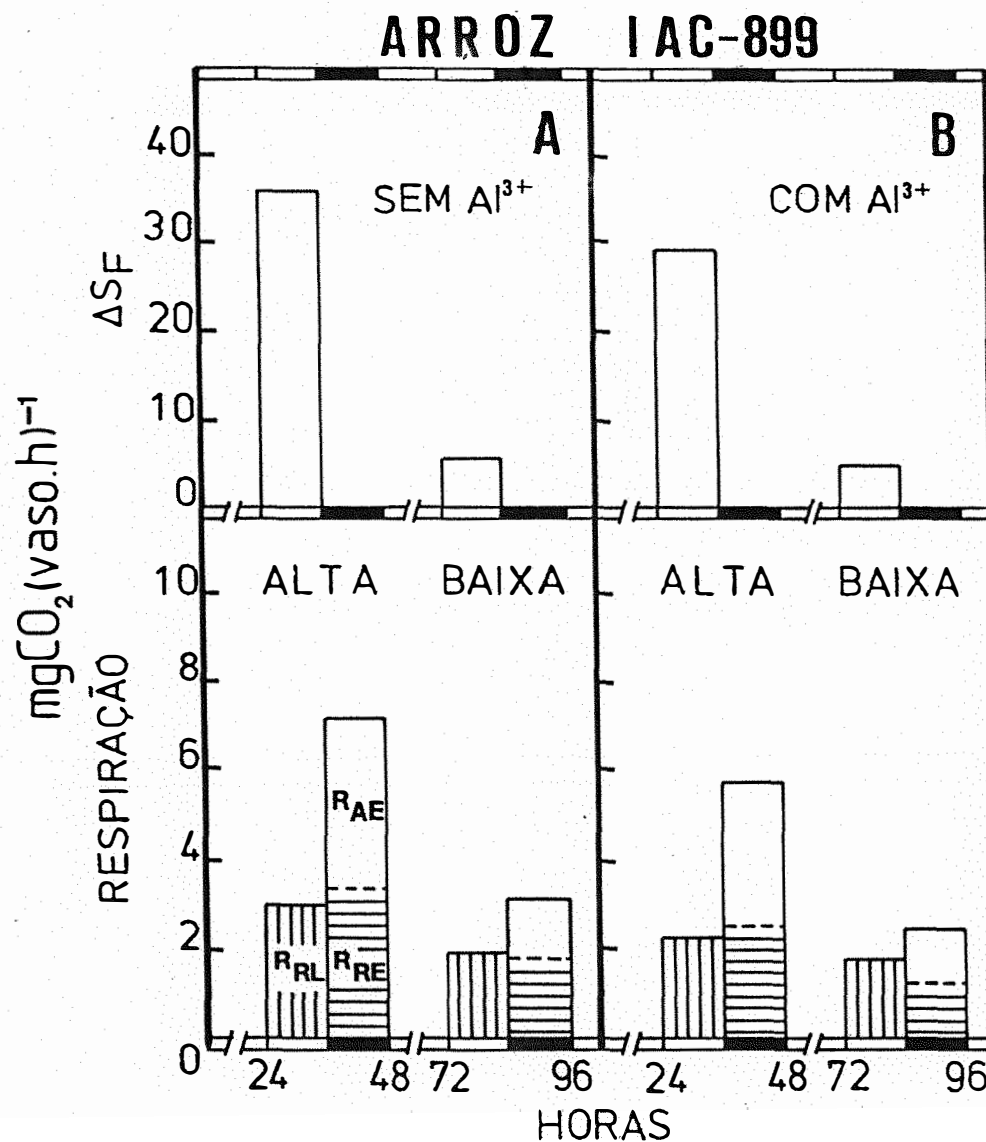


Figura 6. Balanço de carbono da cultivar de arroz IAC-899, crescida em solução nutritiva, com ou sem Al³⁺ (9mg/l), medido em duas densidades de fluxo de fotons fotossinteticamente ativos: ALTA (1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e BAIXA (100 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

ΔS_F é o influxo líquido de CO₂ na parte aérea; R_{AE} é a respiração da parte aérea na fase escuro (■); R_{RL} e R_{RE} representam a respiração das raízes, respectivamente, nas fases luz e escuro.

$\text{mgCO}_2(\text{raízes por vaso.d})^{-1}$ respectivamente, nas cultivares IAC-165 e IAC-899. Portanto, a 'IAC-165', mais precoce, apresentou maior capacidade de crescimento nesse estágio do desenvolvimento.

No período de alta DFFF a respiração da planta consumiu 38 e 35% do substrato fotossintetizado ($R_1(\Delta S_1/\Delta t)^{-1} 100$) respectivamente, nas cultivares IAC-165 e IAC-899 (tabela 2), conseqüentemente, a eficiência global de crescimento (EG, equação 27) foi respectivamente, 0,62 e 0,65 (tabela 3). A respiração das raízes consumiu maior proporção do substrato a elas disponível ($R_R(\Delta S_R/\Delta t)^{-1} 100$) do que a parte aérea, ($R_A(\Delta S_A/\Delta t)^{-1} 100$), implicando em menor eficiência global de crescimento das raízes (EG_R) que da parte aérea (EG_A). A respiração diária das raízes é representada pela soma das respirações na fase luz (R_{RL1}) e escuro (R_{RE1}), no período correspondente (equação 24). Nas condições experimentais, com temperatura constante nas duas fases ($29 \pm 1^\circ\text{C}$), R_{RL1} e R_{RE1} foram aproximadamente iguais, mostrando estabilidade metabólica.

No período 2, de baixa DFFF, o influxo líquido de CO_2 na parte aérea ($\Delta S_{F2}/\Delta t$) decresceu em 84%, isto é, $\Delta S_{F2} = 0,16 \Delta S_{F1}$, sendo o ganho fotossintético balanceado pelas perdas respiratórias, nas duas cultivares (figuras 5A e 6A, e apêndices 2 e 3). Dessa forma, não ocorreu crescimento pois as plantas estavam em estado de manutenção (McCREE, 1982), ou seja, $\Delta S = M P$.

No estado de manutenção, independente da cultivar, a respiração da planta decresceu em 54%, isto é, $R_2 = 0,46 R_1$. A queda na respiração da planta foi conseqüência do decréscimo da respiração tanto nas raízes como na parte aérea, que foram, respectivamente, $R_{R2} = 0,64 R_{R1}$ e $R_{A2} = 0,35 R_{A1}$ na cultivar IAC-165, e $R_{R2} = 0,58 R_{R1}$ e $R_{A2} = 0,35 R_{A1}$ na cultivar IAC-899.

Tabela 2. Consumo relativo de substrato disponível, pela respiração, em duas cultivares de arroz (IAC-165 e IAC-899) e duas de milho (HS 1227 e HS 7777), crescidas em solução nutritiva com (+Al) ou sem Al^{3+} (-Al). Período de alta densidade de fluxo de ftons fotossinteticamente ativos.

PARÂMETROS	CULTIVAR								
	IAC-165		IAC-899		HS 1227		HS 7777		
	-Al	+Al	-Al	+Al	-Al	+Al	-Al	+Al	
(a)									
$R(\Delta S/\Delta t)^{-1} \cdot 100$	38,2	31,9	35,4	34,6	37,4	31,2	32,8	30,0	
$R_R(\Delta S_R/\Delta t)^{-1} \cdot 100$	53,9	44,5	61,9	57,6	60,7	48,4	43,1	38,1	
$R_A(\Delta S_A/\Delta t)^{-1} \cdot 100$	32,5	27,1	25,8	26,5	30,2	25,0	28,9	26,3	

(a) onde R , R_A e R_R representam respectivamente, a respiração da planta inteira, da parte aérea e das raízes; ΔS , ΔS_A e ΔS_R representam respectivamente, o substrato disponível para a planta inteira, para a parte aérea e para as raízes

Tabela 3. Eficiência global de crescimento da planta (EG), das raízes (EG_R), e da parte aérea (EG_A), em duas cultivares de arroz crescidas em solução nutritiva, com ou sem Al^{3+} (9 mg de Al^{3+}/l).

CULTIVAR	TRATAMENTO		
	SEM Al^{3+}	COM Al^{3+}	MÉDIA
	————— EG ($mgCO_2/mgCO_2$) —————		
IAC-165	0,62 Ba ⁽¹⁾	0,68 Aa	0,65 a
IAC-899	0,65 Ab	0,66 Aa	0,65 a
MÉDIA	0,63 B	0,67 A	
CV = 1,6%			
	————— EG_R ($mgCO_2/mgCO_2$) —————		
IAC-165	0,46 Bb	0,56 Aa	0,51 a
IAC-899	0,40 Aa	0,42 Ab	0,41 b
MÉDIA	0,43 B	0,49 A	
CV = 5,1%			
	————— EG_A ($mgCO_2/mgCO_2$) —————		
IAC-165	0,68 Bb	0,73 Aa	0,70 a
IAC-899	0,74 Aa	0,74 Aa	0,74 a
MÉDIA	0,71 B	0,73 A	
CV = 1,4%			

(1) As médias seguidas das mesmas letras maiúsculas na linha e minúsculas na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

Em condições de baixa DFFF, nas duas cultivares, $R_{RE2} = 0,85 R_{RL2}$, ao contrário do que ocorreu no período de alta onde $R_{RE1} \approx R_{RL1}$.

Sob condições de estresse de Al^{3+} , os componentes do balanço de carbono apresentaram as mesmas tendências gerais (figuras 5B e 6B). Em alta DFFF (período 1) o influxo líquido de CO_2 na cultivar IAC-165 (tolerante) foi praticamente igual às plantas sem estresse, e o valor integrado incremento de fitomassa foi de $452,0 \pm 10,9 \text{ mgCO}_2 (\text{planta por vaso.d})^{-1}$, isto é, 9% maior. Na 'IAC-899' (sensível) o Al^{3+} provocou queda de 20% em $\Delta S_{F1}/\Delta t$ e o incremento de fitomassa (ΔP_1) foi igual a $253,8 \pm 11,0 \text{ mgCO}_2 (\text{plantas por vaso.d})^{-1}$, isto é, também 20% menor em relação às plantas sem estresse. Sob estresse, a superioridade de performance da cultivar IAC-165 foi mais acentuada, ratificando os resultados de FURLANI e HANNA (1984).

Sob estresse, tanto a respiração das raízes como da parte aérea da cultivar IAC-165, consumiu menor fração do substrato disponível que as plantas sem Al^{3+} ; enquanto que na cultivar IAC-899 somente o consumo relativo das raízes foi menor (tabela 2).

Da mesma forma que no tratamento sem Al^{3+} , a respiração das raízes consumiu relativamente maior fração do substrato disponível do que a parte aérea (tabela 2), e conseqüentemente, a EG_R foi menor que a EG_A (tabela 3).

A eficiência de conversão (Y , equação (25)) e o coeficiente de respiração de manutenção (M , equação (26)) para as duas cultivares de arroz submetidas ou não ao estresse de Al^{3+} , são apresentados respectivamente, nas tabelas 4 e 5.

A eficiência de conversão da planta (Y) e o coeficiente de manutenção (M) nas cultivares IAC-165 e IAC-899, sem Al^{3+} , foram estatisticamente iguais. Tais coeficientes mostram que são necessários 1,32 g de

Tabela 4. Eficiência de conversão da planta (Y), das raízes (Y_R) e da parte aérea (Y_A), em duas cultivares de arroz crescidas em solução nutritiva com ou sem Al^{3+} (9 mg de Al^{3+}/l).

CULTIVAR	TRATAMENTO		
	SEM Al^{3+}	COM Al^{3+}	MÉDIA
	————— Y (mgCO ₂ /mgCO ₂) —————		
IAC-165	0,75 Ba ⁽¹⁾	0,81 Aa	0,78 a
IAC-899	0,76 Aa	0,78 Aa	0,77 a
MÉDIA	0,76 B	0,79 A	
CV = 1,9%			
	————— Y_R (mgCO ₂ /mgCO ₂) —————		
IAC-165	0,71 Ba	0,81 Aa	0,76 a
IAC-899	0,59 Bb	0,66 Ab	0,62 b
MÉDIA	0,65 B	0,73 A	
CV = 3,0%			
	————— Y_A (mgCO ₂ /mgCO ₂) —————		
IAC-165	0,77 Bb	0,81 Aa	0,79 b
IAC-899	0,81 Aa	0,82 Aa	0,82 a
MÉDIA	0,79 B	0,81 A	
CV = 1,3%			

(1) As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

Tabela 5. Coeficiente de respiração de manutenção da planta (M), das raízes (M_R) e da parte aérea (M_A), em duas cultivares de arroz crescidas em solução nutritiva, com ou sem Al^{3+} (9 mg de Al^{3+} /l).

CULTIVAR	TRATAMENTO		
	SEM Al^{3+}	COM Al^{3+}	MÉDIA
	M ($mgCO_2 g^{-1} d^{-1}$)		
IAC-165	85,4 Aa ⁽¹⁾	80,2 Aa	82,8 a
IAC-899	87,7 Aa	86,1 Aa	86,9 a
MÉDIA	86,5 A	83,1 A	
CV = 3,2%			
	M_R ($mgCO_2 g^{-1} d^{-1}$)		
IAC-165	187,4 Aa	150,8 Aa	169,1a
IAC-899	222,4 Aa	168,9 Aa	195,7a
MÉDIA	204,9 A	159,9 B	
CV = 11,5%			
	M_A ($mgCO_2 g^{-1} d^{-1}$)		
IAC-165	53,8 Aa	52,3 Aa	53,1 a
IAC-899	46,2 Bb	53,2 Aa	49,7 a
MÉDIA	50,0 A	52,9 A	
CV = 11,5%			

(1) As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

fotossintetizados para sintetizar 1g de fitomassa em arroz, acrescido de uma quantidade de substrato equivalente a 8% de sua fitomassa para suprir energia aos processos de manutenção, isto é, $\Delta P/\Delta t = 0,76(\Delta S/\Delta t - 0,086 P)$ neste estágio de desenvolvimento. Portanto, o maior $\Delta P/\Delta t$ na 'IAC-165' foi devido exclusivamente a maior capacidade fotossintética ($\Delta S/\Delta t$).

Analisando separadamente os órgãos da planta, nas duas cultivares, a eficiência de conversão da parte aérea (Y_A) foi maior que das raízes (Y_R); o coeficiente de manutenção das raízes (M_R) foi cerca de quatro vezes maior que da parte aérea (M_A) (tabelas 4 e 5). Esses resultados indicam que a parte aérea além de converter maior quantidade de fitomassa por unidade de substrato disponível tem também menor custo de manutenção.

Em relação ao coeficiente de manutenção, no tratamento sem Al^{3+} M_A na 'IAC-899' foi menor que na 'IAC-165', enquanto M_R foi estatisticamente igual em ambas cultivares, havendo tendência de ser maior na 'IAC-899'.

No tratamento com Al^{3+} tanto Y como M foram estatisticamente iguais nas duas cultivares (tabelas 4 e 5).

Na análise separada dos órgãos, Y_A foi maior que Y_R , enquanto que M_A foi menor que M_R , nas duas cultivares. Sob estresse, Y_R na 'IAC-165' foi maior que na 'IAC-899', enquanto Y_A foi praticamente igual.

Em presença de Al^{3+} , nas duas cultivares, Y , Y_A e, principalmente, Y_R foram maiores que no tratamento sem Al^{3+} . Com relação a M , M_R e M_A , apresentaram tendência de serem menores no tratamento com Al^{3+} , excetuando-se M_A na 'IAC-899'.

4.2. Milho

No tratamento sem Al^{3+} , no período 1, de alta DFFF, o milho apresentou balanço positivo, isto é, $\Delta S_{F1} > R$ (figuras 7A e 8A). Os valores integrados do incremento de fitomassa na planta e nas raízes no período de alta DFFF foram respectivamente, $218,0 \pm 65,2 \text{ mgCO}_2$ (plantas por vaso.d) $^{-1}$ e $32,5 \pm 9,7 \text{ mgCO}_2$ (raízes por vaso.d) $^{-1}$ na cultivar HS 1227, e $393,5 \pm 74,8 \text{ mgCO}_2$ (plantas por vaso.d) $^{-1}$ e $93,2 \pm 17,7 \text{ mgCO}_2$ (raízes por vaso.d) $^{-1}$ na cultivar HS 7777 (apêndices 4 e 5). Portanto, a 'HS 7777' apresentou maior capacidade de crescimento nesse estágio do desenvolvimento.

As razões entre o consumo respiratório da planta e o substrato bruto fotossintetizado foram, respectivamente, 38 e 33% na cultivar HS 1227 e HS 7777 (tabela 2), implicando numa EG maior na HS 7777 (tabela 6).

Como ocorreu com o arroz, no milho também as raízes consumiram relativamente maior fração do substrato a elas disponível do que a parte aérea (tabela 2) e, conseqüentemente a EG_R foi menor que a EG_A , nas duas cultivares (tabela 6).

Também em ambas cultivares a respiração das raízes na fase luz foi aproximadamente igual à fase escuro, no período correspondente (figuras 7A e 8A).

No período 2, de baixa DFFF, no tratamento sem Al^{3+} , o influxo líquido de CO_2 decresceu em 88% para as duas cultivares, isto é, $\Delta S_{F2} = 0,12 \Delta S_{F1}$, sendo o ganho de carbono praticamente balanceado pelas perdas respiratórias, atingindo, portanto, o estado de manutenção (figuras 7A e 8A).

Nesse estado de manutenção a respiração da planta decresceu 52 e 69% respectivamente, nas cultivares HS 1227 e HS 7777, ou seja, $R_2 = 0,48 R_1$ e $R_2 = 0,31 R_1$. Este decréscimo foi devido ao decréscimo

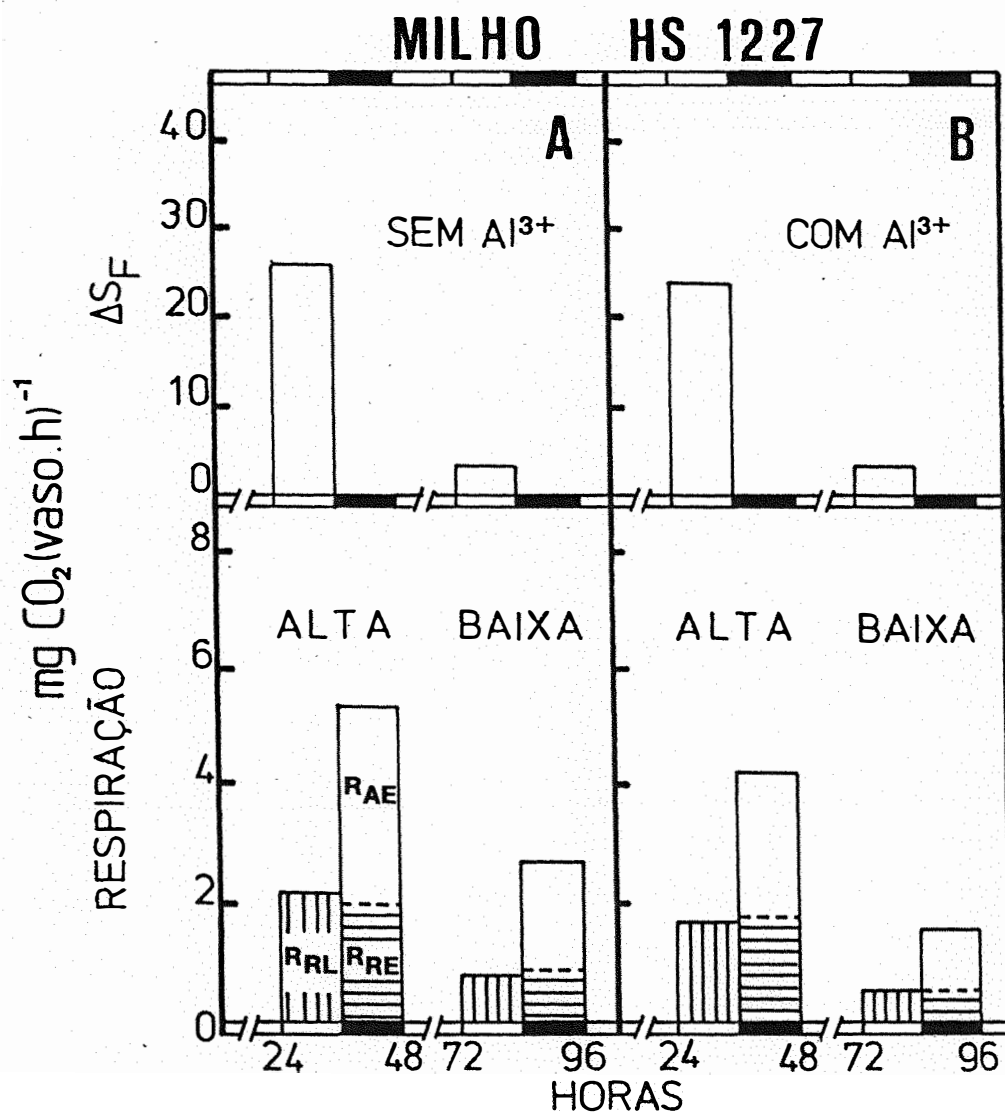


Figura 7. Balanço de carbono da cultivar de milho HS 1227, crescida em solução nutritiva, com ou sem Al³⁺ (4,5mg/l), medido em duas densidades de fluxo de ftons fotossinteticamente ativos: ALTA (1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e BAIXA (85 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

ΔS_F é o influxo líquido de CO₂ na parte aérea; R_{AE} é a respiração da parte aérea na fase escuro (■); R_{RL} e R_{RE} representam a respiração das raízes, respectivamente, nas fases luz e escuro.

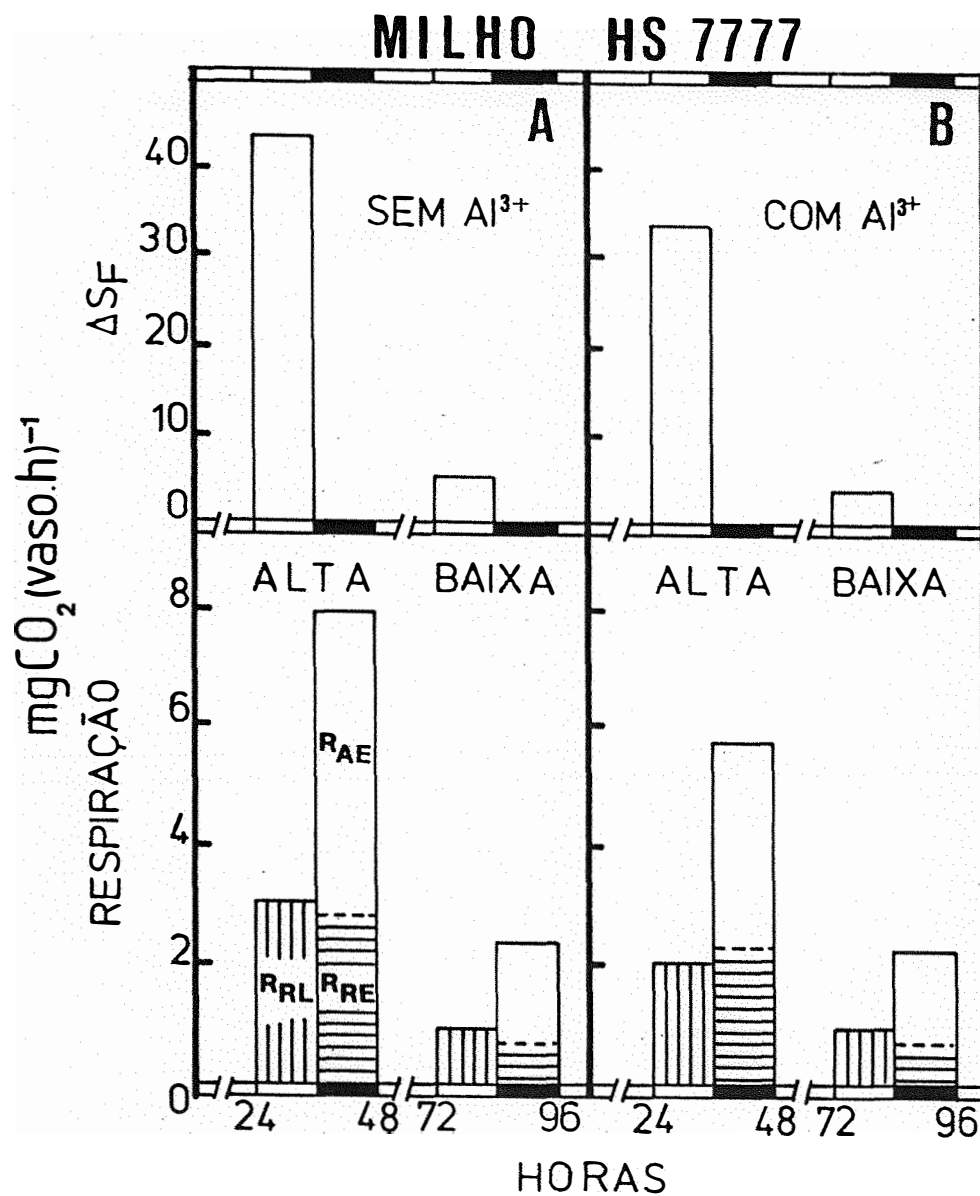


Figura 8. Balanço de carbono da cultivar de milho HS 7777, crescida em solução nutritiva, com ou sem Al³⁺ (4,5mg/l), medido em duas densidades de fluxo de ftons fotossinteticamente ativos: ALTA (1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e BAIXA (85 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

ΔS_F é o influxo líquido de CO₂ na parte aérea; R_{AE} é a respiração da parte aérea na fase escuro (■); R_{RL} e R_{RE} representam a respiração das raízes, respectivamente, nas fases luz e escuro.

Tabela 6. Eficiência global de crescimento da planta (EG), das raízes (EG_R), e da parte aérea (EG_A), em duas cultivares de milho crescidas em solução nutritiva, com ou sem Al^{3+} (4,5 mg de Al^{3+}/l).

CULTIVAR	TRATAMENTO		
	SEM Al^{3+}	COM Al^{3+}	MÉDIA
	————— EG ($mgCO_2/mgCO_2$) —————		
HS 1227	0,60 Bb ⁽¹⁾	0,69 Aa	0,65 b
HS 7777	0,67 Ba	0,70 Aa	0,68 a
MÉDIA	0,64 B	0,69 A	
CV = 6,4%			
	————— EG_R ($mgCO_2/mgCO_2$) —————		
HS 1227	0,39 Bb	0,52 Ab	0,45 b
HS 7777	0,57 Aa	0,60 Aa	0,58 a
MÉDIA	0,48 B	0,56 A	
CV = 10,2%			
	————— EG_A ($mgCO_2/mgCO_2$) —————		
HS 1227	0,69 Ba	0,75 Aa	0,72 a
HS 7777	0,71 Ba	0,74 Aa	0,72 a
MÉDIA	0,70 B	0,74 A	
CV = 6,9%			

(1) As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

ocorrido nas respirações das raízes e da parte aérea, que foram respectivamente, $R_{R2} = 0,28 R_{R1}$ e $R_{A2} = 0,33 R_{A1}$ para a 'HS 7777' e $R_{R2} = 0,38 R_{R1}$ e $R_{A2} = 0,54 R_{A1}$ para a 'HS 1227'.

Em baixa DFFF, R_{RE} foi aproximadamente igual a R_{RL} na 'HS 1227', enquanto que $R_{RE} = 0,73 R_{RL}$ na 'HS 7777' (figuras 7A e 8A, e apêndices 4 e 5).

O estresse de Al^{3+} praticamente não afetou o influxo líquido de CO_2 (figuras 7B e 8B) nem o incremento integrado de fitomassa na cultivar HS 1227 (apêndice 4). Porém, na cultivar HS 7777 tanto $\Delta S_{F1}/\Delta t$ como $\Delta P_1/\Delta t$ sofreram um decréscimo de 22%, sugerindo maior sensibilidade ao Al^{3+} nessa cultivar que na 'HS 1227', conforme também relatado por FURLANI e HANNA (1984). A 'HS 7777' com Al^{3+} teve melhor performance que a 'HS 1227' sem Al^{3+} (apêndice 5).

Sob estresse, para as duas cultivares, a respiração da planta consumiu relativamente menor fração do substrato fotossintetizado bruto que nas plantas sem estresse (tabela 2). O mesmo ocorreu com relação a parte aérea e, principalmente, com as raízes. Conseqüentemente, EG , EG_R e EG_A foram maiores nas plantas sob estresse (tabela 6).

À semelhança das plantas sem Al^{3+} , o consumo relativo de substrato pela respiração das raízes foi maior que na parte aérea nas duas cultivares (tabela 2), conseqüentemente, EG_R foi menor que EG_A (tabela 6).

Nas tabelas 7 e 8 são apresentados, respectivamente, os valores de Y , Y_A e Y_R e de M , M_A e M_R das duas cultivares de milho, submetidas ou não ao estresse de Al^{3+} .

Nô tratamento sem estresse, Y nas duas cultivares, não diferiu estatisticamente, enquanto que o coeficiente M na 'HS 1227' foi

Tabela 7. Eficiência de conversão da planta (Y), das raízes (Y_R) e da parte aérea (Y_A), em duas cultivares de milho crescidas em solução nutritiva com ou sem Al^{3+} (4,5 mg de Al^{3+}/l).

CULTIVAR	TRATAMENTO		
	SEM Al^{3+}	COM Al^{3+}	MÉDIA
	————— Y (mgCO ₂ /mgCO ₂) —————		
HS 1227	0,76 Aa ⁽¹⁾	0,76 Aa	0,76 a
HS 7777	0,74 Ba	0,80 Aa	0,77 a
MÉDIA	0,75 B	0,78 A	
CV = 4,6%			
	————— Y_R (mgCO ₂ /mgCO ₂) —————		
HS 1227	0,51 Bb	0,59 Ab	0,55 b
HS 7777	0,63 Ba	0,72 Aa	0,67 a
MÉDIA	0,57 B	0,65 A	
CV = 7,0%			
	————— Y_A (mgCO ₂ /mgCO ₂) —————		
HS 1227	0,82 Aa	0,82 Aa	0,82 a
HS 7777	0,78 Aa	0,84 Aa	0,81 a
MÉDIA	0,80 A	0,83 A	
CV = 5,8%			

(1) As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

Tabela 8. Coeficientes de respiração de manutenção da planta (M), das raízes (M_R) e da parte aérea (M_A), em duas cultivares de milho crescidas em solução nutritiva, com ou sem Al^{3+} (4,5 mg de Al^{3+}/l).

CULTIVAR	TRATAMENTO		
	SEM Al^{3+}	COM Al^{3+}	MÉDIA
————— M ($mgCO_2 g^{-1} d^{-1}$) —————			
HS 1227	106,3 Aa ⁽¹⁾	66,9 Bb	86,6 a
HS 7777	57,7 Bb	83,4 Aa	70,5 b
MÉDIA	82,0 A	75,2 A	
CV = 16,9%			
————— M_R ($mgCO_2 g^{-1} d^{-1}$) —————			
HS 1227	135,2 Aa	90,3 Bb	112,8 a
HS 7777	76,1 Bb	139,0 Aa	107,6 a
MÉDIA	105,7 A	114,7 A	
CV = 33,1%			
————— M_A ($mgCO_2 g^{-1} d^{-1}$) —————			
HS 1227	94,0 Aa	59,7 Ba	76,9 a
HS 7777	52,2 Ab	69,5 Aa	60,8 b
MÉDIA	73,1 A	64,6 A	
CV = 23,9%			

(1) As médias seguidas da mesma letra maiúscula na linha e minúscula na coluna não diferem estatisticamente pelo teste de Duncan (5%).

maior que o da 'HS 7777'.

Analisando-se os órgãos separadamente, observou-se que Y_R foi menor que Y_A . Entre as cultivares, Y_R foi maior na 'HS 7777', enquanto Y_A foi igual em ambas cultivares (tabelas 7 e 8). O coeficiente M_R foi maior que M_A nas duas cultivares. Os coeficientes de manutenção, M_A e M_R , foram maiores na cultivar HS 1227.

No tratamento com estresse, também verificou-se que Y_A foi maior que Y_R e M_A menor que M_R , em ambas cultivares (tabelas 7 e 8) à semelhança do tratamento sem Al^{3+} . Como no tratamento sem estresse, na presença de Al^{3+} , Y_R da 'HS 7777' manteve-se maior que na 'HS 1227'.

Observou-se, à semelhança do encontrado em arroz, que sob estresse dentro da mesma cultivar houve aumento na eficiência de conversão, notadamente para as raízes (tabelas 7).

Em presença de Al^{3+} , M foi afetado de forma diferente nas duas cultivares, isto é, diminuiu em 'HS 1227' e aumentou em 'HS 7777' (tabela 8), tanto para planta inteira como para suas partes separadamente.

5. DISCUSSÃO

5.1. Plantas crescidas sem estresse de Al^{3+}

Independente da espécie (milho, planta C4 ou arroz, planta C3) e da cultivar, observou-se que a respiração da planta decresceu com a queda da produção fotossintética (figuras 5 a 8). Em condições de baixa DFFF, a respiração praticamente balanceou os ganhos fotossintéticos, e o crescimento foi nulo, atingindo um verdadeiro estado de manutenção (McCREE, 1982). Nesse estado a energia resultante da oxidação do substrato disponível é utilizada para manter a integridade da planta, não ocorrendo crescimento. Tais resultados estão de acordo com a hipótese de que a respiração pode ser conceitualmente separada em dois componentes: um relacionado com o crescimento, proporcional à fotossíntese e outro à manutenção (BEEVERS, 1970; McCREE, 1970; THORNLEY, 1970, 1976).

Portanto, os índices eficiência de conversão (Y) e o coeficiente de respiração de manutenção (M) podem ser estimados a partir da equação (11) do balanço de carbono proposta por THORNLEY (1970, 1976), com a metodologia (M-3) proposta por McCREE (1982).

O mesmo comportamento foi observado ao analisar-se o balanço de carbono da parte aérea e radicular separadamente. Ou seja, a respiração nas duas partes decresceu com a queda da fotossíntese, e em baixa DFFF o substrato disponível a cada parte também foi balanceado pelas perdas respiratórias. Assim, foi possível utilizar-se, para parte aérea e radicular, o modelo de balanço de carbono proposto para a planta inteira (THORNLEY, 1976).

Em todos tratamentos, em alta DFFF, R_{RL} foi aproximadamente igual a R_{RE} , como também foi observado por outros autores (HANSEN e JENSEN, 1977; ANDRÉ et alii, 1978; MASSIMINO et alii, 1980, 1981). Em condições favoráveis à fotossíntese, reservas de assimilados são armazenadas nas raízes, sendo utilizadas como substrato para respiração durante a noite (MASSIMINO et alii, 1980; SAGLIO e PRADET, 1980; FROSSARD, 1985; FARRAR e JONES, 1986), assegurando certa estabilidade metabólica tanto à luz como no escuro. Tal hipótese é reforçada pelo fato da taxa de absorção de ions (NO_3^- , K^+ , fosfatos), que depende e é proporcional a respiração das raízes, permanecer, praticamente, igual à luz e no escuro (ANDRÉ et alii, 1978, MASSIMINO et alii, 1980, 1981).

No entanto, no 2º dia de baixa DFFF (baixa fotossíntese), a respiração à luz foi, em geral, maior que no escuro, indicando que as reservas de assimilados são limitadas, não sendo suficientes para manter o mesmo nível metabólico por períodos longos.

Estes resultados parecem corroborar com a hipótese de que a curto prazo (1 noite ou menos) as reservas acumuladas regulariam a respiração da raiz, enquanto que o suprimento de fotossintetizados o faria a longo prazo, através da translocação (CHALLA, 1976; HANSEN e JENSEN, 1977; MASSIMINO et alii, 1980, 1981; SAGLIO e PRADET, 1980; FROSSARD,

1985; FARRAR e JONES, 1986). SAGLIO e PRADET (1980) sugerem que a respiração das raízes é regulada pela disponibilidade de substrato.

Assim o método de depleção das reservas (M-2) para estimar os custos de manutenção (McCREE, 1970, 1974; LOPES, 1979), pode produzir resultados incorretos visto que, com a queda das reservas, compostos estruturais podem contribuir com parte do substrato respiratório (CHALLA, 1976; LAMBERS et alii, 1983).

Entretanto, apesar do mecanismo de dependência fotossíntese-reservas da raiz-respiração da raiz não estar completamente elucidado, parece indispensável definir as condições do ambiente das raízes e da parte aérea, enfatizando a importância de manter-se a integridade da planta quando a respiração das raízes for estudada.

Na ausência de Al^{3+} , os valores da eficiência de conversão da planta inteira (Y) nas duas cultivares de milho e arroz foram semelhantes, isto é, ao redor de 0,75 (tabelas 4 e 7). Tal valor está de acordo com os encontrados na literatura para estas espécies (PENNING DE VRIES et alii, 1974; PENNING DE VRIES, 1975a; RYLE et alii, 1976; YAMAGUCHI, 1978; RUGET, 1981a,b).

A eficiência de conversão mostra a proporção de substrato que é convertida em fitomassa. Portanto, não ocorreu diferenças notáveis, na planta inteira, na relação quantitativa entre assimilação de carbono, respiração e produção de fitomassa entre espécies C3 e C4, no estágio inicial de desenvolvimento. A avaliação de outras espécies C3 e C4 também não apresentaram diferenças em Y (McCREE, 1974; PENNING DE VRIES, 1975a; YAMAGUCHI, 1978; RUGET, 1981a). Ou seja, apesar da fotorespiração diminuir significativamente a taxa de assimilação líquida de CO_2 em plantas C3 (ZELICH, 1971; BLACK, 1973; HATCH, 1976), ela parece não interferir na con-

versão dos fotossintetizados em fitomassa (PENNING DE VRIES et alii, 1974). Esta hipótese é reforçada quando se analisa os valores de eficiência de conversão da parte aérea - Y_A (praticamente, composta só de folhas), que são também da mesma ordem de grandeza entre as espécies C3 e C4 (tabelas 4 e 7).

PENNING DE VRIES et alii (1974) demonstraram ser possível calcular teoricamente a quantidade de fitomassa formada por unidade de substrato (isto é, Y), a partir do conhecimento detalhado das vias metabólicas de biossíntese de cada composto celular e da composição da fitomassa formada. As trocas gasosas e a conversão do substrato dependem da composição final da fitomassa formada.

Alguns autores sugeriram (PENNING DE VRIES et alii, 1974) que a biossíntese ocorreria com a máxima eficiência bioquímica, isto é, pela via metabólica mais econômica e com rendimento energético máximo da respiração, ou seja, relação P:O igual a 3 (ATP formado por oxigênio consumido).

De fato, PENNING DE VRIES (1975a) demonstrou, em plantas jovens de milho e girassol, que o valor de Y medido coincidiu com o estimado teoricamente, sendo ambos ao redor de 0,75, assim como os aqui encontrados. Outros autores também encontraram valores experimentais de Y concordando com os teóricos, quando avaliaram plantas inteiras (McCREE, 1970, 1974, 1976; RYLE et alii, 1976; WILSON et alii, 1980).

Porém, analisando-se separadamente a eficiência de conversão das raízes (Y_R) e da parte aérea (Y_A) verifica-se que, em ambas espécies, Y_A foi maior que Y_R (tabelas 4 e 7); enquanto que o coeficiente de manutenção foi maior para as raízes - M_R (tabelas 5 e 8). Esta mesma tendência foi observada em outras espécies (HANSEN e JENSEN, 1977; YAMAGUCHI;

1978; LAMBERS, 1979; LAMBERS et alii, 1979; SZANIAWSKI, 1981; SZANIAWSKI e KIELKIEWISZCZ, 1982), caracterizando que, em geral, a EG_R é menor que EG_A (tabelas 3 e 6).

Estes resultados indicam, portanto, que Y_R foi menor, enquanto Y_A foi maior que aqueles estimados teoricamente por PENNING DE VRIES et alii (1974), que consideraram a eficiência de conversão igual independentemente do órgão considerado. No entanto, como foi visto neste, e em outros trabalhos, parece que os diferentes órgãos da planta não comportam-se homogeneamente em relação aos custos de crescimento e manutenção.

Apesar das diferenças acentuadas no comportamento dos coeficientes de crescimento e manutenção das raízes e parte aérea, elas não podem ser explicadas somente com base nos resultados experimentais aqui obtidos. Entretanto, algumas hipóteses podem ser consideradas na tentativa de explicá-las ou compatibilizá-las com a teoria proposta por PENNING DE VRIES et alii (1974).

Hipótese 1) A eficiência de conversão de um órgão depende da composição da fitomassa formada. Dentre os processos de biossíntese um dos mais dispendiosos, em termos energéticos, é o da proteína (PENNING DE VRIES et alii, 1974). Portanto, variações nos teores protéicos entre órgãos poderiam, em parte, justificar diferenças na eficiência de conversão. Porém, nas plantas aqui investigadas a concentração de N na parte aérea e radicular foram semelhantes (ao redor de 5%), em ambas espécies. Assim não justifica-se que diferenças na eficiência de conversão sejam atribuídas à variações nos teores protéicos entre as duas partes. No entanto, para se ser mais conclusivo há necessidade de se determinar outros compostos (lipídeos, lignina, polissacarídeos etc) além da quantidade de proteínas.

Hipótese 2) Vários trabalhos mostraram que a respiração re-

sistente ao cianeto (CN) é ativa, principalmente nas raízes, em grande número de espécies de plantas superiores, como: aveia, trigo, milho, cevada, batata, mandioca (SOLOMOS, 1977; LAMBERS, 1979, 1980, 1982; LATIES, 1982; LAMBERS et alii, 1983; GIFFORD et alii, 1985; VAN DER VENTER, 1985; SIEDOW e BERTHOLD, 1986).

A respiração resistente ao CN envolve o transporte de elétrons (e^-), do NAD reduzido no ciclo dos ácidos tricarbóxicos para uma oxidase alternativa à principal via de transporte, através dos citocromos da cadeia respiratória (LAMBERS, 1982; LATIES, 1982; SIEDOW e BERTHOLD, 1986). Tal oxidase alternativa é resistente ao CN, enquanto que o transporte de e^- , via cadeia respiratória, é inibida (BENDAL e BONNER, 1971).

A ubiquinona, localizada entre os sítios 1 e 2 de conservação de energia, é a intermediária comum de transporte de e^- tanto para a oxidase alternativa como via cadeia respiratória, em ambos casos reduzindo O_2 a H_2O (SIEDOW e BERTHOLD, 1986).

Devido a esse ponto de ramificação, quando os e^- seguem via oxidase alternativa, dois sítios de conservação de energia (2 e 3) da cadeia respiratória são sobrepassados. Conseqüentemente, parte da energia livre liberada durante o transporte de e^- , que seria armazenada como ATP, é perdida em forma de calor. Teoricamente, quando o transporte de e^- é via oxidase alternativa há formação de somente 1 ATP por NADH oxidado, enquanto que o transporte via cadeia respiratória produziria 3 ATP (SIEDOW, 1982).

Dessa forma, em termos energéticos o transporte de e^- via oxidase alternativa é ineficiente, e quando operacional maior quantidade de substrato deve ser oxidado para produzir a mesma quantidade de ATP, que o transporte via cadeia respiratória.

Em geral, em condições normais, a respiração resistente ao

CN nas raízes contribuem entre 30 e 70% da respiração total (SOLOMOS, 1977; LAMBERS, 1982; LATIES, 1982; LAMBERS et alii, 1983; SIEDOW e BERTHOLD, 1986).

Por outro lado, demonstrou-se que a variação da razão P:O da respiração de 3 para 1 causa um decréscimo de 20% na eficiência de conversão (PENNING DE VRIES et alii, 1974). Assim, a ocorrência da respiração resistente ao CN diminui a eficiência da respiração podendo, em parte, justificar o menor valor de Y_R quando comparado com Y ou Y_A .

Da mesma forma, o maior M_R pode ser justificado pela alta atividade da respiração resistente ao CN nas raízes (LAMBERS, 1979; LAMBERS et alii, 1983).

LAMBERS e STEINGRÖVER (1978b) encontraram que Y_R estimado teoricamente, com base na composição das raízes e razão P:O igual a 3, foi bem maior que os valores obtidos experimentalmente. Valores teóricos aproximavam-se dos experimentais quando consideraram a razão P:O igual a 2. Esses autores atribuíram a menor eficiência das raízes à alta atividade da respiração resistente ao CN. Além disto, também sugeriram que o ATP produzido nas raízes poderia ser ineficientemente utilizado.

Hipótese 3) O menor valor de Y_R em relação a Y_A pode também estar associado à função da raiz em absorver ions para si e para planta toda. Há uma estreita relação entre respiração e absorção iônica (HOPKINS, 1956; BEN-ZIONI et alii, 1971; ANDRÉ et alii, 1978). MASSIMINO et alii (1981) observaram, em milho, que uma queda de 55% na respiração das raízes provocou queda de 50% na taxa de absorção de ions.

Porém, pouco se conhece sobre a contribuição relativa da respiração de crescimento e manutenção na absorção iônica. Uma das poucas tentativas no sentido de verificar esta relação foi feita por VEEN (1977, 1981),

que mediu concomitantemente crescimento, absorção de íons e respiração das raízes. VEEN (1981), separou tres componentes da respiração das raízes, isto é: respiração de crescimento, respiração de manutenção e respiração de absorção iônica. Este autor estimou que o componente relacionado com a absorção iônica participaria com 15 a 60% do total da respiração da raiz, e Y_R seria ao redor de 0,74 (VEEN, 1981). Este valor de Y_R concorda com as estimativas teóricas feitas por PENNING DE VRIES et alii (1974) e PENNING DE VRIES (1975a).

CHALLA (1976) estimou que o componente relacionado com a absorção iônica equivaleria entre 30 a 45% da respiração de manutenção da raiz (SZANIAWSKI e KIELKIEWSCZ, 1982). Observa-se que no caso presente M_R foi bem maior que M_A , tanto para o milho como para o arroz (tabelas 5 e 8).

Portanto, dos trabalhos citados (CHALLA, 1976; VEEN, 1977, 1981), pode-se inferir que parte significativa da energia gerada pela respiração é utilizada no processo de absorção iônica (LAMBERS et alii, 1983).

Visto que PENNING DE VRIES (1975a) mostrou que os custos energéticos para o crescimento e manutenção seriam iguais para os diferentes órgãos, pode-se concluir, que parte da respiração atribuída ao crescimento e à manutenção das raízes estaria realmente sendo utilizada na absorção iônica. Assim justica-se os baixos valores de Y_R e altos de M_R obtidos nesse, e em outros trabalhos, quando comparados com a parte aérea. Ou seja, na impossibilidade de separar-se o termo relacionado com a absorção iônica, com a metodologia aqui empregada, este pode ter ficado imbutido nas estimativas de Y_R e M_R , conseqüentemente, diminuindo a eficiência global das raízes.

Das tres hipóteses discutidas, talvez nenhuma delas isoladamente explica as grandes diferenças encontradas no comportamento das raízes e parte aérea. Os resultados experimentais somente detectaram um comportamento distinto, porém não fornecem subsídios para explicá-lo. No entanto, pode-se inferir para que estudos das relações substrato disponível-crescimento-respiração, sejam mais elucidativos deva-se avaliar, além das trocas de CO_2 , também a composição da planta, a contribuição relativa da respiração resistente ao CN e discriminar um 3º componente da respiração relacionado com a absorção iônica (LAMBERS et alii, 1983).

Verifica-se também que, em geral, Y_A foi maior que os estimados teoricamente por PENNING DE VRIES (1975a). Valores de Y_A altos também foram encontrados por outros autores (RAVEN, 1976; HANSEN e JENSEN, 1977; KIMURA et alii, 1978; YAMAGUCHI, 1978; LAMBERS et alii, 1979, SZANIAWSKI, 1980; SZANIAWSKI e KIELKIEWSCZ, 1982).

RAVEN (1976) demonstrou que ATP e redutores produzidos fotossinteticamente podem suprir energia também para os processos de biossíntese, além do processo de redução de CO_2 , reduzindo conseqüentemente a quantidade de substrato para o crescimento e manutenção. Isto é, ATP e redutores que seriam produzidos pela respiração seriam substituídos pelos produzidos fotossinteticamente, enquanto a respiração estaria envolvida mais com a síntese no fornecimento de esqueletos de carbono essenciais ao crescimento (RAVEN, 1976).

Esta hipótese explicaria, em parte porque neste e em outros trabalhos, Y_A , em geral, excede os valores estimados teoricamente. Também é coerente com esta hipótese, os resultados encontrados por HANSEN e JENSEN (1977) onde Y_A aumentou em função do aumento do fotoperíodo.

A eficiência de conversão da planta foi semelhante entre as cultivares estudadas, e Y_A apresentou somente pequenas diferenças (tabelas 4 e 7). Entretanto, o mesmo não ocorreu com as raízes que apresentaram diferenças grandes em relação a Y_R , tanto entre cultivares da mesma espécie como entre espécies (tabelas 4 e 7). Na literatura também há citações de diferenças em Y_R (LAMBERS e STEINGRÖVER, 1978a; LAMBERS, 1979; LAMBERS et alii, 1983). Tal variabilidade, talvez, pudesse ser explorada no sentido de obter-se cultivares mais eficientes, visto que houve certa coincidência entre maior Y_R e maior incremento de fitomassa. Porém até o momento não há indicações experimentais que relacionem Y_R e produtividade (LAMBERS et alii, 1983).

Em relação a manutenção observa-se que M da cultivar 'HS 7777', de milho, foi da mesma ordem de grandeza dos encontrados por outros autores (PENNING DE VRIES, 1975a,b; RYLE et alii, 1976; RUGET, 1981a), enquanto que M na 'HS 1227' foi maior. Entretanto, ambas cultivares apresentaram M maior que os relatados por RUGET (1981b). Diferenças varietais em M foram relatadas em outras espécies (YAMAGUCHI, 1978; LAMBERS et alii, 1979; FROSSARD, 1981; RUGET, 1981a). WILSON (1974) comparando cultivares de trevo encontrou plantas com menores valores de M apresentando maior taxa de crescimento.

Em arroz, M foi semelhante para as duas cultivares estudadas, sendo maiores que os encontrados por YAMAGUCHI (1978), também em arroz.

Deve-se salientar que tanto RUGET (1981b) como YAMAGUCHI (1978) avaliaram, respectivamente, M somente em plantas inteiras de milho e arroz em idade bem mais avançadas do que as aqui estudadas. Assim

talvez, a comparação de M com tais trabalhos seja difícil, visto que M varia acentuadamente com as condições ambientais e estágio de desenvolvimento. Com as devidas ressalvas, os valores altos aqui encontrados, talvez, devam-se ao fato das plantas estarem bem no início do ciclo vegetativo e apresentarem alta taxa de crescimento relativo.

Vários autores (LOPES, 1979; HOLE e BARNES, 1980; McCREE, 1983) demonstraram que M decresce linearmente com o aumento da idade e tamanho das plantas e tem estreita relação com a taxa de crescimento (McCREE, 1982). Em geral, plantas jovens apresentam maior teor de proteínas, maior taxa de síntese-degradação de proteínas e baixa percentagem de polissacarídeos estruturais, conseqüentemente, têm alta relação tecidos ativos/tecidos inativos (RAVEN, 1976; LOPES, 1979; RUGET, 1981a; McCREE, 1983). Como os custos de manutenção são relacionados com a fitomassa total, principalmente proteínas, é provável que M seja relativamente maior em plantas jovens com pequena fração de tecidos inativos e com alta taxa de crescimento relativo. HOLE e BARNES (1980) relatam que os custos de manutenção decresceram de 15 para 1% em relação à fitomassa acumulada durante crescimento de frutos; enquanto LOPES (1979) encontrou, em raízes de rabanete, que M_R decresceu de $93 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ d}^{-1}$, aos 7 dias, para 29 aos 35 dias de idade.

Observa-se que o coeficiente de manutenção das raízes foi entre 3,5 a 4,8 vezes maior que M_A , em arroz, e 1,5 vezes maior em milho (tabelas 5 e 8). Maiores custos de manutenção nas raízes também foram relatados para diversas outras espécies (LAMBERS, 1979; LAMBERS et alii, 1979; 1983; LOPES, 1979; SZANIAWSKI, 1981; SZANIAWSKI e KIELKIEWSCZ,

1982). Valores da mesma ordem de grandeza aos encontrados em milho foram calculados por LAMBERS e STEINGRÖVER (1978a) a partir de dados experimentais obtidos por KENDLER(1957) e LEMON e WIEGAND (1962).

As mesmas hipóteses analisadas para explicar as diferenças encontradas entre Y_A e Y_R também se aplicam para as diferenças encontradas entre M_R e M_A . No entanto, neste caso também deve-se obter maiores informações para que se tenha bases mais rígidas para uma conclusão.

5.2. Plantas crescidas sob condições de estresse de Al^{3+}

Sob estresse de Al^{3+} o valor de Y não diferiu entre as cultivares avaliadas, no entanto, estas plantas apresentaram tendência deste coeficiente ser maior que nas plantas sem estresse (tabelas 4 e 7). Verifica-se que esta tendência foi mais pronunciada em Y_R , que sofreu um acréscimo entre 12 a 16% em relação às plantas sem estresse.

O aumento em Y_A , quando ocorreu, foi em geral pequeno, sugerindo que o efeito do Al^{3+} nas folhas seja menor que nas raízes. Assim o incremento ocorrido em Y foi devido, principalmente, ao aumento em Y_R , visto que numa planta cujos órgãos comportam-se heterogeneamente, $1/Y = f_A/Y_A + f_R/Y_R$ (THORNLEY, 1976).

Apesar de ter ocorrido um aumento diferenciado na eficiência de conversão entre os órgãos das plantas, Y_R ainda assim manteve-se menor que Y_A , exceto em 'IAC-165' onde $Y_R = Y_A$, em plantas sob estresse. Também observa-se nas tabelas 4 e 7 que Y_R da 'IAC-165' manteve-se maior que da 'IAC-899'; enquanto que Y_R na 'HS 7777' manteve-se maior que na 'HS 1227'.

À semelhança das plantas sem estresse, o coeficiente M_R ,

em todas cultivares, também permaneceu maior que M_A (tabelas 5 e 8). Em geral tanto M_R como M_A foram menores nas plantas sob estresse, exceto na 'HS 7777' em que os coeficientes de manutenção sofreram um acréscimo. Variação nos coeficientes de manutenção também foram observados em plantas submetidas à estresse hídrico (WILSON et alii, 1980) e salino (LAMBERS et alii, 1981b; GALE e ZERONI, 1985).

O aumento relativo em Y_R , devido a presença do Al^{3+} no meio de cultivo, foi da mesma ordem de grandeza tanto nas cultivares tolerantes ('IAC-165' e 'HS 1227') como nas sensíveis ('IAC-899' e 'HS 7777'). Portanto, aparentemente não ocorreu um comportamento diferencial, que permitisse relacionar tolerância ao Al^{3+} com eficiência de conversão, neste período em que as plantas foram avaliadas. Na literatura também, parece, não haver referências que relacionem tolerância a estresses diversos com eficiência de conversão (LAMBERS et alii, 1983). Porém, em geral, raízes de plantas submetidas a outros tipos de estresses, como: salino (LAMBERS et alii, 1981a), baixa concentração de O_2 na rizosfera (LAMBERS e SMAKMAN, 1978; LAMBERS e STEINGRÖVER, 1978a; LAMBERS et alii, 1978), e deficiência hídrica (LAMBERS, 1982), apresentaram valores maiores de Y_R que nas plantas crescidas em condições normais, sem estresse. Não há referências em relação ao Al^{3+} . Assim, nos casos citados, parece haver, pelo menos em curtos períodos em que as plantas são submetidas a estresse, uma tendência delas utilizarem com maior eficiência o substrato disponível. Nestas plantas verifica-se menor relação $R/\Delta S$, ou aumento da razão $\Delta P/\Delta S_C$, à semelhança dos resultados aqui obtidos.

Nos casos citados, sob estresse, o aumento de Y_R ou queda na taxa de respiração, tem sido associado ao decréscimo da participação da respiração resistente ao CN em conjunto com maior eficiência na utili-

zação do ATP formado (LAMBERS e STEINGRÖVER, 1978b; LAMBERS, 1980, 1982; LATIES, 1982; LAMBERS et alii, 1983; SIEDOW e BERTHOLD, 1986). Em condições normais, com suprimento adequado de substrato, tem-se registrado alta participação da respiração resistente ao CN e baixa eficiência de utilização do ATP (LAMBERS e STEINGRÖVER, 1978b; LAMBERS, 1980, 1982). Infelizmente, estudos que relacionem comparativamente respiração resistente ao CN e eficiência do uso de ATP em presença ou ausência de Al^{3+} não são disponíveis.

Porém, vários autores encontraram que a respiração, em geral, decresce em presença de Al^{3+} (CLARKSON, 1966, 1969; NORTON, 1967, HUCK, 1972; RODRIGUES, 1979). O Al^{3+} parece interferir na utilização do ATP na fosforilação de hexoses, acarretando decréscimo na taxa de respiração (RORISON, 1965; CLARKSON, 1969). Entretanto, a incubação de raízes, de plantas tratadas em solução nutritiva com Al^{3+} , com intermediários da glicólise (glicose-6-P, frutose-1,6 bisfosfato) e do ciclo dos ácidos tricarboxílicos (succinato) não proporcionaram reversão do efeito do Al^{3+} sobre a respiração (RODRIGUES, 1979). Algumas enzimas relacionadas com a respiração, como a isocitrato desidrogenase (ANDERSON e EVANS, 1956), hexoquinase (CLARKSON, 1969) e ATPases (WOOLHOUSE, 1969; CAMBRAIA e CALBO, 1980) tem suas atividades parcialmente inibidas. Também o nível de piruvato (HANSON e KAMPRATH, 1979), açúcares, ácidos orgânicos, amino ácidos (CAMBRAIA et alii, 1983b) e ATP (CLARKSON, 1969; HANSON e KAMPRATH, 1979) são maiores nas plantas sob estresse, sugerindo que a biossíntese de moléculas mais complexas sejam parcialmente inibidas.

De fato, demonstrou-se que a síntese de DNA (CLARKSON e SANDERSON, 1969; SAMPSON et alii, 1965; CLARKSON, 1969), de proteínas (AVDORIN et alii, 1957; OTA, 1968), e de parede celular (HUCK, 1972; DE-

DOV e KLIMASHEVSKII, 1977) são menores em plantas sob estresse.

No entanto, pelos resultados encontrados na literatura e neste trabalho, não fica evidenciado se o Al^{3+} age diretamente sobre a respiração, ou se sua ação é indireta devido algum efeito à nível celular ou sub celular.

Neste trabalho, as plantas sob estresse, além da queda na razão $R/\Delta S$, em todas cultivares (tabela 2), e em $\Delta S/\Delta t$, nas cultivares sensíveis, observou-se indistintamente, com maior ou menor intensidade, sintomas de toxicidade do Al^{3+} , principalmente nas raízes.

Associa-se toxicidade do Al^{3+} à vários distúrbios fisiológicos e metabólicos, como redução na absorção iônica (HARWARD et alii, 1955; HU et alii, 1957; OTA, 1968; FOY et alii, 1974; CALBO e CAMBRAIA, 1980; CAMBRAIA e CALBO, 1980), sobre a biossíntese de vários compostos (ANDERSON e EVANS, 1956; AVDORIN et alii, 1957; OTA, 1968; HUCK, 1972; DEDOV e KLIMASHEVSKII, 1977; CAMBRAIA et alii, 1983b), além da respiração e fotossíntese. Tais efeitos interferem no crescimento e desenvolvimento, na composição mineral e, talvez, na composição da fitomassa formada.

Em razão da sintomatologia apresentada pelas plantas crescidas em presença de Al^{3+} , além dos efeitos medidos; pode-se inferir que alguns dos distúrbios fisiológicos acima citados, possivelmente, também ocorreram. Desta forma, o aumento verificado na eficiência de conversão, sobretudo em Y_R , não implica que o Al^{3+} tenha proporcionado efeito benéfico às plantas nas dosagens utilizadas. O aumento em Y_R apenas indica que neste curto período de experimentação maior fração do substrato disponível foi convertido em fitomassa, cuja composição não é conhecida. Assim sendo, sob estresse, a energia produzida pela respiração pode ou

ter sido mais eficientemente utilizada, ou a fitomassa formada teve menor custo energético (por ex. menor teor de proteínas), ou ainda, pode ter ocorrido uma queda na taxa de absorção iônica. Qualquer destas hipóteses, isoladamente ou em conjunto, podem justificar o aumento de Y_R . No entanto, nenhuma delas pode ser comprovada nem descartada, visto que os dados experimentais obtidos não permitem tal conclusão.

Também, deve-se destacar que o estresse foi aplicado somente num período curto em relação ao ciclo das plantas. Desta forma, a aplicação de estresse de Al^{3+} por períodos mais longos pode modificar este quadro devido a um progressivo efeito prejudicial. É impossível prever-se qual o comportamento da planta, se o período de estresse for longo, visto que vários compostos têm sua síntese prejudicada, bem como a sua composição mineral. No entanto, a curto prazo os resultados indicaram tendências no sentido das plantas aproveitarem mais eficientemente o substrato disponível.

6. CONCLUSÕES

O sistema desenvolvido para medir continuamente as trocas de CO_2 em plantas intactas e em seus órgãos, parte aérea e radicular, separadamente, mostrou-se adequado, permitindo analisar individualizadamente fotossíntese e respiração e suas relações quantitativas com o crescimento, isto é, a eficiência de conversão do substrato disponível em fitomassa e o coeficiente de respiração de manutenção.

A comparação dos valores da eficiência de conversão da planta (Y) e da parte aérea (Y_A) entre milho (C4) e arroz (C3) indicou que o processo de conversão de fotossintetizados em fitomassa independe do tipo do metabolismo fotossintético (C3 ou C4).

Raízes e parte aérea apresentaram diferentes eficiências globais na utilização do substrato fotossintetizado para o crescimento e manutenção. Independente da espécie, do cultivar ou do tratamento (com ou sem Al^{3+}), a eficiência de conversão das raízes (Y_R) foi menor que da parte aérea (Y_A); enquanto que o coeficiente de respiração de manutenção das raízes (M_R) foi maior que da parte aérea (M_A). Portanto, tais índices devem ser considerados individualizadamente para cada órgão da planta, visto que

um coeficiente único para planta inteira mascara diferenças fisiológicas entre raízes e parte aérea. Estudos mais conclusivos que permitam explicar as diferenças nas relações quantitativas entre substrato disponível, respiração e crescimento nos diferentes órgãos da planta devem considerar, além das trocas gasosas, a composição da fitomassa formada, a eficiência respiratória e o custo energéticos para absorção iônica pelas raízes.

A avaliação da produção bruta de fotossintetizados permitiu diferenciar cultivares tolerantes e sensíveis ao Al^{3+} . Entretanto, não foi possível relacionar eficiência de conversão ou coeficientes de respiração de manutenção com tolerância ao estresse de Al^{3+} em plântulas de milho e arroz.

7. LITERATURA CITADA

ANDERSON, I. e H.J. EVANS, 1956. Effect of manganese and certain other metal cations on isocitric dehydrogenase and malic enzyme activities in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol.* Baltimore, 31:22-28.

ANDRÉ, M.; D. MASSIMINO e A. DAGUENET, 1978. Daily patterns under the life cycle of a maize crop. II. Mineral nutrition, root respiration and root excretion. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 44:197-204.

AVDORIN, N.S.; E.P. MILOVIDOVA e E.D. MAKSIMOVA, 1957. The effect of aluminum and manganese on the exchange of substances in plants and on growth. *Vestn. Moskov. Univ. Ser. Biol. Pochvoved. Geol. Georg.* 2:89-97 (Russ.) (from Bibliography on Tolerance of Forage Crops, Cereals and Potatoes to Aluminum (1964-1931). Harpenden, England: Com. Bur. Soils.

BARNES, A. e C.C. HOLE, 1978. A theoretical basis of growth and maintenance respiration. *Ann. Bot.* London, 42:1217-1221.

BEEVERS, H., 1970. Respiration in plants and its regulation. In: SETLIK, I. ed. *Prediction and Measurement of Photosynthetic*

- Productivity*. Wageningen, Pudoc, p. 209-214.
- BENDALL, D.S. e W.D. BONNER Jr., 1971. Cyanide-insensitive respiration in plant mitochondria. *Plant Physiol.* Baltimore, 47:236-245.
- BENSON, A.A. e M. CALVIN, 1950. The path of carbon in photosynthesis. VII. Respiration and photosynthesis. *J. Exp. Bot.* Oxford, 1:63-68.
- BEN-ZIONI, A.; Y.VAADIA e S.H. LIPS, 1971. Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoots. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 24:288-290.
- BLACK, C.C. Jr., 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* Palo Alto, 24:253-286.
- CALBO, A.G. e J. CAMBRAIA, 1980. Efeito do alumínio sobre a composição mineral de dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Revista Ceres*, Viçosa, 27:369-378.
- CAMARGO, C.E.O.; W.E. KRONSTAD e R.J. METZGER, 1980. Parent-progeny regression estimates and association of height level with aluminum toxicity and grain yield in wheat. *Crop Sci.* Madison, 20:355-358.
- CAMBRAIA; J. e A.G. CALBO, 1980. Efeito do alumínio sobre a absorção e sobre o transporte de fósforo em dois cultivares de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Revista Ceres*. Viçosa, 27:615-625.
- CAMBRAIA, J.; F.R. GALVANI e M.M. ESTEVÃO, 1983 b. Effects of aluminum on organic acid, sugar and amino acid composition of the root system of sorghum. *J. Plant. Nutr.* New York, 6:313-322
- CAMBRAIA, J.; J.P. de LEMOS FILHO; M.A. OLIVA e M.M. ESTEVÃO, 1983 a. Efeito do alumínio sobre a fotossíntese em dois cultivares de sorgo.

Revista Ceres. Viçosa, 30:55-62.

- CATI. Coordenadoria de Assistência Técnica Integral. 1982. Características de cultivares de arroz recomendados para o Estado de São Paulo. Campinas, Centro de Comunicação Rural, CATI (folder).
- CHALLA, H., 1976. An analysis of the diurnal course of growth, carbon exchange and carbohydrate reserve content of cucumber. Wageningen. University of Wageningen, 88p. (Tese de Doutorado).
- CHAPMAN, E.A. e D. GRAHAM, 1974 a. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. I. Relative rates of the cycle in the dark and the light. *Plant Physiol.* Baltimore, 53:879-885.
- CHAPMAN, E.A. e D. GRAHAM, 1974 b. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. II. Intermediary metabolism and the location of control points. *Plant Physiol.* Baltimore, 53:886-892.
- CLARKSON, D.T., 1966. Effect of aluminium on the metabolism of phosphorus by barley seedlings. *Plant Physiol.* Baltimore, 41:165-172.
- CLARKSON, D.T., 1969. Metabolic aspects of aluminium toxicity and some possible mechanisms for resistance. In: RORISON, I.H. ed. *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*. Sheffield, Oxford Blackwell Scientific Publications, p. 381-397.
- CLARKSON, D.T. e J. SANDERSON, 1969. The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of *Allium cepa*. Tracer and

- autoradiographic studies. *Planta*. Berlin, 89:136-154.
- DEDOV, V.M. e E.L. KLIMASHEVSKII, 1977. Effect of Al^{3+} on the incorporation of ^{14}C into root cell membranes and their enzymatic hydrolysis in plants differing in sensitivity to its toxicity. *Sov. Agric. Sci.* Moscou, 4:4-7.
- DEVINE, T.E., 1982. Genetic fitting of crops to problem soils. In: CHRISTIANSEN, M.N. e C.F. LEWIS, eds. *Breeding Plants for Less Favorable Environments*. New York, John Wiley, p. 143-173.
- DUVICK, D.N.; R.A. KLEESE e N.M. FREY, 1981. Breeding for tolerance of nutrient imbalances and constraints to growth in acid, alkaline and saline soils. *J. Plant Nutr.* New York, 4:111-129.
- EVANS, L.T., 1975. Beyond photosynthesis - the role of respiration, traslocation and growth potential in determining productivity. In: COOPER, J.P. ed. *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. London, Cambridge University Press, p. 501-507.
- FAGERIA, N.K. e F.F. ZIMMERMANN, 1979. Seleção de cultivares de arroz para tolerância à toxidez de alumínio em solução nutritiva. *Pesq. agropec. bras.* Brasília, 14:141-147.
- FARRAR, J.F. e C.L. JONES, 1986. Modification of respiration and carbohydrate status of barley roots by selective pruning. *New Phytol.* Oxford, 102:513-521.
- FOY, C.D., 1974. Effects of aluminum on plant growth. In: CARSON, E. W., ed. *The Plant Root and its Environment*. Virginia, University Press of Virginia, p. 601-642.

- FOY, C.D., 1983 a. The physiology of plant adaptation to mineral stress. *Yowa State Journal of Research*. Yowa, 57:355-391.
- FOY, C.D., 1983 b. Plant adaptation to mineral stress in problem soils. *Yowa State Journal of Research*. Yowa, 57:339-354.
- FOY, C.D.; R.L. CHANEY e M.C. WHITE, 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* Palo Alto, 29:511-566.
- FROSSARD, J.S., 1985. L'éclaircissement du feuillage, facteur de régulation du rythme nyctéméral de la respiration des racines. *Physiol. Vég.* Paris, 23:163-173.
- FURLANI, P.R., 1983. Toxicidade de alumínio e manganês em plantas. In: RAIJ, B. van; O.C. BATAGLIA e N.M. SILVA, coord. *Acidez e Calagem no Brasil*. Campinas, Sociedade Brasileira de Ciências do Solo, p.79-85.
- FURLANI, P.R.; R.B. CLARK; W.M. ROSS e J.W. MARANVILLE, 1983. Variability and genetic control of aluminum tolerance in sorghum genotypes. In: SARIĆ, M.R. e B.C. LOUGHMAN, ed. *Genetic Aspects of Plant Nutrition*. HAGUE, Martinus Nijhoff/Dr. W.Junk Publisher, p.453-461.
- FURLANI, P.R. e L.G. HANNA, 1984. Avaliação de tolerância de plantas de arroz e milho ao alumínio em solução nutritiva. *R. bras. Ci. Solo*. Campinas, 8:205-208.
- GALE, J. e M.ZERONI, 1985. The cost to plants of different strategies of adaptation to stress and the alleviation of stress by increasing assimilation. *Plant and Soil*. The Hague, 89:57-67.
- GIFFORD, R.M.; H.LAMBERS e J.I.L. MORISON, 1985. Respiration of crop species under CO₂ enrichment. *Physiol. Plant*. Copenhagen, 63:351-356.

- GRAHAM, D. e E.A. CHAPMAN, 1979. Interaction between photosynthesis and respiration in higher plants. In: GIBBS, M. e E.LATZKO ed. *Photosynthetic Carbon Metabolism and Related Processes. Photosynthesis. Encyclopedia of Plant Physiology*, new series, vol. 6. Berlin, Springer-Verlag, p. 150-162.
- GRAHAM, D. e D.A. WALKER, 1962. Some effects of light on the interconversion of metabolites in green leaves. *Biochem. J.* Cambridge, 82:554-560.
- HANSEN, G.K. e C.R. JENSEN, 1977. Growth and maintenance respiration on whole plants, tops, and roots of *Lolium multiflorum*. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 39:155-164.
- HANSON, W.D. e E.J. KAMPRATH, 1979. Selection for aluminum tolerance in soybeans based on seedling root growth. *Agron. J.* Madison, 71:581-586.
- HARWARD, M.E.; W.A. JACKSON; W.L. LOTT e D.D. MASON, 1955. Effects of Al, Fe, and Mn upon the growth and composition of lettuce. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* Alexandria, 66:261-266.
- HATCH, M.D., 1976. Photosynthesis: The path of carbon. In: BONNER, J. e J.E. VARNER, eds. *Plant Biochemistry*. New York, Academic Press. p. 797-844.
- HEBER, U., 1974. Metabolite exchange between chloroplasts and cytoplasm. *Ann. Rev. Plant Physiol.* Palo Alto, 25:393-421.
- HESKETH, J.D.; D.N. BAKER e W.G. DUNCAN, 1971. Simulation of growth and yield in cotton; respiration and the carbon balance. *Crop Sci.*,

- Madison, 11:394-398.
- HOLE, C.C. e A.BARNES, 1980. Maintenance and growth components of carbon dioxide efflux from growing pea fruits. *Ann. Bot.* London, 45: 295-307.
- HOPKINS, H.T., 1956. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* Baltimore, 31:155-161.
- HUCK, M.G., 1972. Impairment of sucrose utilization for cell wall formation in the roots of aluminum-damaged cotton seedling. *Plant Cell Physiol.*, Kyoto, 37:371-375.
- HUGUE, A.P.L., 1973. A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrysanthemum morifolium* cv. *Bright Golden Anne* in controlled environments. II. Outgenetic changes in respiration. *Ann. Bot.* London, 37:275-286.
- HUNT, W.F. e R.S. LOOMIS, 1979. Respiration modelling and hypothesis testing with a dynamic model of sugar beet growth. *Ann. Bot.* London, 44:5-17.
- JACKSON, W.A. e R.J. VOLK, 1970. Photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* Palo Alto, 21:385-432.
- JANÁČ, J.; J. CATSKÝ e P.G. JARVIS, 1971. Infra-red gas analysis and other physical analysers. In: SESTÁK, Z.; J. CATSKÝ e P.G. JARVIS, eds. *Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods*. Wageningen, Dr. W.Junk: The Hague, p. 111-193.

- KIMURA, M.; Y. YOKOI e K. HOGETSU , 1978. Quantitative relationships between growth and respiration. II. Evaluation of constructive and maintenance respiration in growing *Helianthus tuberosus* leaves. *Bot. Mag. Tokyo*, 91:43-56.
- LAMBERS, H., 1979. Efficiency of root respiration in relation to growth, morphology and soil composition. *Physiol. Plant. Copenhagen*, 46: 194-202.
- LAMBERS, H., 1980. The physiological significance of cyanide-resistant respiration. *Plant Cell Environ. New York*, 3:293-302.
- LAMBERS, H., 1982. Cyanide-resistant respiration: A non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow. *Physiol. Plant. Copenhagen*, 55:478-485.
- LAMBERS, H.; T. BLACQUIÈRE e C.E.E. STUIVER, 1981 a. Interactions between osmoregulation and the alternative respiratory pathway in *Plantago coronopus* as affected by salinity. *Physiol. Plant. Copenhagen*, 51: 63-68.
- LAMBERS, H.; R. NOORD e F. POSTHUMUS, 1979. Respiration of *Senecio* Shoots: inhibition during photosynthesis, resistance to cyanide and relation to growth and maintenance. *Physiol. Plant. Copenhagen*, 45:351-356.
- LAMBERS, H.; F. POSTHUMUS; I. STULEN; L. LANTING; S.L. VAN de DICK e R. HOFSTRA, 1981 b. Energy metabolism of *Plantago major major* as dependent on the nutrient supply. *Physiol. Plant. Copenhagen*, 51: 245-252.

- LAMBERS, H. e G. SMAKMAN, 1978. Respiration of the roots of flood-tolerant an flood-intolerant *Senecio* species: affinity for oxygen and resistance to cyanide. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 42:163-166.
- LAMBERS, H. e E. STEINGRÖVER, 1978 a. Efficiency of root respiration of a flood-tolerant and a flood intolerant *Senecio* species as affected by low oxygen tension. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 42:179-184.
- LAMBERS, H. e E. STEINGRÖVER, 1978 b. Growth respiration of a flood-tolerant and a flood-intolerant *Senecio* species: Correlation between calculated and experimental values. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 43: 219-224.
- LAMBERS, H.; E. STEINGRÖVER e G. SMAKMAN, 1978. The significance of oxygen transport and metabolic adaptations in flood tolerance in *Senecio*, *Physiol. Plant.* Copenhagen, 43:219-224.
- LAMBERS, H.; R.K. SZANIAWSKI e R. de VISSER, 1983. Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 58:556-563.
- LATIES, G.G., 1982. The cyanide-resistant, alternative path in higher plant respiration. *Ann Rev. Plant Physiol.* Palo Alto: 33:519-555.
- LEDIG, F.T.; A.P. DREW e J.G. CLARK, 1976. Maintenance and constructive respiration, photosynthesis and net assimilation rate in seedlings of pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Ann. Bot.* London, 40:289-300.
- LEHNINGER, A., 1976. *Bioquímica*. São Paulo, Editora Edgard-Blücher Ltda. 770p.

- LONG, S.P., 1982. Measurement of photosynthetic gas exchange. In: COOMBS, J. e D.O. HALL, eds. *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Oxford, Perganun Press, p. 25-26.
- LOPES, N.F., 1979. Respiration related to growth and maintenance in radish (*Raphanus sativus* L.) plants. Davis, University of California, 151p. (Tese de Doutorado).
- MACHADO, E.C., 1981. Um modelo matemático-fisiológico para simular o acúmulo de matéria seca na cultura de cana-de-açúcar (*Saccharum* sp.). Campinas, UNICAMP, 115p. (Dissertação de Mestrado).
- MACHADO, E.C.; A.R. PEREIRA; J.I. FAHL; H.V. de ARRUDA; W.J. SILVA e J.P.F. TEIXEIRA, 1982. Análise quantitativa do crescimento de quatro variedades de milho em três densidades de plantio, através de funções matemáticas ajustadas. *Pesq. agrop. bras.* Brasília, 17:825-833.
- MASSIMINO, D.; M. ANDRÉ; C. RICHAUD; A. DAGUENET; J. MASSIMINO e J. VIVOLI, 1980. Évolution horaire au cours d'une journée normale de la photosynthèse, de la transpiration, de la respiration foliaire et racinaire et de la nutrition N.P.K. chez *Zea mays*. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 48:512-518.
- MASSIMINO, D.; M. ANDRÉ; C. RICHAUD; A. DAGUENTE; J. MASSIMINO e J. VIVOLI, 1981. The effect of a day at low irradiance of a maize crop. I. Root respiration and uptake of N, Pand K. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 51:150-155.
- McCREE, K.J., 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: SETLIK, I. ed. *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Wageningen,

- PUDOC, p. 221-230.
- McCREE, K.J., 1974. Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthetic rate, and temperature. *Crop Sci.* Madison, 14:509-514.
- McCREE, K.J., 1982. Maintenance requirements of white clover at high and low growth rates. *Crop Sci.* Madison, 22:35-351.
- McCREE, K.J., 1983. Carbon balance as a function of plant size in sorghum plants. *Crop Sci.* Madison, 23:1173-1177.
- McCREE, K.J. e M.E. AMTHOR, 1982. Effects of diurnal variation in temperature on the carbon balances of white clover plants. *Crop Sci.* Madison, 22:822-827.
- McCREE, K.J. e S. KRESOVICH, 1978. Growth and maintenance requirements of white clover as a function of daylength. *Crop Sci.* Madison, 18:22-25.
- McCREE, K.J. e J.H. SILSBURY, 1978. Growth and maintenance requirements of subterranean clover. *Crop Sci.* Madison, 18:13-18.
- McCREE, K.J. e C.H.M. van BAVEL, 1977. Respiration and crop production: A case study with two crops under water stress. In: LANDSBERG, J.J. e C.V. CUTTING, eds. *Environmental Effects on Crop Physiology*. New York, Academic Press, p. 199-216.
- McDERMITT, D.K e R.S. LOOMIS, 1981. Elemental Composition of biomass and its relation to energy content, growth efficiency, and growth yield. *Ann. Bot.* London, 48:275-290.

- MODAL, H. e A. KAROLIN, 1977. Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis. *Photosynthetica*, Praga, 11:38-47
- NISHIDA, K., 1962. Effects of internal and external factors on photosynthetic ^{14}C fixation in general and on formation of ^{14}C - Maltose in acer leaf in particular. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 15: 47-58.
- NORTON, G., 1966-1967. Some aspects of aluminum toxicity on plant growth. *Univ. Nottighan School of Agr. Rep.* p. 99-103.
- OHKI, K., 1986. Photosynthesis, chlorophyll, and transpiration responses in aluminum stressed wheat and sorghum. *Crop Sci.* Madison, 26:572-575.
- OTA, Y., 1968. Studies on the occurrence of the physiological disease of rice called "bronzing". *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci.* Nishigahara, n° 18.
- PENNING DE VRIES, F.W.T., 1975 a. Use of assimilates in higher plants. In: COOPER, J.P. ed. *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. London, Cambridge University Press, 459-480.
- PENNING DE VRIES, F.W.T., 1975 b. The cost of maintenance process in plant cells. *Ann. Bot.* London, 39:77-92
- PENNING DE VRIES, F.W.T.; A.H.M. BRUNSTING e H.H. van LAAR, 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *J. theor. Biol.* London, 45:339-377.

PENNING DE VRIES, F.W.T.; H.H. van LAAR e M.C.M. CHARDON, 1983.

Bioenergetics of growth of seeds, fruits, and storage organs. In: *Symposium on Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments*. Lo Baños, Philippines, IRR1, p. 37-59.

PENNING DE VRIES, F.W.T.; J.M. WITLAGE e D.J. KREMER, 1979. Rate of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and mayze plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. *Ann Bot.* London, 44:591-609.

RAVEN, J.A., 1976. The quantitative role of 'dark' respiratory processes in heterotrophic and photolithotrophic plant growth. *Ann. Bot.* London, 40:587-602.

RODRIGUES, T.J.D., 1979. Crescimento de plantas e respiração de raízes de *Stylosanthes* na presença de alumínio em solução nutritiva. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 33p. (Dissertação de Mestrado).

RORISON, I.H., 1965. The effect of aluminum on the uptake and incorporation of phospháte by excised sanfoin roots. *New Phytol.* Oxford, 64:23-27.

RUGET, F., 1981 a. Respiration de croissance et respiration d'entretien: méthodes de mesure, comparaison des résultats. *Agronomie*. Paris, 1: 601-610.

RUGET, F., 1981 b. Respiration de croissance et d'entretien du mais dans différentes conditions artificielles de culture. *Agronomie*. Paris, 1:845-852.

RYLE, G.J.A.; J.M. COBBY e C.E. POWELL, 1976. Synthetic and maintenance

- respiratory losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unculm barley and mayze. *Ann. Bot.* London, 40:571-586.
- SAGLIO, P. e A. PRADET, 1980. Soluble sugars, respiration, and energy charge during aging of excised maize root tips. *Plant Physiol.* Baltimore, 66:516-519.
- SAMPSON, M.; D.T. CLARKSON e D.D. DAVIES, 1965. DNA synthesis in aluminum treated roots of barley. *Science*. Washington, 148:1476-1477.
- SCHWARZ, M. e J. GALE, 1981. Maintenance respiration and carbon balance of plants at low levels of sodium chloride salinity. *J. Exptl. Bot.* Oxford, 32:933-941.
- SIEDOW, J.N., 1982. The nature of the cyanide-resistant pathway in plant mitochondria. In: CREALY, L.L. e G. HRAZDINA, eds. *Recent Advances in Phytochemistry*. New York, Plenum Press. p. 47-83.
- SIEDOW, J.N. e D.A. BERTHOLD, 1986. The alternative oxidase: A cyanide-resistant respiratory pathway in higher plants. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 66:569-573.
- SILVA, W.J.; J.C. MONTOJOS e A.R. PEREIRA, 1974. Análise de crescimento em dois híbridos simples de milho avaliada em duas densidades de população. *Ci.e Cult.* São Paulo, 26:360-365.
- SOLOMOS, T., 1977. Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* Palo Alto, 28:279-297.
- SZANIAWSKI, R.K., 1981. Growth and maintenance respiration of shoot and roots in Scots Pine seedling. *Z. Pflanzenerphysiol.* Budapeste, 101: -391-398.

- SZANIAWSKI, R.K. e M. KIELKIEWICZ, 1982. Maintenance and growth respiration in shoots and roots of sunflower plants grown at different root temperatures. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 54:500-504.
- THORNLEY, J.H.M., 1970. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature.* London, 227:304-305.
- THORNLEY, J.H.M., 1976. Growth, energy and respiration. In: *Mathematical Models in Plant Physiology*, by THORNLEY, J.H.M. London, Academic Press, p. 123-136.
- THORNLEY, J.H.M., 1977. Growth, maintenance and respiration: a reinterpretation. *Ann. Bot.* London, 41:1191-1203.
- VAN DE VENTER, H.A., 1985. Cyanide-resistant respiration and cold resistance in seedlings of maize (*Zea mays* L.). *Ann. Bot.* London, 56: 561-563.
- VEEN, B.W., 1977. The uptake of potassium, nitrate, water and oxygen by a maize root system in relation to its size. *J. exp. Bot.* Oxford; 28:1389-3198.
- VEEN, B.W., 1981. Relation between root respiration and root activity. *Plant and Soil.* The Hague, 63:73-76.
- VISSER, R. e H. LAMBERS, 1983. Growth and the efficiency of root respiration of *Pisum sativum* as dependent on the source of nitrogen. *Physiol. Plant.* Copenhagen, 58:533-543.
- YAMAGUCHI, J., 1978. Respiration and the growth efficiency in relations to crop productivity. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.* Sapporo, 59:59-129.

- YOKOI, Y.; M. KIMURA e K. HOGETSU, 1978. Quantitative relationships between growth and respiration. I. Componentes of respiratory loss and growth efficiencies of etiolated red bean seedling. *Bot. Mag.* Tokio, 91:31-41.
- WILSON, D. 1974. Variation in dark respiration in *Lolium*. *Rep. Welsh Plant. Breeding Sta.* 83p.
- WILSON, D.R.; C.J. FERNANDEZ e K.J. MCCREE, 1978. CO₂ exchange of subterranean clover in variable light environments. *Crop Sci.* Madison, 18:19-22.
- WILSON, D.R.; C.H.M. van BAVEL e K.J. MCCREE, 1980. Carbon Balance of water-deficient grain sorghum plants. *Crop Sci.* Madison, 20:153-159.
- WIT, de C.T.; R. BROWER e F.W.T. PENNING DE VRIES, 1970. The simulation of photosynthetic systems. In: SETLIK, I. ed. *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Wageningen, PUDOC, p. 47-70.
- WIT, de C.T.; H.H. van LAAR e H. van KEULEN, 1979. Physiological potential of crop production. In: SNEEP, J. e A.J.T. HENDRIKSEN, eds. *Plant Breeding Perspectives*. Wageningen, PUDOC, p. 47-82.
- WOOLHOUSE, H.W., 1969. Differences in the properties of the acid phosphatases of plant roots and their significance in the evolution of edaphic ecotypes. In: RORISON, I.H. ed. *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*. Oxford and Edinburgh, Blackwell Scientific Publications, p. 357-380.

ZELICH, I., 1971. *Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity*. New York, Academic Pres, 374p.

ZELICH, I., 1973. Plant productivity and the control of photorespiration. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Washington, 70:574-584.

APÉNDICES

APÊNDICE 1. Símbolos utilizados

SÍMBOLOS	DESCRIÇÃO
EG	Eficiência global de crescimento da planta
EG_A, EG_R	Eficiência global de crescimento, respectivamente, da parte aérea e das raízes
M	Coeficiente de respiração de manutenção
M_A, M_R	Coeficiente de respiração de manutenção, respectivamente, da parte aérea e das raízes
P	Fitomassa seca
P_A, P_R	Fitomassa seca respectivamente, da parte aérea e das raízes
R	Taxa de respiração da planta
R_A, R_R	Taxa de respiração, respectivamente, da parte aérea e das raízes
R_{AL}, R_{AE}	Taxa de respiração da parte aérea, respectivamente, nas fases luz e escuro
R_{RL}, R_{RE}	Taxa de respiração das raízes, respectivamente, nas fases luz e escuro
Y	Eficiência de conversão da planta
Y_A, Y_R	Eficiência de conversão, respectivamente, da parte aérea e das raízes
$\Delta P/\Delta t$	Taxa de crescimento da planta
$\Delta P_A/\Delta t, \Delta P_R/\Delta t$	Taxa de crescimento, respectivamente, da parte aérea e das raízes
$\Delta S/\Delta t$	Substrato bruto disponível para planta

$\Delta S_A/\Delta t, \Delta S_R/\Delta t$ Substrato disponível, respectivamente, para parte aérea e para as raízes

$\Delta S_F/\Delta t$ Influxo líquido de CO_2 na parte aérea

APÊNDICE 2- Balanço de carbono da cultivar de arroz IAC-165 crescida em solução nutritiva com e sem Al^{3+} (média de 2 repetições com 9 plantas por repetição).

PARÂMETROS	TRATAMENTO			
	IAC-165 SEM Al^{3+}		IAC-165 COM Al^{3+}	
	ALTA	DFFF	BAIXA	DFFF
	_____ $mgCO_2$ (plantas por vaso.d) ⁻¹ _____			
ΔS_F	590,6±17,7	91,7±13,5	598,6±10,7	97,6±12,2
R	256,0± 1,1	118,4± 8,5	211,7± 0,9	109,6± 1,6
ΔP	415,0±17,0	1,8± 6,6	452,0±10,9	14,0±11,6
ΔS	671,0±16,0	120,2±15,1	663,7±11,8	123,6±13,2
	_____ $mgCO_2$ (raízes por vaso.d) ⁻¹ _____			
R_{RL}	43,5 ±0,2	33,8 ±3,1	40,8 ±0,6	31,3 ±0,9
R_{RE}	51,7 ±2,2	27,6 ±2,2	40,8 ±0,6	26,5 ±0,5
R_R	95,2 ±2,4	61,4 ±5,3	81,6 ±1,2	57,8 ±0,4
ΔP_R	81,5 ±3,4	0,4 ±1,3	101,7 ±2,4	3,2 ±2,7
ΔS_R	176,6 ±5,7	61,8 ±6,6	183,3 ±1,2	61,0 ±2,3
	_____ $mgCO_2$ (parte aérea por vaso.d) ⁻¹ _____			
R_{AE}	80,4 ±1,7	28,5 ±1,6	65,1 ±1,1	25,9 ±1,0
R_A	160,8 ±3,4	57,0 ±3,2	130,1 ±2,1	51,8 ±1,9
ΔP_A	333,6±13,7	1,4 ±5,3	350,3 ±8,4	10,6 ±9,2
ΔS_A	494,4±10,3	58,4 ±8,5	480,4±10,5	62,4±11,1

Significado dos símbolos no Apêndice 1.

APÊNDICE 3- Balanço de carbono da cultivar de arroz IAC-899 crescida em solução nutritiva com e sem Al^{3+} (média de 2 repetições com 9 plantas por repetição).

PARÂMETROS	TRATAMENTO					
	IAC-899 SEM Al^{3+}			IAC-899 COM Al^{3+}		
	ALTA	DFFF	BAIXA DFFF	ALTA	DFFF	BAIXA DFFF
	————— $mgCO_2$ (plantas por vaso.d) ⁻¹ —————					
ΔS_F	428,8±51,2		70,1±7,5	349,8±16,4		61,6±1,2
R	167,6±15,2		76,9±4,9	134,2± 7,4		66,5±2,8
ΔP	303,8±43,4		9,7±10,7	253,8±11,0		10,2±3,2
ΔS	473,9±56,1		86,5±5,8	388,0±13,4		76,7±0,4
	————— $mgCO_2$ (raízes por vaso.d) ⁻¹ —————					
R_{RL}	36,3±2,1		23,3±1,8	27,3±1,7		21,8±1,3
R_{RE}	41,0±3,5		21,8±2,0	30,6±1,8		14,6±2,5
R_R	77,3±5,6		45,1±1,5	57,8±3,4		36,3±1,2
ΔP_R	47,6±6,3		1,5±1,7	42,5±1,6		1,7±0,5
ΔS_R	124,9±11,9		46,5±0,2	100,3±5,0		38,0±0,7
	————— $mgCO_2$ (parte aérea por vaso.d) ⁻¹ —————					
R_{AE}	45,1±4,9		15,9±1,7	38,2±2,0		15,1±0,8
R_A	90,2±9,8		31,8±3,4	76,4±4,0		30,2±1,6
ΔP_A	258,9±34,5		9,0±8,2	211,5±9,1		8,5±2,7
ΔS_A	349,1±43,3		40,0±5,6	287,9±13,1		38,7±1,1

APÊNDICE 4- Balanço de carbono da cultivar de milho HS 1227 crescida em solução nutritiva com e sem Al^{3+} (média de 6 repetições com 1 planta por repetição).

PARÂMETROS	TRATAMENTO			
	HS 1227 SEM Al^{3+}		HS 1227 COM Al^{3+}	
	ALTA	DFFF	BAIXA	DFFF
	mgCO ₂ (plantas por vaso.d) ⁻¹			
ΔS_F	308,1±65,7	37,5±20,5	291,0±26,5	40,1±14,3
R	130,3±11,5	62,3 ±4,5	99,9 ±5,9	37,0 ±6,3
ΔP	218,0±65,2	-3,2 ±2,2	220,5±26,5	15,1±12,8
ΔS	348,3±65,7	59,1±21,0	320,4±26,4	52,1±16,6
	mgCO ₂ (raízes por vaso.d) ⁻¹			
R_{RL}	26,4 ±2,0	8,9 ±1,6	19,6 ±2,1	6,6 ±1,6
R_{RE}	23,8 ±2,4	10,3 ±2,2	21,5 ±3,1	6,4 ±1,9
R_R	50,2 ±4,0	19,2 ±3,6	41,1 ±4,7	13,0 ±3,0
ΔP_R	32,5 ±9,7	-0,5 ±3,3	43,9 ±5,3	3,0 ±2,5
ΔS_R	82,7±11,0	18,7 ±2,9	85,0 ±7,0	16,0 ±3,6
	mgCO ₂ (parte aérea por vaso.d) ⁻¹			
R_{AE}	40,1 ±4,1	21,6 ±1,8	29,4 ±2,8	12,0 ±2,5
R_A	80,2 ±8,1	43,2 ±3,6	58,8 ±5,5	24,0 ±5,0
ΔP_A	185,5±55,5	-2,7±19,0	176,6±21,2	12,1±10,2
ΔS_A	265,6±55,0	40,4±19,9	235,4±21,1	36,1±14,5

APÊNDICE 5- Balanço de carbono da cultivar de milho HS 7777 crescida em solução nutritiva com e sem Al^{3+} (média de 6 repetições com 1 planta por repetição).

PARÂMETROS	TRATAMENTO			
	HS 7777 SEM Al^{3+}		HS 7777 COM Al^{3+}	
	ALTA	DFFF	BAIXA	DFFF
	————— $mgCO_2$ (plantas por vaso.d) $^{-1}$ —————			
ΔS_F	524,9±83,0		62,6±17,5	
R	192,3±28,8		60,0 ±5,6	
ΔP	393,5±74,8		22,9±16,1	
ΔS	585,8±87,9		82,9±18,7	
	————— $mgCO_2$ (raízes por vaso.d) $^{-1}$ —————			
R_{RL}	36,4 ±3,9		11,2 ±1,9	
R_{RE}	34,1 ±3,4		8,2 ±2,0	
R_R	70,5 ±6,2		19,4 ±3,7	
ΔP_R	93,2±17,7		5,4 ±3,8	
ΔS_R	163,7±22,8		24,9 ±5,3	
	————— $mgCO_2$ (parte aérea por vaso.d) $^{-1}$ —————			
R_{AE}	60,9±12,1		20,3 ±2,1	
R_A	121,8±24,2		40,6 ±4,2	
ΔP_A	300,3±57,1		17,5±12,3	
ΔS_A	422,1±65,5		58,1±14,7	

APÊNDICE 6. Coeficientes de distribuição de fitomassa para as raízes (f_R) e para parte aérea (f_A) em duas cultivares de milho e de arroz crescidas em solução nutritiva com (+Al) e sem (-Al) alumínio.

PARÂMETROS	ARROZ				MILHO			
	IAC-165	IAC-899	HS 1227	HS 7777	IAC-165	IAC-899	HS 1227	HS 7777
f_R	0,20±0,02	0,26±0,03	0,16±0,02	0,17±0,03	0,15±0,01	0,20±0,03	0,24±0,03	0,27±0,04
f_A	0,80±0,09	0,74±0,09	0,84±0,10	0,83±0,07	0,85±0,09	0,80±0,10	0,76±0,09	0,73±0,08