

RESISTÊNCIA À DESIDRATAÇÃO DE *Eucalyptus camaldulensis*
Dehn. COM RESTRIÇÃO DO SISTEMA RADICULAR¹

Geraldo Gonçalves dos Reis²
Anthony E. Hall³

Resumo

A resistência de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. à desidratação é mantida pela ação conjunta de mecanismos relacionados com a alta sensibilidade estomática, desenvolvimento de raízes em maiores profundidades, abscisão foliar e regulação estomática. No entanto, quando uma dessas estratégias é alterada, como pela restrição do desenvolvimento do sistema radicular, a planta poderá perder a capacidade de manutenção de seu "status" hídrico. Para testar esta hipótese, plantas de *E. camaldulensis* Dehn., apresentando um sistema radicular moderadamente restrito, em vasos de 20 litros, foram submetidas a ciclos de seca. Plantas irrigadas mantiveram alto potencial hídrico antes do amanhecer (-0,3 a -0,5 MPa) e condutância estomática de até $610 \text{ mmol.m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$. No final do primeiro ciclo de seca, o potencial hídrico antes do amanhecer decresceu para -1,6 MPa, atingindo -2,8 e -3,5 MPa no final do segundo e terceiro ciclos, respectivamente. Nos primeiros dias de cada ciclo de seca, não houve diferença entre as plantas irrigadas e as não irrigadas, ambas apresentando valores relativamente altos de potencial hídrico (-1,1 MPa) e de condutância estomática ($> 580 \text{ mmol.m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$) ao meio dia. A partir do quarto dia de cada ciclo de seca, observou-se completo fechamento dos estômatos, com a condutância estomática decrescendo para aproximadamente $15 \text{ mmol.m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ no quinto dia do segundo e terceiro ciclos. Este completo fechamento dos estômatos não foi

¹ Recebido para publicação em 2/2/87

² Pesquisador em Fisiologia Vegetal, EMBRAPA/UFV. 36570 - Viçosa, MG.

³ Professor titular de Fisiologia Vegetal da Universidade da Califórnia - 92521 - Riverside, CA-USA.

suficiente para promover a recuperação do potencial hídrico nos finais das tardes e antes do amanhecer. Com a irrigação por dois dias consecutivos, o potencial hídrico de plantas não irrigadas recuperou-se ao nível do potencial hídrico de plantas irrigadas, mas a condutância estomática recuperou-se apenas parcialmente, indicando que a sensibilidade estomática, isoladamente, não é suficiente para manter o "status" hídrico de *E. camaldulensis* Dehn., sob condições de seca, quando o sistema radicular é restrito. Esta resposta diferiu daquela já observada para o *E. camaldulensis* Dehn. que se desenvolve no campo em solos profundos.

1. INTRODUÇÃO

Os mecanismos de adaptação à seca de espécies florestais em ambientes que apresentam restrição no sistema radicular não estão completamente entendidos. Este conhecimento poderá, no entanto, auxiliar na seleção de procedências/clones dessas espécies para plantio em locais que apresentam restrição radicular, de modo a exibirem uma maior eficiência metabólica no uso de água e de nutrientes e na elaboração e partição de fotoassimilados (1, 8, 23 e 27).

A resistência de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. à desidratação é mantida pela ação conjunta de mecanismos relacionados com a alta sensibilidade estomática, desenvolvimento de raízes a maiores profundidades e exploração de um maior volume de solo, abscisão foliar e regulação osmótica (2, 11, 18, 19 e 22). No entanto, esta espécie tem sido estabelecida em locais onde naturalmente pode ocorrer restrição ao livre desenvolvimento do sistema radicular, como os locais que apresentam camada impermeável, elevação do lençol freático, camada salina, solos pouco profundos e outros. Assim, quando há limitação ao livre desenvolvimento do sistema radicular, a planta poderá perder a capacidade de manutenção de seu "status" hídrico, mesmo em ambientes com disponibilidade de água, o que poderá afetar diretamente o crescimento e a produtividade dos plantios (23, 27 e 28).

Para avaliar a influência de um sistema radicular moderadamente restrito na resistência à desidratação, plantas de *E. camaldulensis* Dehn, foram submetidas à deficiência hídrica e estudadas as suas respostas estomáticas e "status" hídrico.

2. MATERIAL E MÉTODOS

As mudas utilizadas neste estudo, em Riverside, CA, foram obtidas por meio do enraizamento de estacas de brotações de *E. camaldulensis* Dehn., de sementes procedentes de Petford, NT, Austrália. Utilizaram-se mudas produzidas por meio de estacas, visando obter maior uniformidade entre elas, e por estar esta técnica de produção de mudas atualmente em ampla utilização entre as empresas de reflorestamento. A técnica de enraizamento de estacas, utilizada para a obtenção das mudas deste estudo, foi a difundida pela Aracruz Florestal (6, 7, 13 e 14), com pequenas modificações nas concentrações de ácido indolbútrico e no tempo de nebulização, para se ajustar às condições locais. Abundante produção de raízes foi observada nas estacas logo após a primeira semana. Na terceira semana, as estacas

enraizadas com sucesso foram transplantadas para recipientes com capacidade para um litro, preenchidos com a mistura de solo UC-Mix II, rica em matéria orgânica e suplementada com micro e macronutrientes. Imediatamente após o transplante, as estacas passaram a ser irrigadas a cada dois dias com uma solução de HOAGLAND e ARNON (22), diluída cinco vezes. Quando se apresentaram bem estabelecidas, as mudas foram selecionadas e novamente transplantadas para recipientes de 20 litros, preenchidos com a mesma mistura de solo e, nestes recipientes as plantas desenvolveram-se até o início da tomada de dados experimentais. Um tensiômetro fechado (vácuo) foi colocado no interior do recipiente para medir o "status" hídrico do solo. Após o transplante das mudas para esses vasos maiores, de 20 litros, as plantas foram colocadas em uma casa-de-vegetação onde a temperatura oscilou entre 16 e 34°C, durante o período da experimentação. As plantas foram mantidas plenamente irrigadas por quatro meses e, a essa idade, já apresentavam a altura aproximada de 1,20 m, quando dois tratamentos de irrigação foram iniciados. Em um primeiro tratamento (irrigado), as plantas foram mantidas plenamente irrigadas, sendo reirrigadas assim que os tensiômetros estabelecidos nos vasos se aproximavam de -10kPa (isto correspondia a uma ou a duas irrigações diárias, dependendo das condições ambientais). Em um segundo tratamento (não irrigado), nenhuma irrigação era suplementada às plantas durante os três ciclos sucessivos de seca. Nesses ciclos as plantas experimentaram intensidades crescentes de estresse hídrico no solo. O primeiro ciclo de seca foi moderado e as plantas extraíram água do solo até os tensiômetros indicarem -60 kPa. Neste ponto, os vasos foram reirrigados até à capacidade de retenção de água do solo do vaso duas vezes ao dia, por dois dias consecutivos. No segundo ciclo de seca, a irrigação foi suspensa até os tensiômetros no solo acusarem -70 kPa. Os vasos foram então reirrigados novamente até à capacidade de retenção de água do solo do vaso, duas vezes ao dia por dois dias consecutivos. No terceiro ciclo de seca, a irrigação foi suspensa somente quando os tensiômetros acusaram valores inferiores a -80 kPa, ou seja, até ocorrer o rompimento das colunas de água dos tensiômetros. O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado com dois tratamentos de irrigação, interrompidos em três ciclos sucessivos de seca. Cada tratamento foi repetido quatro vezes, sendo que cada parcela apresentou oito plantas.

Os parâmetros fisiológicos foram tomados em folhas expostas, totalmente expandidas, de galhos na posição mediana da copa. O potencial hídrico no xilema (Ψ_x) foi medido de folhas utilizando-se uma bomba de pressão (24). As folhas não foram envolvidas em plástico que reduzisse a taxa transpiratória após o seu corte uma vez que testes preliminares mostraram não ser necessária esta prática para essa espécie. O potencial hídrico antes do amanhecer foi tomado entre 4 h e 5 h da manhã (P.S.T.), horário que coincidiu com o alvorecer do dia. A condutância estomática (g) foi medida, de acordo com SCHULZE et alii (25), na superfície abaxial das folhas, utilizando-se um porômetro de estado estacionário (LICOR-1600).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os potenciais hídricos antes do amanhecer das plantas irri-

gadas estiveram entre $-0,3$ e $-0,5$ MPa (Figura 1), logo no início da aplicação dos tratamentos de seca. Enquanto houve disponibilidade de água no solo, nos dois primeiros dias de cada ciclo após a suspensão da irrigação, as plantas de ambos os tratamentos apresentaram um alto "status" hídrico e as respostas estomáticas foram bastante similares (Figuras 1, 2, 3 e 4). Essa resposta de plantas em vasos, sem limitação de água no solo, aproxima-se bastante daquela observada em plantas jovens e adultas estabelecidas no campo, em solos profundos (21). Como pode ser observado na Figura 1, as plantas com o sistema radicular restrito reduziram rapidamente o potencial hídrico ao amanhecer, após o segundo dia desde a suspensão da irrigação. No quinto ou sexto dias após a aplicação dos tratamentos, o potencial hídrico, ao amanhecer, das plantas não irrigadas reduziu-se, atingindo $-1,6$ MPa no fim do primeiro ciclo de seca, $-2,8$ MPa no fim do segundo ciclo de seca e $-3,5$ MPa no fim do terceiro ciclo de seca. No final de cada um dos três ciclos com a reirrigação das plantas, observou-se uma completa recuperação do "status" hídrico. Foi observado um decréscimo significativo dos potenciais hídricos das plantas com o decorrer das experiências anteriores da planta ao estresse hídrico (Quadro 1). Essa redução de potencial hídrico à medida que a planta acumulou experiências anteriores de deficiência hídrica deve ser explicada pelo enrijecimento dos tecidos foliares e/ou pelo ajuste osmótico promovido pelo acúmulo de solutos nos vacúolos celulares, conferindo à planta uma maior capacidade de sustentar os estresses hídricos subsequentes (18). É também possível que as resistências internas na planta tenham aumentado significativamente, de modo a reduzir o fluxo no contínuo solo-planta-atmosfera (9 e 26). KAUFMANN (16), por exemplo, relata que a resistência radicular à absorção de água, medida pelas respostas à pressão de exsudação, foi maior quando se seguiu um ciclo de seca e uma reirrigação. Assim, uma mudança física ocorrida na interface solo-raiz poderia resultar em potenciais hídricos mais negativos. Esse mesmo autor observou ainda um significativo decréscimo no diâmetro das raízes de pinheiro, causado pelo colapso do córtex, durante o primeiro ciclo de seca, e apenas isso poderia justificar o aumento da resistência ao nível das raízes, resultando em crescentes reduções nos potenciais hídricos ao amanhecer, observados na Figura 1.

A tendência dos valores de potencial hídrico e de condutância estomática foram muito similares nos dois tratamentos, durante os dois primeiros dias do primeiro ciclo de seca (Figura 2), quando os valores máximos de condutância estomática e os valores mínimos de potencial hídrico foram observados entre 10 e 12 h. Entretanto, no fim do primeiro ciclo de seca, no quinto dia desde a suspensão da irrigação no tratamento não irrigado, o potencial hídrico e a condutância estomática foram substancialmente menores do que os do tratamento plenamente irrigado. Embora os estômatos das plantas não irrigadas tenham permanecido parcialmente fechados durante grande parte do dia, apenas o rápido fechamento dos estômatos não foi suficiente para impedir a redução progressiva do potencial hídrico durante o dia, acentuando, com isso, a importância do crescimento radicular nas relações hídricas das plantas dessa espécie (18).

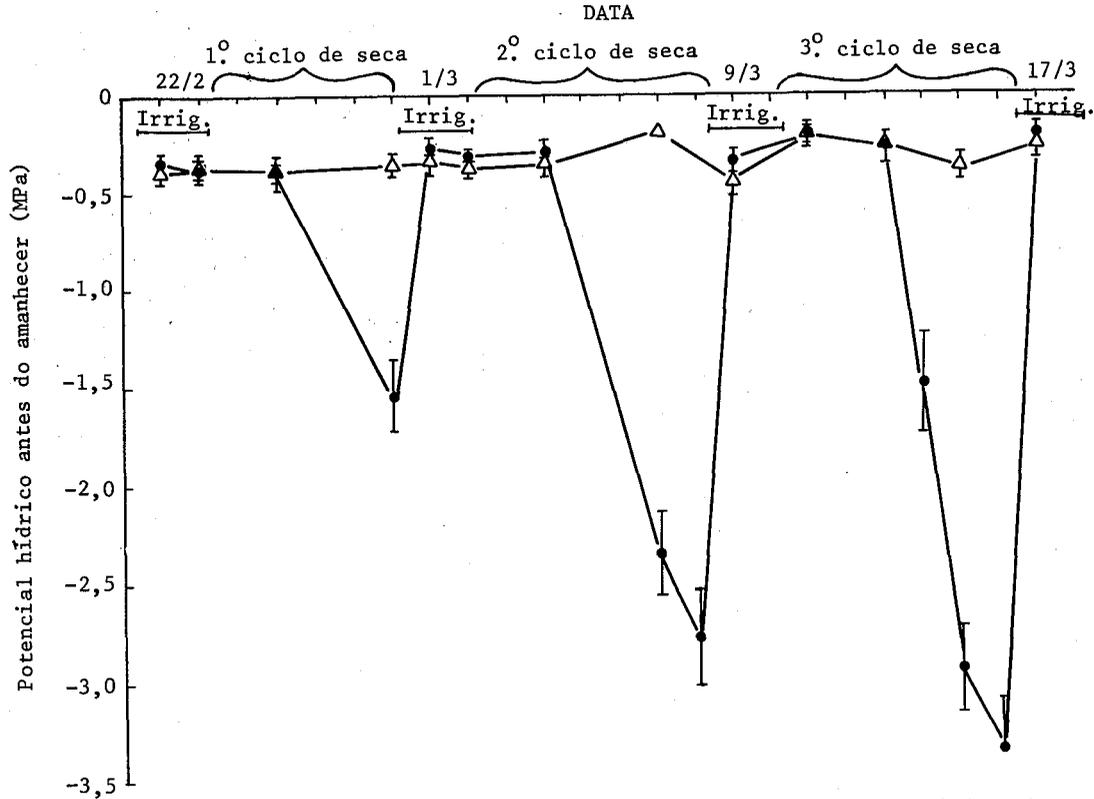


FIGURA 1 - Potencial hídrico antes do amanhecer de *E. camaldulensis* com o sistema radicular restrito (vasos) de plantas plenamente irrigadas (Δ) e não irrigadas (\bullet), em três ciclos consecutivos.

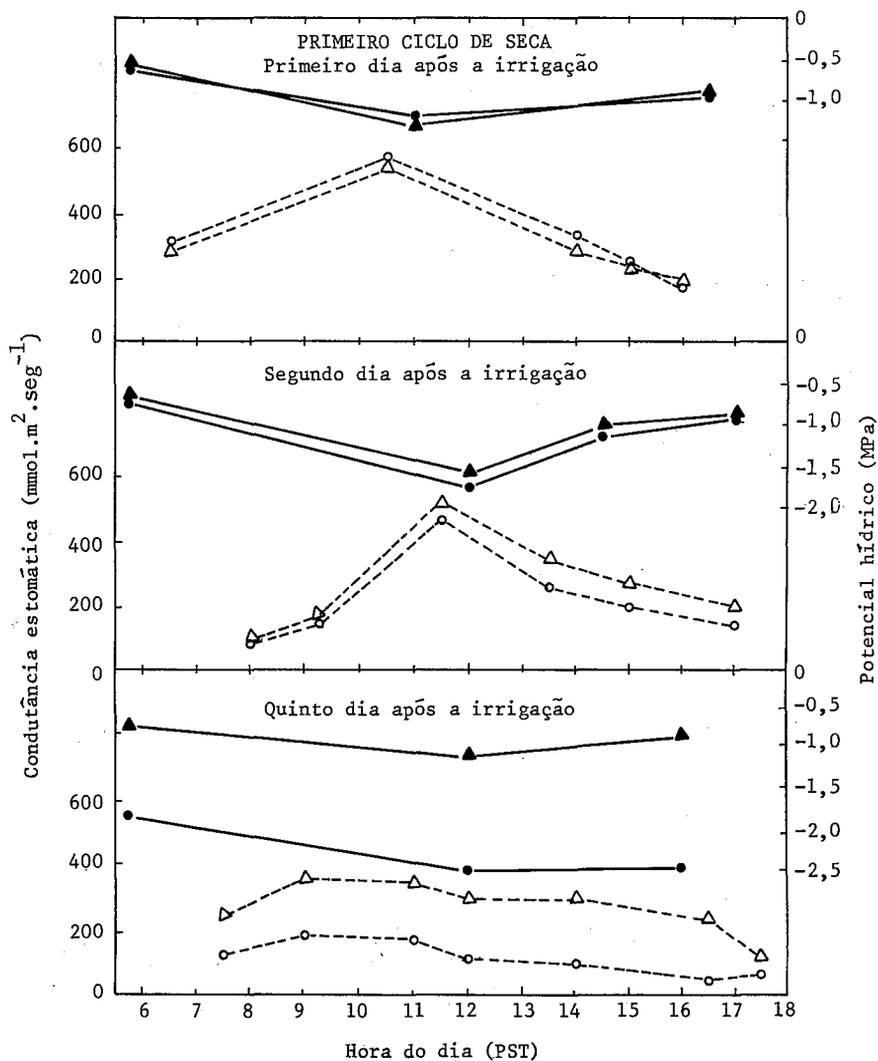


FIGURA 2 - Condutância estomática (---) e potencial (hídrico) (—) de plantas intactas com restrição do sistema radicular em casa-de-vegetação, durante o primeiro ciclo de seca (Δ, ▲ - plantas plenamente irrigadas e ○, ● - plantas não irrigadas).

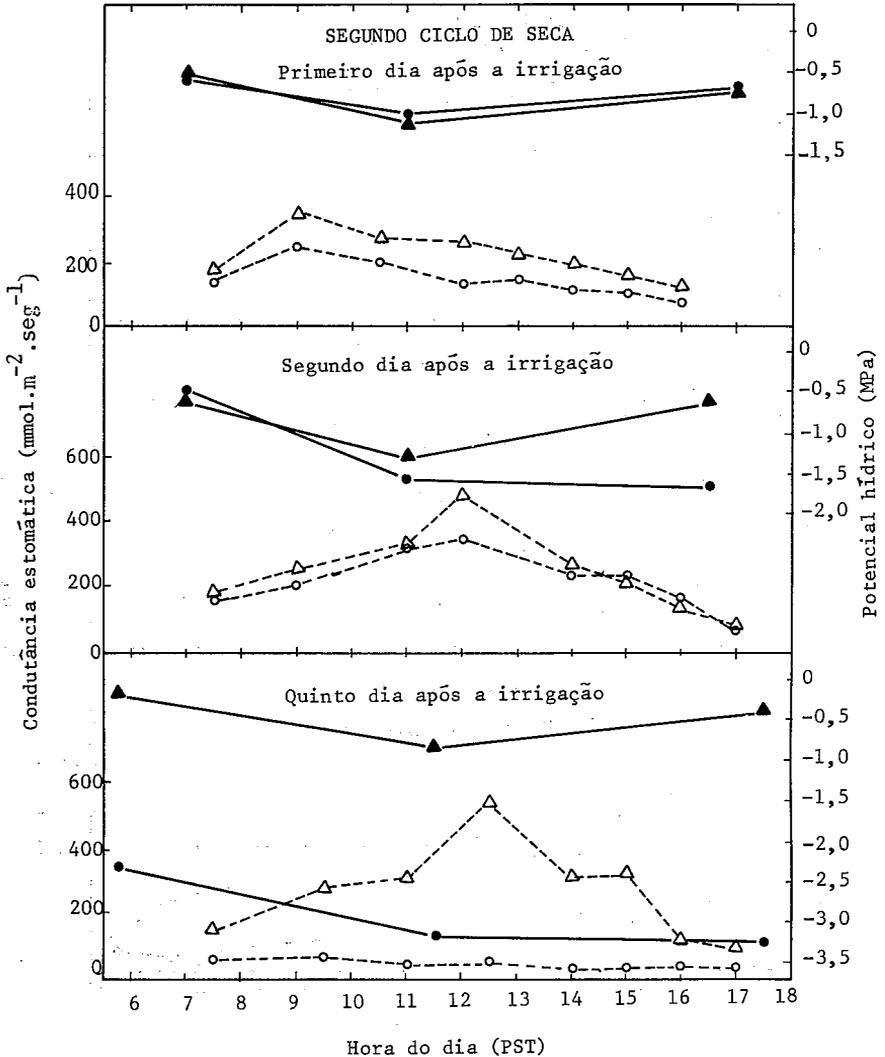


FIGURA 3 - Condutância estomática (---) e potencial hídrico (—) de plantas intactas com restrição dos sistema radicular em casa-de-vegetação, durante o segundo ciclo de seca (Δ , \blacktriangle - plantas plenamente irrigadas, e \circ , \bullet - plantas não irrigadas).

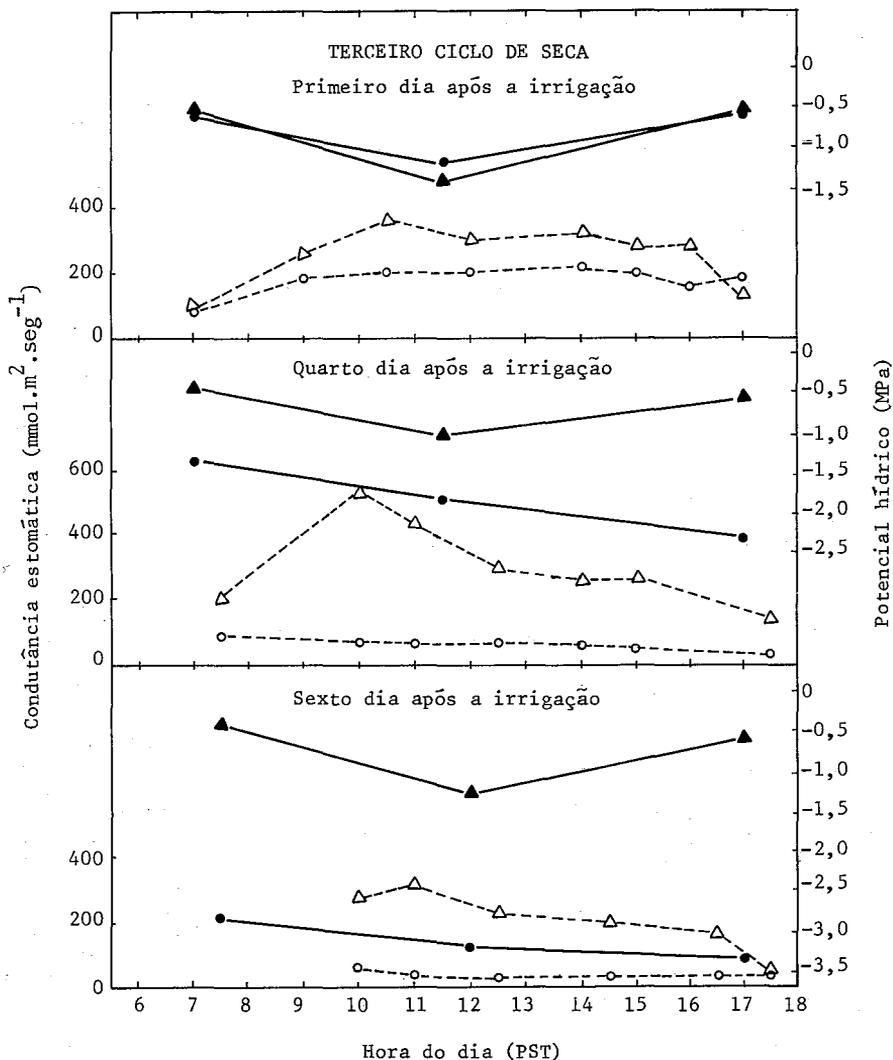


FIGURA 4 - Condutância estomática (---) e potencial hídrico (—) de plantas intactas com restrição dos sistema radicular em casa-de-vegetação, durante o terceiro ciclo de seca (Δ, ▲ - plantas plenamente irrigadas, e ○, ● - plantas não irrigadas).

Após a reirrigação das plantas do tratamento "não irrigado" por dois dias até a capacidade de retenção de água do solo do vaso, o potencial hídrico das plantas desse tratamento recuperou-se em menos de duas horas ao nível do das plantas plenamente irrigadas, mas a condutância estomática teve uma recuperação mais lenta. Esse tipo de resultado tem sido observado por outros autores (4, 5, 20 e 22).

QUADRO 1 - Potencial hídrico antes do amanhecer (MPa) nos cinco primeiros dias de cada ciclo de seca. Números entre parênteses correspondem ao desvio-padrão

Dias após o início do ciclo	Tratamento de irrigação	Ciclo de seca		
		Primeiro	Segundo	Terceiro
		MPa		
1	Irrigado	-0,4(± 0,1)	-0,3(± 0,2)	-0,4(± 0,1)
	Não irrigado	-0,3(± 0,2)	-0,3(± 0,2)	-0,4(± 0,2)
2	Irrigado	-0,4(± 0,1)	-0,4(± 0,1)	-0,4(± 0,2)
	Não irrigado	-0,4(± 0,1)	-0,3(± 0,2)	-0,4(± 0,2)
5	Irrigado	-0,4(± 0,2)	-0,3(± 0,1)	-0,4(± 0,2)
	Não irrigado	-1,6(± 0,5)	-2,8(± 0,9)	-3,5(± 0,8)

Nos dois primeiros dias do segundo e terceiro ciclos de seca (Figuras 3 e 4), as respostas das plantas ao estresse hídrico foram bastante parecidas com as observadas no primeiro ciclo de seca, isto é, à medida que a água do solo foi progressivamente sendo usada pela planta, o potencial hídrico da planta decresceu durante o dia, recuperando-se ao final das tardes, tornando-se comparável ao das plantas plenamente irrigadas. Com a exaustão da água do solo pela planta, no final de cada um dos ciclos de seca, as plantas não irrigadas não foram capazes de recuperar seus "status" hídricos ao nível do das plantas plenamente irrigadas. Os estômatos das plantas não irrigadas apresentaram-se inteiramente fechados entre 9 h e 10 h, com um valor mínimo de 10 a 20 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{seg}^{-1}$ no quinto dia após a irrigação. Esse valor mínimo de condutância estomática, que permaneceu constante até o final do dia, deve corresponder à condutância cuticular, uma vez que os estômatos apresentavam-se totalmente fechados (resultados não apresentados).

Assim, substanciais decréscimos nos potenciais hídricos e condutâncias estomáticas foram observados nas plantas submetidas aos ciclos de seca (Figuras 3 e 4), e uma associação entre condutância estomática e o potencial hídrico foi bastante pa-

tente. Associação semelhante foi também observada por BOYER (3), em milho e soja e, por KAUFMANN (16), em pinheiro. Esta associação entre potencial hídrico e condutância estomática não foi observada em plantas dessa espécie estabelecidas no campo (21): isto se explica em razão de serem essas plantas estabelecidas em solos profundos e de terem a capacidade de crescer pelo menos umas poucas raízes a maiores profundidades, permanecendo sempre em contato com as camadas úmidas de solo.

As plantas que haviam experimentado os três ciclos de seca exibiram apenas alguma morte foliar nos terminais dos galhos superiores. Isso talvez indique que as folhas novas das partes terminais da copa apresentam uma maior sensibilidade à deficiência hídrica (17), por causa da dificuldade no estabelecimento de ajustes osmóticos rápidos (18), e em virtude de serem os tecidos foliares bastante jovens e muito pouco lignificados.

De modo geral, pode-se observar que as plantas que se desenvolvem em vasos, com um sistema radicular restrito, apresentam resistência à desidratação completamente diferente daquela exibida pelas árvores no campo, que se desenvolvem em solos profundos, com reduzida limitação ao crescimento do sistema radicular. No campo, plantas adultas de *E. camaldulensis* Dehn. não irrigadas por longo período (vários meses) apresentaram respostas estomáticas bastante sensíveis, uma abscisão foliar de mediana intensidade reduzindo a área transpiratória e intenso crescimento do sistema radicular a camadas mais profundas do solo, de modo a manter eficientemente um alto "status" hídrico na planta, conforme demonstrada por REIS (21) e relatado em JACOBS (15) e FAO (10), em *Eucalyptus* spp. Em contraste, o potencial hídrico de plantas em vasos (sistema radicular restrito) não foi mantido alto, quando essas plantas eram submetidas a períodos de deficiência hídrica, mesmo tendo apresentado um total fechamento dos estômatos.

DROUGHT RESISTANCE OF *Eucalyptus camaldulensis* WITH ROOT RESTRICTION

4. SUMMARY

Drought resistance of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. is attained by mechanisms related with stomatal sensitivity, root depth, reduction in the transpirational leaf area and osmotic adjustments. However, when part of these capabilities is altered, such as by imposing root restriction, plants may lose their ability to maintain water status. To test this hypothesis, *E. camaldulensis* grown in 20 l pots (moderate restriction of the root system) were submitted to drying cycles. Watered plants attained high predawn water potential (-0.3 to -0.5 MPa), and leaf conductance of 610 mmol.m⁻².sec.⁻¹. The predawn water potential of droughted plants decreased to -1.6, -2.8 and -3.5 MPa at the end of the first, second and third drying cycles, respectively. During the first days of each drying cycle, no significant difference was observed in plant water status between watered and droughted plants, with both exhibiting relatively high water potentials (-1.1 MPa), and leaf conductances (\geq 580

mmol.m⁻².sec.⁻¹) at noon. Beginning four days after plants were watered a cuticular conductance of 15 mmol.m⁻².sec.⁻¹ was measured. High stomatal sensitivity by itself was unable to promote a prompt recovery of the water status in these root-restricted-droughted plants. This response differed from that already observed for *E. camaldulensis* growing in deep soils in the field.

5. LITERATURA CITADA

1. ALVIM, P. T. Some factors to be considered in diagnosing moisture deficiency by stomatal opening. *Ciência e Cultura*, 20(4):726-736. 1968.
2. AWE, J. O., SHEPHERD, K. R. & FLORENCE, R. G. Root development in provenances of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. *Aust. For.*, 39:201-209. 1976.
3. BOYER, J.S. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.*, 46:236-239. 1970.
4. BOYER, J.S. Recovery of photosynthesis in sunflower after a period of low leaf water potential. *Plant Physiol.*, 47:816-820. 1971.
5. BOYER, J.S. & BOWEN, B.L. Inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potential and high light intensities. *Plant Physiol.*, 48:532-536. 1971.
6. CAMPINHOS, Jr., A.E. & IKEMORI, Y.K. *Produção de propágulos vegetativos (por enraizamento de estacas) de Eucalyptus spp. em viveiro*. Aracruz, Aracruz Florestal, 16 p. (s.d.)
7. CAMPINHOS, Jr., A.E., IKEMORI, Y.K. & MARTINS, F.C.G. *Determinação do meio de crescimento mais adequado à formação de mudas de Eucalyptus spp. (estaca e semente) e Pinus spp. (sementes) em recipientes plásticos rígidos*. Aracruz, Aracruz Florestal, 14 p. (s.d.)
8. CARLSSON, L.W. & ENDEAN, F. The effect of rooting volume and container configuration on the early growth of white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.*, 6:221-224. 1976.
9. ELFVING, D.C., KAUFMANN, M.R. & HALL, A.E. Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant-atmosphere continuum. *Physiol. Plant.*, 27:161-163. 1972.
10. FAO. *Eucalypts for planting*. Rome, 677 p. 1979. (FAO Forestry Series, nº 11.)
11. GRUNWALD, C. & KARSCHON, R. Effect of seed origin on coppice regeneration in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. *Silvae Genet.*, 23:141-144. 1974.

12. HOAGLAND, D.R. & ARNON, D.I. *The water-culture method for growing plants without soil*. Berkeley, Calif. Agric. Expt. Sta., 1950. 38 p. (Circ. 347.)
13. IKEMORI, Y.K. *Resultados preliminares sobre enraizamento de estacas de Eucalyptus spp.* Aracruz, Aracruz Florestal, 1975, 12 p. (Informativo Técnico nº 1.)
14. IKEMORI, Y.K. *Resultados preliminares sobre enraizamento de estacas de Eucalyptus spp.* Aracruz, Aracruz Florestal, 1976, 9 p. (Informativo Técnico nº 2.)
15. JACOBS, M. R. *Growth habits in eucalypts*. Canberra, Forestry and Timber Bureau, 1955, 262 p.
16. KAUFMANN, M.R. Water relations of pine seedlings in relation to root and shoot growth. *Plant Physiol.*, 43:281-288. 1968.
17. KRIEDMANN, P.E. Photosynthesis and transpiration as a function of gaseous diffusive resistances in orange leaves. *Physiol. Plant.*, 24:218-225. 1971.
18. MANOHAR, M.S. Gradients of water potentials and its components in leaves and shoots of *Eucalyptus*. *Z. Pflanzenphysiol. Bd.*, 84:227-235. 1977.
19. MORESHET, S. Physiological activity in a semi-arid environment of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. from two provenances. *Aust. J. Bot.*, 29:97-110. 1981.
20. PLAUT, Z. & BAVDO, C. Response of carbon dioxide fixation to water stress. *Plant Physiol.*, 52:28-32. 1973.
21. REIS, G.G. Relações hídricas, atividade do sistema radicular e respostas estomáticas de *E. camaldulensis* Dehn. sob deficiência hídrica, em condição de campo. Apresentado no Congresso Florestal Brasileiro, 5^o, Olinda, 23 a 28 de novembro de 1986. p. 66. (Resumo)
22. REIS, G. G. & Hall, A. E. Resposta de brotações de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. submetidas a diferentes níveis de deficiência hídrica. *Rev. Árvore*, 10(1):16-26. 1986.
23. RICHARDS, D. & ROWE, R.N. Effects of root restriction, root pruning, 6-benzylaminopurine on the growth of peach seedlings. *Ann. Bot.*, 41(174):729-740. 1977.
24. SCHOLANDER, P. F., HAMMEL, H. T., BRADSTREET, E. D. & HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148:339-346. 1965.
25. SCHULZE, E.D., HALL, A. E., LANGE, O.L. & WALZ, H. A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia*, 53:141-145. 1982.

26. STOKER, R. & WEATHERLEY, P.E. The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. *New phytol.*, 70:547-554. 1977.
27. TSCHAPLINSKI, T. J. *The effects of root restriction on growth relations and senescence in European alder (Alnus glutinosa Gaerth.) seedlings.* Toronto, University of Toronto, Dept. of Forestry, 1982. 96 p. (Tese M.S.)
28. TSCHAPLINSKI, T. J. & BLAKE, T. J. Effects of root restriction on growth correlations, water relations and senescence of alder seedlings. *Physiol. Plant.*, 64(2): 167-176. 1985.