
POTENCIAL HÍDRICO E RESISTÊNCIA DIFUSIVA DA FOLHA EM ESPÉCIES DE EUCALYPTUS SOB CONDIÇÕES DE SECA

SALETE DE VASCONCELOS DANTAS
Dra. , Prof. Adjunta, DS-IF-UFRRJ

INTRODUÇÃO

A água é o principal fator do meio ambiente relacionado ao estabelecimento e desenvolvimento de espécies florestais. Tanto a distribuição de espécies, quanto a produção de biomassa dependem das disponibilidades hídricas relativas dos diferentes ecossistemas em que estas se desenvolvem. A manutenção de um balanço hídrico capaz de permitir o desempenho normal dos processos bioquímicos e fisiológicos relacionados ao crescimento é fundamental para uma planta. Este balanço é determinado pelas taxas relativas de absorção de água e de transpiração, e em espécies arbóreas sua manutenção é dificultada por características como a perenidade, longevidade, seus grandes portes, e também pelas diversas condições de estresse ambiental potencialmente capazes de afetá-las.

KOZLOWSKI (1969) caracterizou as árvores como "... organismos vivos admiravelmente construídos para perder água via transpiração para a atmosfera". De fato, as enormes áreas foliares de algumas espécies

florestais constituem excelentes superfícies de evaporação. Espécies como o *Eucalyptus gigantea* chegam a possuir área foliar total correspondente a 700m² de superfície (Jacobs, 1955). Sob estas condições, a manutenção do balanço hídrico interno é especialmente afetada se a disponibilidade de água para absorção é limitada. Sintomas como a redução do crescimento, murchamento de folhas e morte eventual desenvolvem-se em consequência da ocorrência de deficits hídricos.

O conhecimento dos mecanismos fisiológicos que permitem a uma árvore prevenir ou tolerar as condições de estresse hídrico possui portanto interesse prático. Assim, este trabalho procura rever os resultados de trabalhos experimentais sobre o controle da transpiração em espécies de *Eucalyptus*, com ênfase especial nas relações entre resistência difusiva e potencial hídrico da folha em plantas sob condições de seca.

MATERIAL E MÉTODOS

De acordo com a tradicional analogia com a lei de Ohm, pode-se descrever o fluxo de vapor de água entre uma folha e a atmosfera como a razão entre o gradiente de potencial hídrico entre estes dois meios e o somatório das resistências oferecidas ao fluxo. Esta abordagem permite a interpretação do processo de transpiração em termos das diferenças entre as concentrações de vapor na atmosfera e na folha, e das diversas resistências no percurso do vapor entre a planta e o ar. Os dois principais tipos de resistências são aquelas relacionadas à folha em si, e aquelas relacionadas à camada de ar limitrofe à superfície, foliar. O primeiro caso apresenta maior interesse para esta revisão, pois a resistência difusiva oferecida pelo fechamento de estômatos tem sido indicada como um dos possíveis mecanismos de resistência a seca em espécies florestais (KOZLOWSKI, 1982). Para avaliar os efeitos destes mecanismos na resistência à seca em *Eucalyptus*, os experimentos de SINCLAIR (1980), CLEMENS e JONES (1978) e PEREIRA e KOZLOWSKI (1976) são revistos quanto a seus procedimentos. Os resultados são discutidos na próxima seção deste trabalho.

SINCLAIR (1980), estudou as relações entre potencial e condutância estomatal de *Eucalyptus obliqua* L'Herit, *Eucalyptus fasciculosa* F. Muell e *Eucalyptus leucoxylon* F. Muell em condições de campo durante períodos de seca e de disponibilidade normal de água. pares de cada espécie foram selecionados em três áreas distintas onde existe ocorrência natural das mesmas. Medições de potencial hídrico das folhas pelo método de câmara de pressão, assim como condutância difusiva das folhas através do uso de porômetro desenvolvido por KANEMASU *et alii* (1969), foram desempenhados em duas épocas do ano. A primeira medição ocorreu na metade do verão australiano (fevereiro), quando as condições de seca geralmente desenvolveu-se; e a segunda no inverno (agosto).

PEREIRA e KOZLOWSKI (1978), investigaram as relações hídricas e a anatomia foliar de plântulas de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn e *Eucalyptus camaldulensis* Dehn e *Eucalyptus globulus* Labill e em uma série de

cinco experimentos, dos quais aqueles relacionados com os efeitos de ciclos de rega e secagem do solo sobre transpiração, resistência foliar e potencial hídrico das folhas são de maior interesse imediato. Os autores utilizaram plântulas de ambas as espécies com cerca de três meses de idade, desenvolvidas em viveiros e transferidas para uma câmara de crescimento. Os solos onde estas se desenvolviam eram deixados secar até o ponto de fechamento dos estômatos, quando então eram reidratados. Os ciclos duraram dez dias, com regas no primeiro e quinto dia para duas espécies, sendo que medições da resistência da folha, potencial hídrico da folha e teor de umidade do solo foram desempenhados diariamente no início da tarde. As resistências da folha foram determinadas com o porômetro de difusão desenvolvido por KANEMASU *et alii* (1969), através da tomada de três medidas na superfície abaxial (estomatal) de *Eucalyptus globulus* e em ambas superfícies abaxial e adaxial (estomatais) de *Eucalyptus camaldulensis*. Para *Eucalyptus camaldulensis*, a resistência média foi calculada pela relação $r_s = 2r^a r^b / (r^a + r^b)$; onde r^a e r^b representam respectivamente as resistências adaxial e abaxial. Devido à dificuldades encontradas na medição do potencial hídrico de folhas jovens de *Eucalyptus globulus*, para ambas as espécies os autores determinaram o potencial hídrico de seções do caule, incluindo as folhas utilizadas nas medições de resistência. O método utilizado foi o da câmara de pressão.

CLEMENS e JONES (1978), desenvolveram um interessante experimento onde o condicionamento à seca de *Acacia longifolia* Wild, *Eucalyptus robusta*, Sm. e *Eucalyptus saligna* Sm. foi avaliado. Para os objetivos desta revisão, o estudo detalhado de *Eucalyptus robusta*, desenvolvido na segunda fase da pesquisa destes autores, possui maior interesse. Sementes desta espécie foram plantadas em sacos plásticos de 2,5 l e desenvolvidas normalmente. Plântulas (uma de cada espécie) foram selecionadas e regadas diariamente por setenta dias, quando então foram separadas em dois grupos arranjadas em seis blocos inteiramente casualizados. A metade de cada bloco (controle) recebeu água diariamente, enquanto que a outra metade só era regada quando as plantas estavam

visivelmente murchas. Os ciclos de irrigação repetiam-se 17 vezes durante 98 dias, sendo que a cada ciclo uma solução de 40-10-30 de NPK era aplicada à todas plantas. Ao término deste condicionamento, todas as plantas foram irrigadas até a capacidade de campo e seus recipientes foram envoltos por sacos de polietileno atados à base do caule. No dia seguinte, o uso de água num período de nove horas foi determinado gravimetricamente, e as plantas foram então submetidas a mais um ciclo de secagem. A resistência difusiva das folhas foi medida com um porômetro de difusão, modelo Lambda LI-60, numa segunda etapa de determinação de uso de água, realizada após o último ciclo de secagem. Finalmente, seis pares destas plantas foram regadas até a capacidade de campo e deixadas secar até o ponto de murchamento permanente. A perda de água foi determinada por pesagens matinais neste período, e o potencial hídrico das folhas foi determinado com o uso do psicrômetro de ponto de orvalho, modelo Wescor HR 33.

Os principais resultados destes experimentos, assim como algumas de suas implicações práticas na promoção da resistência à seca de espécies de *Eucalyptus* são discutidas a seguir.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em abrangente revisão as respostas de plantas ao estresse hídrico, HSIAO (1973) indicou que o fechamento dos estômatos é a principal causa para o declínio da transpiração quando condições de seca são impostas a uma planta. No experimento de SINCLAIR (1980) este comportamento foi constatado apenas parcialmente. A comparação das relações hídricas de *Eucalyptus fasciculosa*, *Eucalyptus obliqua* e *Eucalyptus leucoxylon* em períodos de seca e de disponibilidade normal de água revelou que nestas condições normais, os valores do potencial hídrico da folha eram similares para ambas as espécies, o mesmo ocorrendo para a condutância difusiva das folhas. Nas condições de seca (verão) uma pronunciada diferença entre as espécies tornou-se evidente. Enquanto que para *Eucalyptus fasciculosa* e *Eucalyptus leucoxylon* os valores de potencial hídrico da folha observados foram pouco diferentes

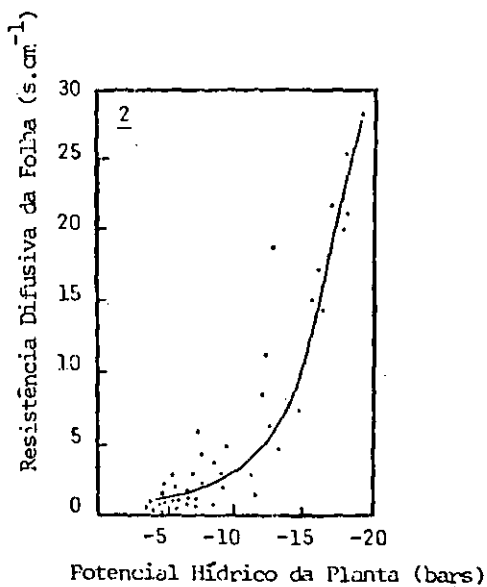
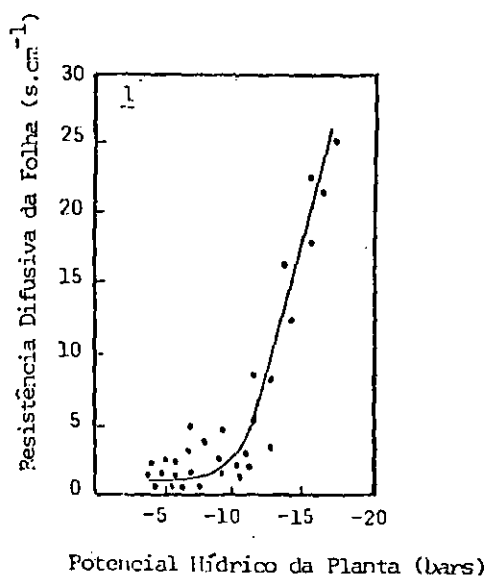
daqueles constatados no inverno, em *Eucalyptus obliqua* um comportamento típico de plantas sob estresse desenvolveu-se. A condutância difusiva das folhas desta espécie diminuiu sensivelmente, embora o fechamento total dos estômatos não tenha sido observado. Esta observação não confirma a tese de que o fechamento de estômatos ocorre inevitavelmente quando o potencial hídrico da folha atinge um nível crítico, conforme reportado em vários estudos.

KOZLOWSKI (1982), apresenta uma extensa compilação destes níveis para várias espécies (Quadro I), advertindo que os valores podem variar em função das condições experimentais ou de características genéticas das variedades estudadas, entre outros motivos. No estudo de SINCLAIR (1980) aqui revisto, este nível crítico não foi observado, e se fosse inferido a partir de seus dados, estaria situado em torno de -5,0 MPa. Este nível implausível pois as folhas seriam provavelmente danificadas sob tão severas condições de estresse.

Apesar da não observação do fechamento total dos estômatos é obvio que o aumento da resistência estomatal efetivamente reduziu a transpiração de *Eucalyptus obliqua* durante as condições de seca. FLORENCE, citado por SINCLAIR (1980), sugere que várias espécies de *Eucalyptus* não fecham seus estômatos rapidamente sob condições de estresse, tendendo a manter as taxas de transpiração e de fotossíntese mesmo sob ressecamento moderado. Assim, a absorção de água através de efetivos sistemas radiculares seria mais relevante como mecanismo de tolerância do que a restrição de perda de água. Os resultados de PEREIRA e KOZLOWSKI (1976) parecem dar respaldo a esta constatação.

Nos experimentos de PEREIRA e KOZLOWSKI (1976), o fechamento dos estômatos foi observado para *Eucalyptus camaldulensis* em condições de estresse hídrico para valores de potencial hídrico da planta em torno de 0,8 MPa. Para *Eucalyptus globulus* o valor crítico foi de -1,0 MPa. Esta relação entre potencial hídrico da planta e resistência estomatal é representada nas Figuras 1 e 2. Para ambas as espécies a resistência difusiva era similar quando a disponibilidade de água era abundante.

FIGURAS 1 e 2. Resistências Difusivas das Folhas de *Eucalyptus camaldulensis* (1) e *Eucalyptus globulus* (2) em função do Potencial hídrico das plantas.



QUADRO 1 - Valores críticos do Potencial Hídrico da folha observados para o fechamento dos estômatos em espécies arbóreas.

ESPÉCIES	VALOR DE Ψ_f (MPa)
<i>Betula papyrifera</i>	- 1,5
<i>Populus grandidentata</i>	- 1,7
<i>Quercus coccinea</i>	- 2,1
<i>Quercus alba</i>	- 2,3 a -2,5
<i>Quercus rubra</i>	-1,85
<i>Quercus velutina</i>	- 2,4
<i>Acer saccharum</i>	- 1,7
<i>Acer circinatum</i>	- 1,5
<i>Prunus serotina</i>	- 2,3
<i>Malus sylvestris</i>	- 1,9
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	- 1,9 a -2,0
<i>Pinus sylvestris</i>	- 0,8
<i>Pinus radiata</i>	-1,1
<i>Pinus contorta</i>	-1,46
<i>Pinus ponderosa</i>	-1,65 a -1,8
<i>Pinus resinosa</i>	- 1,8
<i>Abies grandis</i>	- 2,51
<i>Picea sitchensis</i>	- 2,0
<i>Picea engelmannii</i>	- 1,6
<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	- 1,0

FONTE: KOZŁOWSKI (1982)

Quando o estresse hídrico se intensificava a resistência aumentava mais rapidamente e o potencial hídrico da planta diminuía mais rapidamente em *Eucalyptus camaldulensis* do que em *Eucalyptus globulus*, sendo que após a imposição de um ciclo adicional de ressecamento, as resistências difusivas de ambas as espécies retomavam aos valores iniciais em 24 horas. QURAIISHI e KRAMER (1970) não observaram esta recuperação das taxas normais de transpiração em *Eucalyptus camaldulensis* submetido a deficiência hídrica, provavelmente devido ao maior intervalo de tempo em que as condições de estresse foram impostas em seu experimento. Estes autores constataram também que o fechamento dos estômatos de *Eucalyptus camaldulensis* ocorria mais lentamente sob condições de estresse do que em *Eucalyptus polyanthemos* Schau e *Eucalyptus sideroxylon* Cunn, o que dava a estas últimas espécies uma maior

capacidade relativa de resistência à seca. No entanto, a comparação entre *Eucalyptus camaldulensis* e *Eucalyptus globulus* indica que a primeira espécie é relativamente mais resistente. PEREIRA e HOZŁOWSKI (1976) atribuíram esta maior capacidade de resistência à habilidade que possui o *Eucalyptus camaldulensis* de desenvolver um sistema radicular profundo e ramificado, capaz de absorver água de camadas mais profundas do solo depois que as camadas superficiais tenham secado. Esta habilidade, constatada em ensaios complementares nos experimentos de PEREIRA e HOZŁOWSKI (1976), foi também observada por AWE et alii (1976) em estudo sobre o desenvolvimento radicular de *Eucalyptus camaldulensis*. A estrutura da raiz de *Eucalyptus robusta* foi também apontada por CLEMENS e JONES (1978) como fator responsável pelo menor uso de água de plântulas submetidas a um condicionamento, mas o papel da conservação de água através de uma maior resistência difusiva foi também evidenciada por estes autores.

No experimento de CLEMENS e JONES (1978), pôde-se constatar que o condicionamento de *Eucalyptus robusta* através da imposição dos ciclos de rega reduziu efetivamente o uso de água. Quando as plântulas condicionadas e não condicionadas (testemunhas) foram supridas com níveis adequados de água, o uso foi 46% maior por parte das plântulas não condicionadas. Na medida em que o estresse hídrico era imposto aos dois grupos, o potencial hídrico da folha caía mais rapidamente nas testemunhas do que nas plântulas condicionadas, enquanto que a resistência difusiva das folhas aumentava rapidamente em ambos os grupos, conforme mostrado na Figura 3. Uma aparente disfunção dos estômatos ocorreu ao nível de -2,8 MPa para as plântulas não condicionadas e ao nível de -3,5 MPa para as condicionadas, sugerindo uma maior resistência à seca por parte deste grupo de plântulas. O fechamento dos estômatos foi observado em ambas as espécies em valores críticos de potencial hídrico de folha entre -1,0 e -1,5 MPa. As análises detalhadas sobre os fatores responsáveis pelo menor uso de água por parte das plântulas condicionadas avaliadas sob condições normais de irrigação mostrou que a diferença observada não podia ser atribuída a

possíveis diferenças em área foliar nem possíveis diferenças nas dimensões ou funcionamento dos estômatos. Da mesma forma, as medições porométricas efetuadas mostraram que uma possível abertura tardia dos estômatos também não podia ser relacionada ao menor uso de água, uma vez que ambos os grupos de plântulas operavam à resistências difusivas similares quando as medições de uso de água foram efetuadas. Os autores sugeriram então que o controle de uso de água pelas plântulas condicionadas devia-se à estrutura ou tamanho da raiz, o que foi confirmado por ensaios complementares sobre a resistência hidráulica das raízes e do xilema destas plântulas. As maiores resistências das raízes e do xilema das plântulas condicionadas (Quadro 2) foram apontadas como os fatores que permitiam uma maior prevenção ao estresse hídrico. Esta habilidade de prevenção à seca foi também observada nos valores mais altos de resistência difusiva da folha à valores de potencial hídrico da folha abaixo de -20 bares conforme representado na Figura 3, assim como na maior tendência para o fechamento dos estômatos antes da ocorrência de murchamento das folhas. Em termos de tolerância a seca, a única evidência apontada foi o menor nível de potencial hídrico da folha para a ocorrência de disfunção estomatal nas plântulas condicionadas, conforme representado na Figura 3.

QUADRO 2 - Condutividade hidráulica do sistema radicular (K_r), condutividade específica das seções do caule (K_{ss}).

Plântula	K_r ($\text{cm}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$)	K_{ss} ($\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$)
Não Condicionada	$32,1 \times 10^{-10}$	$2,16 \times 10^{-5}$
Condicionada	$24,4 \times 10^{-10}$	$1,81 \times 10^{-5}$

FONTE: CLEMENS & JONES (1978)

Diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade.

A partir dos resultados destes experimentos pode-se inferir que aparentemente a habilidade de resistir à seca, entendida como a combinação de mecanismos de tolerância e de prevenção, em espécies de *Eucalyptus* esta

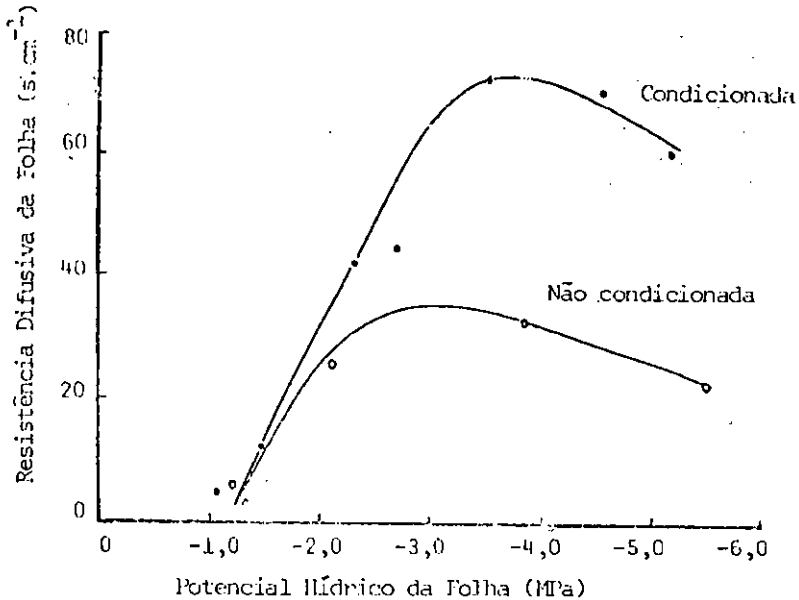
mais relacionada ao desenvolvimento adequado do sistema radicular do que ao controle da transpiração. Esta hipótese é também defendida por PRYOR (1976). Este autor afirma que embora os eucaliptos sejam considerados plantas esclerofitas, de uma forma paradoxal as árvores desta espécie não tendem a conservar água quando submetidas à seca, mas sim a utilizar a sua capacidade de absorção para extrair água do solo à tensões maiores do que as normalmente viáveis para plantas mais mesófitas. Por outro lado, as taxas de transpiração tendem a permanecer altas mesmo quando a disponibilidade de água no solo se esgota gradualmente. Apenas quando o murchamento foliar ocorre é que os estômatos se fecham, diminuindo assim a perda de água e permitindo a sobrevivência a períodos crítico de ressecamento.

Embora pareça haver algum consenso quanto ao papel mais importante da absorção de água na resistência à seca para algumas espécies de *Eucalyptus*, deve ser ressaltado que nenhuma pesquisa detalhada sobre o gênero avaliado criteriosamente os mecanismos de prevenção e tolerância pôde ser identificada. Generalizações não seriam portanto corretas.

CONCLUSÕES

Ao confirmarem-se as evidências sobre o papel mais relevante da absorção de água como mecanismo de resistência à seca em espécies de *Eucalyptus*, algumas implicações práticas surgiriam. As práticas de condicionamento, por exemplo, seriam potencialmente mais efetivas se promovessem maiores relações raiz/parte aérea das plântulas submetidas aos tratamentos. Métodos de poda e desbaste de raízes, conforme sugerido por KOON e O'DELL (1977) e ROOK (1971), seriam recomendáveis para este fim. De qualquer forma, há necessidade de se analisar os mecanismos de prevenção e tolerância em mais detalhe. Principalmente as espécies de maior interesse econômico no Brasil, como *Eucalyptus grandis* ou *Eucalyptus citriodora*, merecem uma avaliação mais precisa destes mecanismos de resistência, antes que inferências mais definitivas sobre a questão possam ser feitas.

FIGURA 3 - Relação entre Potencial hídrico e Resistência Difusiva da folha em mudas condicionadas e não condicionadas de *Eucalyptus robusta*.



FONTE: Clemens & Jones (1978)

BIBLIOGRAFIA:

AWE, J.O.; HEPHERD, K.R. e FLORENCE, R.G. Root Development in Provenances of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. *Australian Forestry* 39(3): 201-229. 1976.

CLEMENS, J. e JONES, P.G. Modification of Drought Resistance by Water Stress conditioning in *Acacia* and *Eucalyptus*. *Journal of Experimental Botany* 29(11): 895-904. 1978.

HSIAO, T. C. Plant Responses to Water Stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570. 1973

JACOBS, M.R. *Growth Habits of the Eucalyptus*. Commonwealth of Australian Forestry and Timber Bureau. 1955.

KANEMASU, E.T., THURTELL, G.W. e TANNER C.B. Design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.* 44: 881-885. 1969.

KOON, K.B. e O' DELL, T. Effects of Wrenching on Drought Avoidance of Douglas fir Seedlings. *Tree Planters, Notes* 28(2): 15-18. 1977.

KOZLOWSKI, T. T. Soil Water and Tree Growth. In: Norwin Linnartz (Ed.), *The Ecology of Southern Forests*. Louisiana State University Press. Baton Rouge 3057. 1969.

KOZLOWSKI, T. T. Water Supply and tree growth. *Forestry Abstracts.* 4 (3): 57-95. 1982

- PEREIRA, J.S. e KOZLOWSKI, T.T. Leaf Anatomy and Water Relations of *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus globulus* Seedlings. *Can. J. Bot.* 54: 2868-2880. 1976.
- PRYOR, L.D. II, The Biology of Eucalyptus. London, Edward Arnold Publishers Limited. 1976. 80 p.
- QURAIISHI, M.A. e KRAMER, P.J. Water Stress in Three Species of Eucalyptus. *Forest Science.* 16: 74-78 . 1970 .
- ROOK, D.A. Effect of Undercutting and Wrenching on Growth of *Pinus radiata* D. Don. Seedlings. *Journal of Applied Ecology.* 8(1): 477-490.1971.
- SINCLAIR, R, Water Potential and Stomatal Conductance of Three Eucalyptus Species in the Mount Lofty Ranges, South Australia: Responses to Summer Drought. *Aust. J. Bot.* 28 (5/6) 499-500 1980.