

**O ¹⁴C COMO TRAÇADOR DO FLUXO DO CARBONO
ASSIMILADO PELAS PLANTAS (MILHO, CANA-DE-AÇÚCAR,
FEIJÃO) E SUA LIBERAÇÃO AO SOLO**

BRIGITTE JOSEFINE FEIGL DE PAULA EDUARDO

Orientador: Dr. CARLOS CLEMENTE CERRI

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Agronomia. **ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: *Energia Nuclear na Agricultura.***

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Fevereiro - 1987

Í N D I C E

	<u>Página</u>
RESUMO	viii
SUMMARY.	x
1. INTRODUÇÃO	01
2. REVISÃO DE LITERATURA.	03
2.1. Considerações Gerais.	03
2.2. A assimilação do carbono atmosférico.	05
2.2.1. As diferentes vias de fixação do CO ₂ ..	05
2.2.1.1. Plantas C ₃	06
2.2.1.2. Plantas C ₄	07
2.2.1.3. Plantas CAM	08
2.2.2. A capacidade fotossintética.	08
2.2.3. Dissipação de carbono pela respiração.	09
2.3. Fluxos e distribuição na planta	10
2.3.1. Fluxo de carbono na parte aérea.	12
2.3.2. Fluxo de carbono nas raízes.	13
2.3.2.1. Fatores que afetam a translo- cação para as raízes.	14
2.4. Tipos de entrada de carbono no solo via raiz viva.	15
2.4.1. A respiração radicular	17

	<u>Página</u>
2.4.1.1. Fatores internos e externos que afetam a respiração radicular.	18
2.4.2. A rizodeposição.	20
2.4.2.1. A origem das rizodeposições..	21
2.4.2.2. Composição das rizodeposições	25
2.4.2.3. Fatores que influem quantitativamente nas rizodeposições.	27
2.5. Efeito das entradas de carbono no solo. . . .	30
2.5.1. Sobre a própria planta.	30
2.5.1.1. Proteção do ápice de raiz . .	31
2.5.1.2. Facilita os intercâmbios com o solo.	31
2.5.1.3. Ação seletiva sobre íons . . .	32
2.5.2. Sobre os microorganismos do solo . . .	33
2.5.2.1. O efeito rizosférico.	33
2.5.2.2. Consequências da proliferação microbiana.	34
2.5.3. Sobre a fração mineral do solo	37
3. MATERIAIS E MÉTODOS.	38
3.1. Materiais.	38
3.1.1. O solo	38
3.1.2. As plantas	38

3.1.3. O gás carbônico: veículo do traçador ^{14}C	40
3.1.4. O sistema de marcação.	40
3.1.4.1. A câmara de biosíntese.	41
3.1.4.2. O sistema de iluminação	43
3.1.4.3. O sistema de controle de temperatura e umidade.	44
3.1.4.4. O sistema gerador de $^{14}\text{CO}_2$	44
3.1.4.5. O sistema de coleta do CO_2 evoluído do solo (respiração edáfica).	45
3.2. Métodos.	47
3.2.1. A marcação	47
3.2.2. A medida da respiração edáfica	49
3.2.3. Preparação das amostras.	50
3.2.3.1. A divisão das plantas	50
3.2.3.2. A divisão do solo dos vasos.. . . .	50
3.2.4. As análises.	51
3.2.4.1. Determinação do C total presente nas amostras por via seca.	52
3.2.4.2. Determinação do ^{14}C presente nas amostras por cintilação líquida.	54

	<u>Página</u>
3.2.4.3. Estimativa da biomassa microbiana.	59
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.	62
4.1. Distribuição do ^{14}C fixado nas plantas.	62
4.1.1. Plantas de milho.	62
4.1.1.1. Distribuição do ^{14}C nas folhas.	62
4.1.1.2. Distribuição do ^{14}C nos segmentos do colmo.	64
4.1.1.3. Distribuição do ^{14}C nas raízes.	66
4.1.1.4. Distribuição geral do ^{14}C assimilado no milho.	66
4.1.2. Plantas de cana-de-açúcar.	71
4.1.2.1. Distribuição do ^{14}C nas folhas.	71
4.1.2.2. Distribuição do ^{14}C no caule.	74
4.1.2.3. Distribuição do ^{14}C nas gemas.	77
4.1.2.4. Distribuição do ^{14}C nas raízes.	77
4.1.2.5. Distribuição geral do ^{14}C assimilado na cana-de-açúcar.	78
4.1.3. Plantas de feijão.	86

	<u>Página</u>
4.1.3.1. Distribuição do ^{14}C nas folhas	87
4.1.3.2. Distribuição do ^{14}C nos segmentos do caule.	87
4.1.3.3. Distribuição do ^{14}C nas vagens	87
4.1.3.4. Distribuição do ^{14}C nas sementes.	92
4.1.3.5. Distribuição do ^{14}C nas raízes.	92
4.1.3.6. Distribuição geral do ^{14}C no feijão.	92
4.2. Carbono da planta liberado no solo: formas e destinos.	96
4.2.1. Plantas de milho	97
4.2.1.1. Carbono liberado pela respiração edáfica	97
4.2.1.2. Carbono do solo proveniente da rizodeposição.	101
4.2.1.3. Reciclagem do carbono rizodepositado.	103
4.2.2. Plantas de cana-de-açúcar.	104
4.2.2.1. Carbono liberado pela respiração edáfica.	104
4.2.2.2. Carbono do solo proveniente da rizodeposição	108

	<u>Página</u>
4.2.2.3. Reciclagem do carbono rizodepositado.	109
4.2.3. Plantas de feijão.	110
4.2.3.1. Carbono liberado pela respiração edáfica.	110
4.2.3.2. Carbono do solo proveniente da rizodeposição.	113
4.2.3.3. Reciclagem do carbono rizodepositado.	114
4.3. Balanço geral do carbono.	115
4.3.1. Plantas de milho	115
4.3.2. Plantas de cana-de-açúcar.	120
4.3.3. Plantas de feijão.	123
4.3.4. Distribuição relativa do carbono assimilado e liberado nas três plantas . .	126
5. CONCLUSÕES.	128
6. LITERATURA CITADA	132

AGRADECIMENTOS

A elaboração de um trabalho científico requer a colaboração de toda uma equipe, sem a qual o esforço do aluno seria vão. A todos, nossos sinceros agradecimentos e em especial:

- Ao Dr. Carlos C. Cerri, pela firmeza, sabedoria e paciência com que orientou este trabalho;
- Ao Dr. Fernand Warembourg, pelos inestimáveis conselhos e sugestões;
- Ao colega Carlos A. Martinez H., pela colaboração nos ensaios prévios;
- À Agência Internacional de Energia Nuclear (AIEA) pelo fornecimento de equipamentos e facilidade na vinda do perito Dr. F. Warembourg, da França;
- À Comissão Nacional de Energia Nuclear (CNEN) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro.
- À Seção de Radioisótopos, pelas análises de ^{14}C ;
- Aos funcionários Sandra M.G. Nicolete, José Roberto Martins e Dacir Bortoleto, pelo apoio na parte experimental;
- Ao Sr. José Roberto Nicolete, pelo desenho dos gráficos;
- Aos Srs. Cleusval Bissi e Alfredo José F. de Mello, pela excelente datilografia.

O ^{14}C COMO TRAÇADOR DO FLUXO DO CARBONO ASSIMILADO PELAS PLANTAS (MILHO, CANA-DE-AÇÚCAR, FEIJÃO) E SUA LIBERAÇÃO AO SOLO

AUTOR: Brigitte Josefine Feigl de Paula Eduardo

ORIENTADOR: Dr. Carlos Clemente Cerri

RESUMO

Fez-se um estudo do fluxo do carbono em três diferentes espécies vegetais: milho, feijão e cana-de-açúcar, usando o ^{14}C como traçador. A metodologia empregada foi a da curta marcação (12 hs) pela exposição das plantas encerradas em câmara de biossíntese à atmosfera com concentração constante de $^{14}\text{CO}_2$. A detecção do isótopo do carbono permitiu acompanhar a distribuição e concentração dos fotossintetatos nos diversos órgãos e suas vias de liberação ao solo, quer através da respiração radicular, quer através das rizodeposições.

Os resultados obtidos para plantas C_3 (feijão) e C_4 (milho e cana-de-açúcar), todas com 2 meses de idade, demonstraram a concentração dos metabólitos recém sintetizados nos destinos prioritários característicos do estágio de desenvolvimento de cada uma. O milho (planta C_4 anual) encontrando-se no início de sua fase reprodutiva, fixou 59% do ^{14}C assimilado na parte aérea concentrando-o nas folhas fotosinteti

.ix.

camente ativas e nos segmentos medianos do colmo. As raízes retiveram 19%, liberando 12% por via respiratória e 10% por rizodeposição. Estas últimas achavam-se em parte recicladas pela biomassa microbiana do solo e em parte ligadas às argilas.

A cana-de-açúcar (planta C_4 perene) em sua fase inicial de crescimento lento, apresentou uma concentração de 50% dos metabólitos sintetizados a partir do $^{14}CO_2$ na parte aérea e 10% nas raízes. Suas perdas através da respiração radicular atingiram 18% e as rizodeposições contribuíram com os restantes 22%.

Encontrando-se na fase de produção de grãos, o feijão (planta C_3 anual) concentrou 63% dos fotossintetatos na parte aérea, especialmente nas vagens e sementes. Seu sistema radicular fixou uma proporção muito pequena (5%) apesar de por elas passarem quantidades consideráveis de metabólitos marcados, perdidos pela respiração 14,5% e rizodeposição 17,5%.

A técnica da marcação dos metabólitos via fotossíntese e sua detecção nos diversos órgãos vegetais é bastante conhecida e empregada apesar de requerer aparelhagem bastante sofisticada. Já a quantificação dos intercâmbios planta-solo-microrganismos apresenta maiores dificuldades por se tratar de processos dinâmicos, evidenciando a necessidade de estudos mais específicos.

THE ^{14}C AS TRACER IN THE CARBON FLOW ASSIMILATED BY THE PLANTS
(MAIZE, SUGAR CANE, BEAN) AND IT LIBERATION TO THE SOIL

Author: Brigitte Josefina Feigl de Paula Eduardo

Adviser: Dr. Carlos Clemente Cerri

SUMMARY

The flow of carbon in three different crops, maize, beans and sugar cane was studied by use of ^{14}C . The plants were exposed to an atmosphere with a constant concentration of the tracer for 12 hours in a biosynthesis chamber. The detection of the isotope permitted the distribution and concentration of the photosynthetates in the various organs of the plants and the losses by liberation to the soil whether by root respiration or rhizodeposition to be followed.

The results obtained for C_3 plants (beans) and C_4 plants (maize and sugar cane), all two months old, showed the concentration of the recently synthesized metabolites in the major sinks, characteristic of the stage of development of each one.

In maize, at the commencement of the reproductive phase, 59% of the total ^{14}C assimilated, was

fixed in the aerial part of the plant, especially in the photosynthetically active leaves and in the middle segments of the stem. The roots retained 19% of the ^{14}C assimilated by the plant and liberated 12% by respiration and 10% by rhizodeposition. The liberated carbon was in part re-cycled by the soil microbial biomass and in part fixed by the clay.

Sugar cane, which is a perennial C_4 plant, showed in its initial phase of slow growth, a concentration of 50% of the metabolites synthesized from $^{14}\text{CO}_2$ in the aerial part and 10% in the roots. Its losses through root respiration attained 18% and rhizodeposition accounted for the remaining 22%.

Bean, an annual C_3 plant concentrated during the phase of grain production 63% of the photosynthetates in the aerial part, especially in the pods and seeds. Its root system fixed a very small proportion (5%) although considerable quantities of marked metabolites passed through them, losses by respiration and rhizodeposition accounting for 14.5% and 17.5% respectively.

The technique of marking metabolites through photosynthesis and their detection in the various plant organs is well known and is employed despite the requirement for high sophisticated apparatus. On the other hand the quantification of the plant-soil-microorganism interchanges presents great difficulties being dynamic processes, showing the necessity of more detailed studies.

1. INTRODUÇÃO

O ciclo do carbono na biosfera envolve uma cadeia de processos que se inicia com a redução do CO_2 atmosférico através da fotossíntese e se completa com o seu retorno ao ambiente pela respiração. Nas etapas intermediárias a energia contida nas ligações químicas o torna o veículo da transferência energética tanto dentro de um mesmo organismo como entre diferentes níveis tróficos.

A utilização crescente de radioisótopos levou a uma melhor compreensão do movimento dos elementos minerais, da água e do carbono nos ecossistemas terrestres notadamente nas interrelações atmosfera-planta-solo.

O uso de ^{14}C como traçador incorporado à planta através da assimilação fotossintética de $^{14}\text{CO}_2$, permite acompanhar a circulação energética a curto prazo que se estabelece dentro da planta viva. A possibilidade de se detectar o destino dos metabólitos recém sintetizados pode levar à identificação e quantificação dos processos de transferência que

.2.

são dinâmicos e se alteram ao longo do ciclo de vida da planta, diferindo entre as espécies.

Este trabalho foi desenvolvido com o objetivo de adequar a metodologia da curta marcação de plantas com ^{14}C empregada em outros centros de pesquisa do exterior às condições de nosso laboratório. Visou ainda comparar diferentes plantas C_4 com C_3 quanto a sua distribuição geral do carbono assimilado e liberado pelo sistema radicular, o que implica em:

- quantificar o ^{14}C fixado em cada órgão das plantas determinando seu destino prioritário e distribuição geral;
- quantificar a liberação de ^{14}C através da respiração edáfica, estimando a respiração radicular e a respiração microbiana;
- quantificar a liberação de ^{14}C através da rizodeposição detectando-o no solo e estimando o total reciclado pela biomassa microbiana.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Considerações Gerais

Entre as várias formas nas quais o elemento carbono é encontrado na superfície terrestre, destaca-se em importância a fração em circulação ativa na biosfera. Compondo aproximadamente 50% do peso seco da matéria orgânica em geral, suas ligações químicas carregam o fluxo energético atrvés dos ecossistemas.

Através do processo fotossintético, os organismos autotróficos, em sua grande maioria plantas verdes superiores, assimilam o carbono atmosférico, reduzindo-o a carbohidratos. É nesta forma que ele é translocado, chegando a todos os órgãos. Na parte aérea do vegetal a energia estocada nas ligações é utilizada no crescimento, reprodução e abastecimento das estruturas vivas. Já nas raízes mantêm suas funções naturais de intermediárias entre a planta e o solo, além de suprir também a biomassa microbiana a elas associada. Ao consumo energético está ligado produção de calor e perda de

um certo número de unidades de carbono pela respiração, na forma de CO_2 .

A Figura 1 mostra a circulação do carbono na vegetação e rizosfera, cujas etapas são tratadas a seguir.

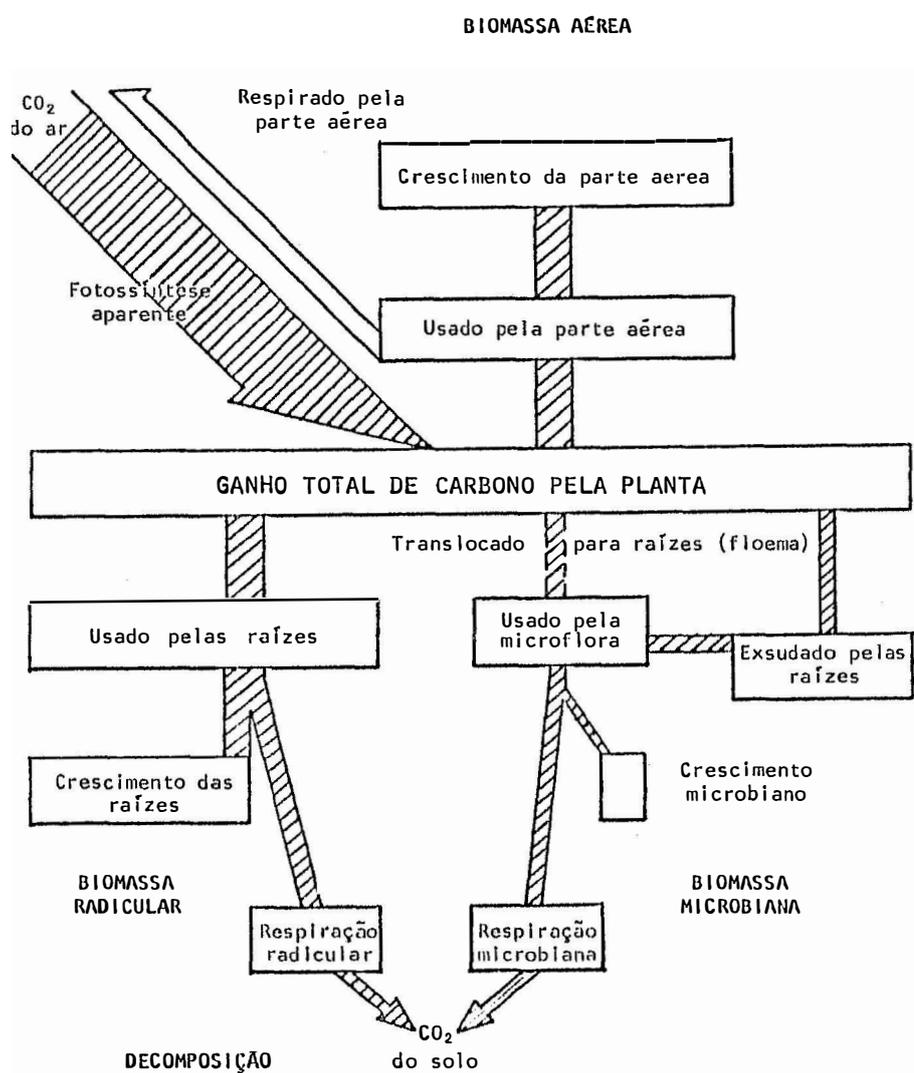


Figura 1 - Diagrama do fluxo do carbono no sistema planta-solo segundo WAREMBOURG (1982).

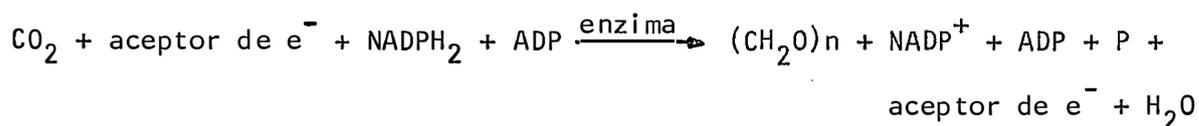
2.2. A Assimilação do carbono atmosférico

2.2.1. As diferentes vias de fixação do CO₂

A fotossíntese envolve processos de várias naturezas. Os fotoquímicos que ocorrem em presença de luz, os puramente enzimáticos que não necessitam de luz e os de difusão, responsáveis pelas trocas de dióxido de carbono e oxigênio entre os cloroplastos e o ar do exterior. Cada um destes processos é influenciado por fatores internos e externos podendo limitar o rendimento de todo conjunto (LOVELESS, 1983; RAY, 1972).

Considerando que estimativas recentes sobre a quantidade anual total de biomassa produzida pelas plantas autotróficas são da ordem de 155×10^9 toneladas de carbono (LARCHER, 1975), a eficiência da conversão da energia solar luminosa em biomassa vegetal é inferior a 1%. Há no entanto grandes variações que podem ser usadas para caracterizar certos tipos fisiológicos de plantas, ecótipos e até variedades individuais. Diferenças quanto às reações aos fatores externos como luminosidade, temperatura e umidade residem no mecanismo bioquímico da fotossíntese que divide os vegetais em três grandes grupos: as plantas C₃ e C₄ e CAM. O processo revisto por diversos au

tores (HATCH e SLACK, 1970; RICHTER, 1978; GIBBS e LATZKO, 1979; CLAYTON, 1980) pode ser resumido na seguinte equação:



2.2.1.1. Plantas C₃

Na maioria das plantas a ribulose-1,5-bifosfato (RUBP) é o receptor de CO₂ que entra pelos estômatos por difusão tendo papel decisivo na eficiência da reação escura da fotossíntese. A reação é catalizada pela enzima RUBP carboxilase. O produto desta reação, uma molécula com 6 átomos de carbono, é decomposta imediatamente, produzindo 2 moléculas de ácido fosfoglicérico (PGA). Cada uma destas moléculas contém 3 átomos de carbono sendo por isso o processo também chamado de via C₃ de assimilação do CO₂. Uma posterior sequência de reações redutoras eleva o CO₂ absorvido ao nível energético de um carboidrato que fornece material para a síntese de várias substâncias (açúcares, amidos, ácidos carboxílicos, aminoácidos, etc.) e para a regeneração do aceptor.

A beterraba açucareira, o arroz, juntamente com várias outras culturas de clima temperado e todas as espécies de árvores são plantas de ciclo C₃ (CHARTIER *et alii*, 1977).

2.2.1.2. Plantas C_4

Neste grupo de plantas, o primeiro produto da fixação do CO_2 não é uma molécula de três carbono e sim o ácido oxalacético (OAA) com quatro átomos de carbono, sendo por isso esta forma de assimilação de CO_2 chamada de via C_4 ou de HATCH-SLACK (HATCH e SLACK, 1966). Ocorrem em várias gramíneas de origem tropical como milho, cana-de-açúcar, sorgo, etc. além de algumas Chenopodiaceae e Amaranthaceae. Nas células do mesófilo o CO_2 se combina com o fosfoenolpiruvato (PEP), reação catalizada pela PEP carboxilase que é muito eficiente mesmo em baixas concentrações de CO_2 . A carboxilação do PEP produz ácido oxalacético (OAA) que é reduzido a um ácido dicarboxílico. O processo tem que continuar na bainha do feixe vascular com a separação em CO_2 e piruvato por enzimas específicas. O CO_2 liberado é capturado por RUBP e entra no ciclo de Calvin, enquanto que o piruvato retorna às células do mesófilo regenerando o PEP. Esta aparentemente complicada combinação de síntese de ácido dicarboxílico e ciclo C_3 , dá às plantas C_4 a vantagem de uma ótima utilização do CO_2 , inclusive daquele que seria perdido pela fotorespiração. Portanto para este tipo de planta, nem a concentração do CO_2 atmosférico, nem elevados níveis de luminosidade são fatores limitantes resultando em taxas fotossintéticas mais elevadas que as das plantas C_3 . (FOYER, 1984).

2.2.1.3. Plantas CAM

O terceiro grupo de plantas são, na maioria perenes com ôrgãos fotossintéticos suculentos ou de fibras grossas. As famílias importantes são as çactáceas, Agaváceas e Liliáceas. Estão adaptadas às condições desérticas e assimilam grandes quantidades de CO_2 no escuro com os estômatos abertos (JOHNSON, 1975). Como nas plantas C_4 , o CO_2 é fixado pela conversão de PEP para OAA e daí passa a malato. A esta reação se somam outras nas quais ácidos orgânicos são produzidos pela incorporação do CO_2 absorvido. Estes ácidos somente podem ser decompostos na presença de luz, de modo que se acumulam durante a noite no líquido vacuolar que em consequência se torna progressivamente mais ácido. Na presença de luz, o malato retorna para o citoplasma e cloroplastos, onde é descarboxilado como nas plantas C_4 . O CO_2 liberado reage com RUBP sendo reduzido a carboidrato. Durante o dia, ocorre um ciclo normal C_3 nos cloroplastos. A degradação progressiva do malato é acompanhada de uma elevação do pH do líquido vacuolar. Com a queda da concentração interna do CO_2 , os estômatos se abrem permitindo a entrada de novo fluxo de CO_2 do exterior que poderá ser fixado pelo PEP.

2.2.2. A Capacidade fotossintética

Somada às diferenças bioquímicas e morfológi

cas entre as plantas com ciclos diferentes, há diferenças fisiológicas sendo a mais importante a eficiência fotossintética. Plantas C_3 perdem imediatamente 20-50% do carbono fixado pela fotorespiração em contraste com as plantas C_4 que têm fotorespiração baixa e portanto taxas de fotossíntese líquida mais altas. Dados reunidos por WAREMBOURG e MORRAL (1978) mostram algumas taxas de produção diária de espécies agrícolas de diferentes ciclos fotossintéticos. Plantas C_3 variam entre 15 e 25 g de matéria seca/m²/dia com exceção da beterraba açucareira e o arroz (plantas C_3 mais produtivas) que têm valores de 31 e 36 g/m²/dia respectivamente. Plantas C_4 têm uma capacidade maior de fixar C_2 , com taxas máximas diárias de cerca de 50 g/m², o que torna o milho, cana-de-açúcar e sorgo culturas de alta produtividade. (MILTHORPE e MOORBY, 1979).

2.2.3. Dissipação de carbono pela respiração

A taxa líquida de entrada de energia na planta é o resultado da fotossíntese bruta menos aquela usada nos processos que requerem respiração. Estas taxas respiratórias podem ser de "crescimento" quando a energia fornecida pela queima de carboidratos é usada na síntese de compostos estruturais e de armazenamento, ou de "manutenção", usada no reparo de membranas e outras organelas celulares, absorção de íons, etc.

Em "seedlings", nas pontas das raízes, na emergência das folhas e desenvolvimento dos frutos, a respiração construtiva chega a ser de 3 a 10 vezes maior que a respiração de manutenção, com intensidade proporcional à taxa de crescimento. Com o aumento da diferenciação e maturação dos tecidos, a atividade respiratória retorna a níveis muito mais baixos.

Nos dados da literatura (WAREMBOURG e PAUL, 1973 e 1977), as perdas de C pela respiração variam entre 10 e 60% da assimilação dependendo da espécie, do genótipo e de condições ambientais.

MILTHORPE e MOORBY (1979) citam 0,02 a 0,07 mg/m²/seg como estimativas do fluxo de saída de CO₂ de folhas completamente expandidas, medido no escuro a 25 °C. Esta taxa também está relacionada com a intensidade fotossintética durante o período claro precedente e em raízes é muito mais alta durante o período claro que o escuro.

2.3. Fluxos e distribuição na planta

Os carboidratos produzidos pela assimilação do CO₂ atmosférico precisam ser distribuídos pela planta de maneira sistemática controlada pela demanda (de energia, crescimento ou diferenciação) e por mecanismos coordenadores, servindo a dois propósitos: 1) alimentar as partes não fotossintetizantes da planta e 2) estocar fotossintetatos em órgãos

armazenadores para uso posterior. A conexão entre a fonte e o destino dos mesmos, geralmente é através dos tubos de seiva do floema; sendo a sacarose (80-85%) o principal carboidrato translocado em plantas herbáceas. Em algumas espécies a forma móvel comum é a rafinose ou a estaquiose. Este transporte preferencial de di e trissacarídeos em comparação aos monossacarídeos provavelmente previne uma perda excessiva por respiração durante a translocação. (MILTHORPE e MOORBY, 1979).

Quando há uma taxa fotossintética maior que a taxa de translocação, ocorre um acúmulo de carbono nas folhas geralmente na forma de amido. Há um turnover contínuo deste carbono estocado que mantém o suprimento ao sistema de translocação durante o período em que a taxa fotossintética está abaixo da taxa de translocação ou durante a noite.

Certamente o movimento não é por simples difusão, sendo a constante de proporcionalidade 10^4 vezes maior que o coeficiente de difusão da sacarose na água. Trata-se de um processo de carregamento ativo, complexo (CANNY, 1971) podendo a taxa de fluxo descendente variar entre 20 e 150 cm/h. Nas raízes pode ocorrer um excesso de 100 cm/h além do esperado por simples difusão (BIDDULPH, 1969).

Dados desta natureza são difíceis de obter nas espécies que armazenam açúcares, pois estes mascaram quaisquer gradientes de concentração que possam ocorrer nos elementos crivados. A técnica da marcação com ^{14}C permite avaliar este

fluxo que TESAR (1984) considera como sendo de 200-300 cm/h. O mesmo autor afirma no entanto que diferentes espécies têm capacidades de translocação diversas. Folhas de plantas C_4 exportam uma maior porcentagem de seus fotossintetatos em intervalos de tempo menores (menos de 6 horas) que plantas C_3 . Esta translocação mais eficiente pode estar relacionada com a anatomia especializada das espécies C_4 e a maior quantidade de floema em suas folhas.

2.3.1. Fluxo de carbono na parte aérea

O fluxo de distribuição dos carboidratos em plantas anuais segue uma sequência em que em primeiro lugar a maior proporção é usada na formação de folhas que passam então a participar também da produção. Enquanto estes órgãos fotossinteticamente ativos são desenvolvidos, a massa dos órgãos que somente respiram permanece pequena. Na fase de floração, o sistema de distribuição passa a se concentrar nos órgãos reprodutivos e as outras partes são supridas com pouco mais que o necessário para sua manutenção, ocorrendo queda das folhas mais antigas. A maior alteração ocorre nas folhas, que retendo 30-60% do total produzido na fase de alongação, passam a 10-20% na época de maturação dos frutos (LARCHER, 1975).

Ocorrendo condições de crescimento desfavoráveis, como falta de água ou nutrientes, a planta é forçada a

desenvolver um extenso sistema radicular, com o comprometimento da área foliar, o que leva a um menor rendimento fotossintético.

Plantas herbáceas, perenes, têm inicialmente um desenvolvimento similar ao das anuais, porém após a formação das estruturas vegetativas elas passam a acumular reservas antes de produzir órgãos reprodutores. O excesso de fotossintetatos é translocado para os caules e raízes que podem se desenvolver em verdadeiros órgãos de armazenamento.

2.3.2. Fluxo de carbono nas raízes

RYLE (1970) demonstrou que a transferência de fotossintetatos para as raízes é em geral menor em plantas perenes. O mesmo autor verificou ainda que a passagem do estado vegetativo para o reprodutivo é acompanhado de uma diminuição da transferência para a parte subterrânea da planta.

De um modo geral, somente as folhas das partes baixas da planta exportam para o sistema radicular, que constitui um destino importante para os metabólitos pelas seguintes razões citadas por WAREMBOURG e MORRAL (1978):

- As raízes são os principais intermediários entre o solo (que é fonte de nutrientes e água), com as outras partes da planta;

- As raízes agem como suportes e muitas vezes como órgãos de armazenamento;
- As raízes são hospedeiras de numerosos microorganismos simbióticos e parasíticos, suportando ainda os saprófitos da rizosfera.

Elas são portanto a principal via para o fluxo energético dos sítios produtores para os outros compartimentos do sistema, ou seja, o solo e os microorganismos.

2.3.2.1. Fatores que afetam a translocação para as raízes.

Muitos dos fatores que afetam a fotossíntese tem influência indireta também sobre a translocação para as raízes através da taxa de síntese de açúcares nas folhas.

a. *Luz*

Já foi demonstrado que a translocação é diretamente proporcional à intensidade luminosa. No entanto Nelson (1963) citado por WAREMBOURG e MORRAL (1978) verificou que a translocação de carbono (marcado) para as raízes induzida por uma alta intensidade luminosa se manteve depois que a iluminação foi reduzida, o que sugere que a intensidade luminosa exerceu seu efeito muito mais durante a fase fotossintética que a fase de translocação.

b. *Temperatura*

Quanto a temperatura, parece não haver efeito direto sobre a translocação entre 15 e 35 °C. O ideal está em torno de 30 °C, portanto um pouco acima da temperatura ideal para a fotossíntese que é de 25 °C. Este efeito benéfico da temperatura elevada da raiz sobre a translocação é geralmente compensada por um aumento na perda por respiração.

c. *Umidade*

A falta de água afeta o crescimento geral das plantas causando um acúmulo de carboidratos nas folhas, já que o seu consumo para o crescimento das raízes é restringido antes que a fotossíntese (SLAYTER, 1969).

2.4. Tipos de entrada de carbono no solo via raiz viva

Do ponto de vista energético, o solo é heterotrófico e constitui um sistema aberto, dependente da energia acumulada pelas plantas verdes fotossintetizantes que é lentamente liberada através dos processos de decomposição realizados pela população de microorganismos sempre presentes.

Verificou-se que dentre as diversas formas pelas quais o material vegetal se integra ao solo, a fração quantitativamente maior é representada pelos restos vegetais aéreos e das raízes, depositado no solo pela senescência e morte dos

vegetais. Em florestas equatoriais ela foi estimada em 10 toneladas de matéria seca por hectare a cada ano, o que equivale aproximadamente a 4 toneladas de carbono (LARCHER, 1975).

No sistema agrônômico este valor é bastante variável, dependendo da espécie cultivada. Em culturas anuais, a massa de raízes e restos culturais podem ser considerados de maneira grosseira como a entrada anual de matéria orgânica no sistema solo. Já em plantas perenes, muitas raízes vivem mais que um ano, de modo que a entrada anual deve ser considerada menor que a massa total de raízes em determinado tempo, enquanto que os componentes da liteira aérea são medidos com maior precisão.

A reciclagem desta liteira é um processo dependente de muitos fatores ambientais além da ação microbiana, requerendo condições climáticas favoráveis. Trata-se portanto de uma entrada descontínua no tempo e no espaço embora represente um estoque de elementos minerais liberados lentamente ao solo, evitando perdas por mineralização, lixiviação, etc.

O trabalho realizado por LYNCH e PANTING (1980) determinou a entrada anual aproximada de substrato à camada de 5 cm superficial de um solo cultivado com trigo. Do total de 3540 kg C/ha/ano, 79% eram resíduos vegetais, 11% raízes de compostas, 7% exsudatos de raízes e 3% microorganismos.

Diversos autores tentaram quantificar a adi-

ção da matéria orgânica ao solo pelo sistema radicular da planta viva durante seu período ativo. MARTIN (1977) determinou que em trigo em condições de campo ocorre uma perda média de 39,2% do carbono translocado para as raízes durante o período de crescimento até a floração. Uma revisão feita por Woldendorp (1981) citado por GUCKERT, 1985 sugere que 10 a 20% do carbono assimilado é transferido para a rizosfera, dos quais aproximadamente 50% se dissipa na forma de CO_2 e a outra metade como uma mistura de compostos orgânicos. Enquanto que o primeiro resulta numa perda para todo o sistema, as rizodeposições constituem um substrato facilmente assimilável responsável pela concentração da biomassa microbiana na porção do solo sujeita à sua influência e que foi denominada de rizosfera por Hiltner em 1904.

2.4.1. A respiração radicular

Os processos de crescimento para melhor exploração do solo, armazenamento e conversão de materiais, levam a uma dissipação de energia na forma de perdas de unidades de carbono como CO_2 , ou seja, pela respiração.

A dificuldade na quantificação da taxa respiraç

tória das raízes reside no fato do CO_2 por elas liberado se confundir com o da mineralização da matéria orgânica presente no solo e com a respiração microbiana. No laboratório, a cultura das plantas em solução nutritiva e em condições axênicas, elimina estes inconvenientes e em condições de campo o uso de ^{14}C como traçador permite estimar a atividade da planta.

2.4.1.1. Fatores internos e externos que afetam a respiração radicular.

Não há uma correlação direta ou constante entre a taxa respiratória das raízes com a translocação de fotossintetatos em sua direção ou com o seu peso. Ela pode ser influenciada por diversos fatores, tanto internos da planta como do meio externo.

Fatores internos que influenciam a necessidade energética de um sistema radicular estão geralmente ligados à sua função e ao estágio de desenvolvimento da planta. Assim, por exemplo, raízes jovens requerem mais energia para o crescimento do que as desenvolvidas precisam para sua manutenção. A diferença pode ser notada na comparação entre plantas perenes e anuais. No entanto deve ser levada em consideração também a dinâmica do crescimento radicular, como por exemplo de gramíneas perenes cujo sistema radicular já bastante desenvol

vido apresenta ainda uma elevada taxa de renovação.

Entre os diversos fatores externos que afetam a respiração radicular indiretamente através da fotossíntese e translocação, destaca-se a temperatura que pode ter efeito direto. Entre 10 e 30 °C a respiração radicular aumenta de maneira diretamente proporcional, o que no entanto não representa uma desvantagem para o crescimento da raiz, desde que as folhas possam fornecer carboidratos em quantidade suficiente.

Alterações da taxa respiratória acompanhando as estações do ano foram observadas por diversos autores como WAREMBOURG e PAUL (1977) que notaram ainda a dependência da taxa de difusão do CO₂ da umidade do solo. JONG e SHAPERT (1972) relataram também uma concentração do CO₂ em camadas mais profundas do solo nas estações mais quentes devido ao aumento da taxa respiratória e difusão descendente. Nas camadas superiores, ao contrário, a diminuição da umidade facilitou a difusão ascendente.

Segundo SAUERBECK *et alii* (1982) experimentos com plantas uniformemente marcadas com ¹⁴CO₂ demonstraram que também a luz exerce efeito rapidamente sobre a taxa respiratória da raiz. A redução da luminosidade para 1/3 causa uma diminuição de 1/4 da liberação de CO₂ no mesmo dia e de mais da metade após outros 2 dias. Isto parece comprovar que uma fração considerável do CO₂ do sistema radicular deriva da oxidação de substâncias recentemente sintetizadas e não da decompo

sição de raízes senescentes. Outro experimento que leva à mesma conclusão, é o corte repetido do capim de pastagem que ocasiona uma queda quase que instantânea da taxa de CO_2 liberada pela rizosfera. Sua recuperação somente ocorre quando as folhas rebrotam.

2.4.2. A Rizodeposição

SAUERBECK e JOHNEN (1977) chamaram de "rizodeposição" aos compostos orgânicos liberados ao solo pelas raízes das plantas. Estes compostos são liberados tanto por processos passivos (difusão e exsudação) como pelo controle ativo da planta (excreção e secreção) e até mesmo causas físicas externas como a abrasão contra as partículas do solo ou ação lisadora de microorganismos. Obviamente diversos processos agem simultaneamente, afetando consideravelmente a dinâmica da entrada energética nesta parte do ecossistema.

2.4.2.1. A Origem das rizodeposições

As origens das rizodeposições são fundamentalmente de 2 tipos: (Mc DOUGALL e ROVIRA, 1970; ROVIRA, 1973).

- uma intensa liberação de material não difusível do ápice das raízes, composta de células em renovação da coifa e material mucilaginoso;
- uma difusão ao longo do eixo principal da raiz, consistindo provavelmente de compostos solúveis e difusíveis. (ver Figura 2).

a. *Exsudatos*

Os chamados exsudatos são compostos de baixo peso molecular que extravasam de todas as células tanto para os espaços intercelulares e daí ao solo como diretamente da parede epidérmica ao solo (GUCKERT, 1985). A liberação destes compostos não é um processo metabólico, ocorrendo de acordo com o gradiente de potencial eletroquímico por simples difusão. Depende da permeabilidade celular e varia com a concentração da solução do solo. A maioria dos materiais assimilados fotossinteticamente liberados na zona de alongação da raiz ocorre por este processo (ROVIRA, 1969; HALE *et alii*, 1978).

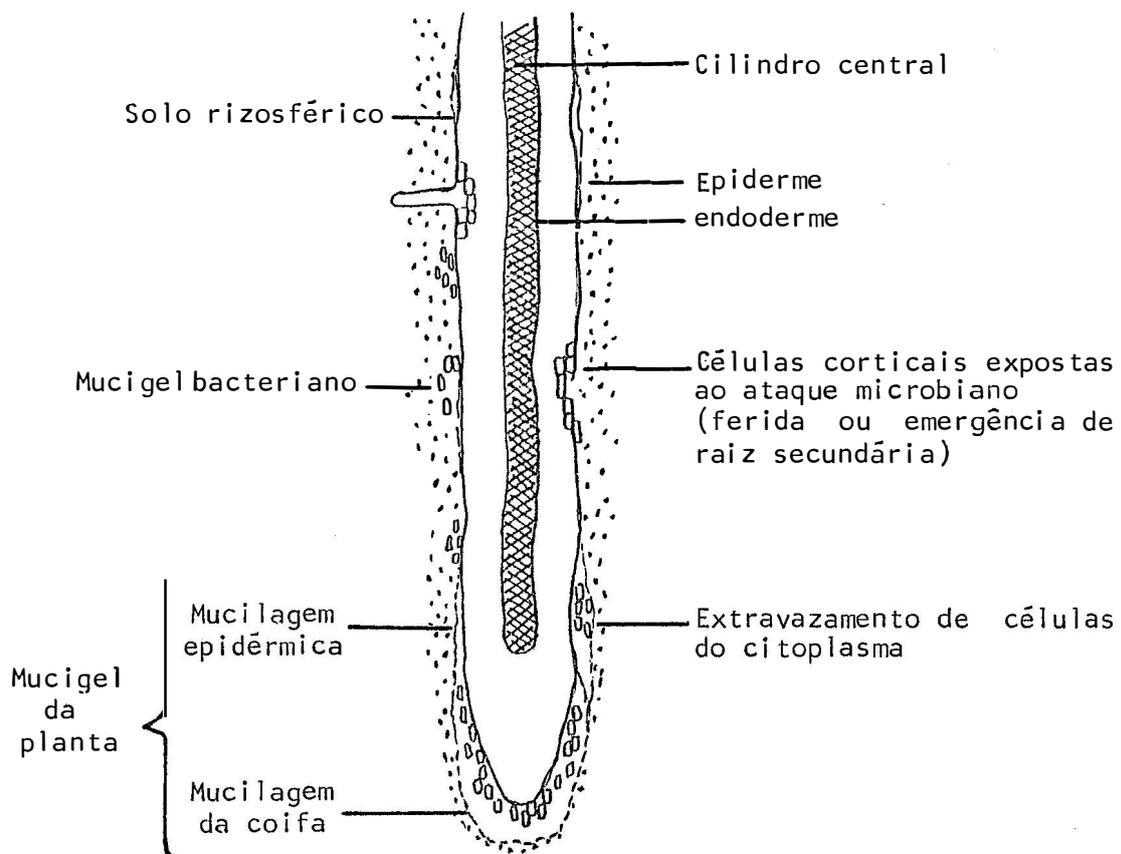


Figura 2. Representação esquemática de uma raiz mostrando as origens dos materiais orgânicos na rizosfera. (Adaptado de BAREA e AZCON-AGUILAR, 1982).

b. *Secreções e excreções*

A secreção é um processo que envolve energia metabólica no transporte de compostos através de membranas. É portanto um processo seletivo. Assim, apesar da sacarose ser o principal açúcar translocado às raízes, encontra-se preferencialmente glicose e frutose nos exudatos de um grande número de plantas, o que demonstra não se tratar de um simples vazamento do floema. (WAREMBOURG, 1978).

Plantas sadias e intactas liberam uma grande variedade de compostos sem a interferência de estruturas especiais como glândulas. No entanto, segundo a revisão feita por OADES (1978), o aparelho de Golgi e o retículo endoplasmático das células da coifa da raiz, pêlos absorventes e ápices de raízes primárias e laterais estão relacionados com a síntese de mucilagens. Quando os polissacarídeos (mucilagem) destinados à excreção se acumulam, desenvolvem-se vesículas secretoras que se separam pela hipertrofia das cisternas, ficando livres no citoplasma. A fusão com a membrana celular permite a descarga na forma de gotículas nas pontas das raízes. Dependendo das condições esta descarga não acontece, acumulando-se o produto entre a parede celular e o plasmalema. A descarga parece ser um processo passivo, já que não é afetado por inibidores metabólicos, porém é dependente da hidratação da mucilagem e turgidez da célula. Não havendo disponibilidade de

água, o produto não se difunde.

c. *Mucilagem*

O material resultante da hidrólise dos polissacarídeos da parede celular primária localizada entre as células epidérmicas e as células da coifa que se desprendem devido ao atrito com as partículas do solo durante o crescimento da raiz, é chamada de mucilagem. Também a secreção das células epidérmicas que ainda não desenvolveram paredes secundárias é mucilagínosa enquanto que células mais antigas somente exsudam.

O microscópio eletrônico demonstrou claramente a natureza heterogênea da mucilagem, que é estratificada com fibrilas de 1 μm de extensão, com uma camada externa mais densa derivada da coifa da raiz e uma interna exsudada das células epidérmicas.

A espessura real da camada mucilagínosa é variável, provavelmente porque difere para dada espécie de planta, distância da ponta da raiz e condições ambientais, especialmente umidade, que faz com que os polissacarídeos se distendam ou contraiam. Oscila entre 1-10 μm de espessura.

d. *Mucigel*

JENNY e GROSSENBACHER (1963) chamaram de mucigel o material gelatinoso da superfície de raízes crescidas

.25.

em condições naturais que inclui mucilagem de plantas, células bacterianas e seus produtos metabólicos, assim como colóides minerais e matéria orgânica do solo. BAREA e AZCON-AGUILAR (1982) relataram que sobre raízes axênicas, a capa de mucigel alcança 0,5 μm , chegando a 2,5 μm na coifa, enquanto que quando estão colonizadas por microorganismos esta espessura é de 0,5 - 0,8 μm o que sugere que em grande parte é produzida pelos próprios microorganismos. Trata-se portanto de um produto de interação do complexo raiz-solo-microorganismos de propriedades morfológicas e bioquímicas distintas.

e. *Lisados*

São os compostos liberados pela autólise de células epidérmicas mais velhas, quando o plasmalema se decompõe. As paredes destas células são então digeridas por microorganismos que as colonizam rapidamente, liberando os produtos de sua atividade para a rizosfera.

2.4.2.2. Composição das Rizodeposições

O presente trabalho não pretende analisar a composição qualitativa das rizodeposições, considerando-as somente um tipo de transferência de carbono ao solo que representa uma contribuição com a sua atividade global. WAREMBOURG (1982) no entanto considera importante uma distinção de acordo com o potencial energético que representam:

- a) Compostos simples e solúveis, açúcares ami
noácidos, ácidos orgânicos. São ricos em
energia e diretamente aproveitáveis pela mi
croflora. Por serem difusíveis no solo, au
mentam o número de sítios ativos. A eles se
acrescentam compostos que modificam a quali
dade da atividade microbiana, como vitami-
nas, hormônios de crescimento, antibióticos
e toxinas.

- b) Compostos mais polimerizados que as
mucilagens, de natureza polissacarídica,
altamente energéticos porém não solúveis e
que portanto não se difundem. Exigem certa
ação de compositora dos microrganismos
devido à sua natureza e organização fibrilar
e rápida adsorção aos colóides do solo.

- c) Compostos mais estáveis com menor conteúdo
energético, como resíduos de membranas celu
lares encontradas após a morte e extravaza
mento de células e tecidos.

A zona de influência destes materiais depende de sua quantidade, natureza ácida, básica ou neutra, tipos e quantidade de argila além da umidade do solo. Considerando-se a elevação da população microbiana como um critério de avalia

ção, esta zona se estende a 1-2 mm da raiz, relacionado ao su
primento de material energético que é rapidamente reciclado,
tendo pouca oportunidade para se difundir no solo.

2.4.2.3. Fatores que influem quantitativamente nas rizodeposições

A rizodeposição de substâncias orgânicas é in
fluenciada por muitos fatores, o que dificulta as generaliza-
ções dos resultados obtidos com uma espécie de plantas ou uma
metodologia de análise.

a. Fatores inerentes à espécie

As características próprias de cada espécie de
planta têm influência sobre as quantidades e composição das
rizodeposições como foi constatado por diversos autores (VAN
CURA e HANZLIKOVA, 1972). Uma análise comparativa dos exsuda-
tos das raízes de cevada, feijão, abóbora e trigo demonstrou
que ocorrem diferenças significativas entre e dentro dos gran
des grupos de Monocotiledôneas e Dicotiledôneas, assim como
das espécies. De um modo geral as substâncias liberadas por
leguminosas são mais ricas em compostos nitrogenados, amino-áci
dos e amidas, enquanto que em cereais são encontrados mais açú-
cares, ácidos orgânicos, etc.

Outros autores verificaram ainda igual varia
ção com a idade e estágio de desenvolvimento (HALLE *et alii*,

1978). GARDNER *et alii* (1983) consideraram que a rizodeposição ocorre por todo período funcional da raiz, porém sua decomposição se altera, sendo composta, quando jovem, predominantemente de secreções e mucigel e mais tarde contendo mais material resultante da lise de células. Isto implica em que uma extrapolação das informações sobre exsudatos de raiz obtida com seedlings ou plantas jovens para plantas adultas tem que ser feita com muita cautela.

b. *Ação do meio*

Em seu ambiente natural, as plantas estão sujeitas a diversos fatores em graus variados, que podem resultar em danos para seus tecidos. No caso das raízes, o próprio crescimento através das partículas do solo leva a uma esfoliação das células da coifa. BARBER e GUNN (1974) verificaram que a exsudação por raízes crescidas entre pérolas de vidro é maior que de raízes crescidas em solução nutritiva. Contribuem ainda a falta de água, tensões de O_2 e CO_2 , extremos de temperatura, pH e concentração de sais.

c. *Ação microbiana*

Verificou-se (BARBER e MARTIN, 1976) que a liberação de substratos orgânicos é mais intensa quando as plantas crescem em solo do que em condições axênicas. Isto parece ser devido a uma ação estimuladora da exsudação pelos micro-

organismos que segundo MARTIN (1977) pode ser explicada pela lise das células corticais. De acordo com este autor, isto parece fazer parte do desenvolvimento normal da raiz, sem sintomas patogênicos.

Outras possibilidades consideradas por BAREA e AZCON-AGUILAR (1982) seriam a rápida absorção dos exsudatos pelos microorganismos da rizosfera que poderia provocar uma difusão de substâncias da célula de acordo com um gradiente de concentração e também a produção local de compostos que aumentam a permeabilidade celular o que poderia ser a causa da colonização das superfícies celulares onde a exsudação ocorre mais lentamente, conferindo vantagens ecológicas aos microorganismos que possuem esta propriedade. BOWEN e ROVIRA (1976) citam também a ação modificadora do metabolismo e de alguns materiais liberados pelas células das raízes. Poderia ocorrer ainda uma invasão por parte de parasitas, ativamente ou através de feridas ocasionais, comprometendo todo o córtex da raiz.

2.5. Efeito das entradas de carbono no solo

As intensas intercorrelações entre a comunidade vegetal e a biomassa microbiana do solo representam bem a importância ecológica dos intercâmbios entre níveis tróficos e seu ambiente. Não há dúvidas de que as rizodeposições da planta viva além de representar uma fonte energética contínua para os decompositores, têm efeitos químicos, físicos e biológicos sobre os materiais do solo. A dificuldade que se encontra no estudo dos seus efeitos é devida à variação de sua concentração ao longo da zona de difusão, não sendo conhecida em detalhes a velocidade de sua inativação por biodegradação ou por adsorção aos colóides do solo (OCAMPO *et alii* (1977)).

2.5.1. Sobre a própria planta

As rizodeposições têm diversos efeitos benéficos para a própria planta, o que compensa amplamente seu custo em termos de carbono assimilado fotossinteticamente.

2.5.1.1. Proteção do ápice de raiz

A camada mucilaginosa que recobre o ápice das raízes oferece vários tipos de proteção para a planta. Por ser rapidamente colonizada pelos saprófitas do solo, dificulta pela competição direta, o desenvolvimento de patógenos de crescimento mais lento. Pode inibir ainda o crescimento de micélios fúngicos ou diminuir o potencial do inóculo.

Sua proteção contra a dissecação foi demonstrada por LEISER (1968) que verificou que raízes sem a camada mucilaginosa se plasmolisam mais rapidamente (dentro de poucos minutos) quando são colocadas em solução 1 M de sacarose do que as raízes intactas, onde a plasmólise leva mais de uma hora.

Segundo CHABOUD e ROUGIER (1981), há uma proteção contra danos mecânicos, como resultado da redução da fricção da coifa em crescimento contra as partículas do solo.

2.5.1.2. Facilita os intercâmbios com o solo

JENNY e GROSSENBACHER (1963) foram os primeiros autores a sugerir que o intenso contato da camada mucilaginosa da ponta das raízes com as superfícies irregulares das argilas do solo facilita o intercâmbio de íons.

A mucilagem pode ser uma importante fonte de

prótons na superfície da raiz, já que apresenta ácidos galacturônicos localizados em grande quantidade ao seu redor. Uma vez fora do plasmalema da célula, a acidez resultante da dissociação dos grupos carboxílicos é alta o bastante para dissolver componentes inorgânicos na proximidade da raiz (CORTEZ e BILLES, 1982). Também a secreção de substâncias complexantes aumenta a concentração de metais na fase solúvel do solo como foi demonstrado por diversos autores citados por MOREL *et alii* (1983) e MOREL (1985).

A ponta da raiz é portanto a região com mais alta capacidade de troca de cátions de toda a raiz. Seu movimento contínuo através dos poros do solo distribuindo a mucilagem pelas áreas de contato, resulta em troca de íons.

2.5.1.3. Ação seletiva sobre íons

A camada mucilagínosa que segundo O'BRIEN (1972) é de aproximadamente 10 μm de espessura em milho, aveia, trigo e ervilhas, pode ter um papel seletor na penetração de íons tóxicos na raiz. Kitchner (1957) citado por OADES (1978) sugere que a velocidade pela qual os íons se movem através de um gel hidrofílico semelhante à mucilagem é alterada pela hidratação dos mesmos. Quanto mais hidratada mais seu movimento em direção à parede celular é retardado. Deste modo, a camada mucilagínosa teria a capacidade de discriminar o íon sódico em favor do potássio.

2.5.2. Sobre os microorganismos do solo

Populações microbianas estão universalmente associadas com as raízes de plantas superiores, variando de relações não específicas até a infecção específica de fungos micorrízicos e bactérias nodulantes de leguminosas. Tanto o crescimento ativo como a manutenção destas populações têm sua fonte energética básica nas rizodeposições.

2.5.2.1. O efeito rizosférico

A estimulação dos microorganismos na rizosfera é conhecida como efeito rizosférico e se quantifica em termos de relação R/S, ou seja, a relação entre o número de microorganismos que vivem na rizosfera e os que vivem no solo isento de raízes. Este efeito começa a se manifestar logo após a germinação, alcançando o máximo durante ou pouco antes da floração (VANCURA e HOVAIK, 1965), embora isto possa ocorrer em outros estágios do desenvolvimento do vegetal.

CAMPBELL (1977) considera que o efeito rizosférico não é uniforme sobre todos os grupos de microorganismos do solo. Alguns grupos aparentemente não são afetados como as algas autotricas e bactérias do gênero *Azobacter* podendo haver decréscimo no número de cocos Gram +, formas pleomórficas e algumas linhagens incluindo *Bacillus*. No entanto, a resposta mais comum das bactérias é o aumento em comparação com o

solo em geral e isto foi demonstrado também para tipos Gram - não formadores de esporos (*Agrobacterium*, *Conyobacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*) e muitas bactérias do ciclo do nitrogênio.

Os fungos também aumentam a zona de exsudação, principalmente os *Mucorales* e os decompositores de celulose quando há esfoliação de células. Entre os fungos do rizoplane predominam relativamente poucos gêneros, como *Fusarium* e *Rhizoctonia*. Protozoas também aumentam na rizosfera, provavelmente em resposta ao maior número de presas, pois eles só se tornam importantes após haver se dado o aumento em número de bactérias. (ver Tabela 1).

Segundo BAREA e AZCON-AGUILAR (1982), a distribuição desta população microbiana no rizoplane é ao acaso, verificando-se que somente 4-10% da superfície das raízes está colonizada. Os locais preferenciais são as uniões longitudinais das células, onde a exsudação é máxima. Isto é um reflexo da dificuldade dos microorganismos de se deslocarem ao longo da raiz. Como estas crescem em maior velocidade do que se estendem as colonias, as raízes novas devem colonizar-se fundamentalmente a partir do solo (BOWEN, 1980)

2.5.2.2. Consequências da proliferação microbiana

Não se considerando as interrelações específicas

Tabela 1. As alterações no número de vários grupos de microorganismos na rizosfera de trigo comparada com o solo no qual não cresceram raízes. (CAMPBELL, 1977).

Microorganismos	Número por g de peso seco		Razão S/R
	Solo Rizosférico	Solo Controle	
Maiores grupos taxonômicos			
bactéria	1200×10^6	$60 \times 10^6_{+**}$	240,00
actinomicetos	46×10^6	$7 \times 10^6_{**}$	6,6
fungos	12×10^5	$1 \times 10^5_{**}$	12,0
protozoa	24×10^2	$10 \times 10^2_{**}$	2,4
algas	5×10^3	$27 \times 10^3_*$	0,2
Grupos nutricionais de bactérias			
amonificadoras	500×10^6	$4 \times 10^6_{**}$	125,0
anaeróbicas produtoras de gás	39×10^4	$3 \times 10^4_*$	13,0
anaeróbicas	12×10^6	$6 \times 10^6_*$	2,0
denitrificadoras	126×10^6	$1 \times 10^5_{**}$	1.260,0
decompositoras aeróbicas de celulose	7×10^5	$1 \times 10^5_*$	7,0
decompositora anaeróbicas de celulose	9×10^3	$3 \times 10^3_{ns}$	3,0
formadoras de esporos	9×10^5	$6 \times 10^5_{ns}$	1,5
azotobacter	17×10^6	$< 1 \times 10^4_{**}$	

+** = Diferença significativa ao nível de 1% de probabilidade

* Diferença significativa ao nível de 5% de probabilidade

ns Não significativa

cas como associações micorrízicas e de *Rhizobium*, sabe-se que de um modo geral a elevação da população microbiana na proximidade das raízes pode levar a alterações do crescimento e nutrição das plantas por diversos processos.

a. *Ação sobre a disponibilidade de nutrientes*

Diversos autores revisaram o assunto (BARBER, 1978; GARDNER *et alii*, 1983; GASKINS, 1985) e verificaram que pode ocorrer competição direta dos microorganismos com as plantas pelos nutrientes do solo, como foi demonstrado para nitrogênio, fósforo e molibdênio e também indução de deficiências nutricionais pela precipitação de elementos tal como manganês. Quanto à controvertida questão da possível solubilização de fosfatos e outros nutrientes pelos ácidos orgânicos produzidos pela microflora, concluiu-se que este processo poderia suprir no máximo 5-10% das necessidades da planta no caso de P, de maneira que parece não ser de grande importância (TINKER e SANDERS, 1975).

b. *Produção de substâncias fitoativas*

Quanto à produção de substâncias fitoativas por microorganismos, destacam-se os reguladores de crescimento como auxinas, giberilinas, citoquininas, etileno e ácido abscísico. O efeito da inoculação de bactérias produtoras destas substâncias é semelhante aos hormônios da própria planta (BROWN,

1972). Verificou-se um aumento na absorção de nutrientes através do aumento de volume e capacidade fotossintética da planta e também interferência na morfologia e desenvolvimento do sistema radicular (DERBYSHIRE e GREAVES, 1970).

2.5.3. Sobre a fração mineral do solo

Ligações organo-minerais podem ser estabelecidas diretamente entre os polissacarídeos de origem vegetal e minerais de argila sem a intervenção de processos microbiológicos. Estas ligações são importantes no mecanismo de agregação de partículas minerais do solo e em consequência sobre sua pedogênese e fertilidade. Este fenômeno é particularmente evidente em pastagens, onde a proporção de solo rizosférico é alta (GUCKERT, 1985).

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Materiais

3.1.1. O solo

O solo usado no experimento foi um Latossolo Vermelho-Escuro coletado nos dez centímetros superficiais de uma área cultivado há cinquenta anos com cana-de-açúcar na Usina Capuava do Município de Piracicaba. Depois de seco ao ar, foi peneirado a 2,00 mm e colocado em vasos plásticos de 5 litros de capacidade.

Algumas características deste solo são pH de 4,8, 53% de argila e 1,6% de carbono, uma relação C/N de 11 e CTC 2,55 (CERRI, 1986).

3.1.2. As plantas

Usou-se no experimento sementes de milho variedade Piranão, feijão Carioca Comum e gemas brotadas de ca-

.39.

na-de-açúcar NA 56-79. Cada espécie foi semeada em 5 vasos com 5 kg de solo. Em cada um foi aplicada solução nutritiva número 1 de HOAGLAND (1950) em quantidade equivalente a 80% da capacidade de campo em duas doses consecutivas.

As plantas foram cultivadas em estufa durante os dois meses que precederam o experimento, encontrando-se então o milho em fase de formação de órgãos reprodutivos, feijão em formação de sementes e cana-de-açúcar com 8 folhas.

Outro lote com cana-de-açúcar NA 56-79 foi preparado depois de um mês, usando-se vasos com 3 kg do mesmo solo e a mesma adubação com o objetivo de comparar o comportamento de plantas da mesma espécie de diferentes idades. Como neste caso junto com a gema foi plantada uma fração maior do tolete da cana-mãe, o broto dispunha de maior quantidade de material de reserva, tendo atingido parte semelhante ao das plantas de dois meses.

Dois vasos de cada lote foram separados, selecionando-se aqueles com o desenvolvimento mais semelhante possível para serem usados na marcação.

Poucos dias antes da realização do experimento de marcação, notou-se que todo o lote de plantas de feijão apresentava visíveis manchas amareladas e escuras nas folhas. Como não se dispunha de material substituto nem se conhecia a extensão do comprometimento da atividade fotossintética optou-se por incluir na pesquisa as duas plantas

em melhores condições mesmo sabendo que os resultados deveriam ser tratados de outra forma. Esperou-se obter informações sobre o efeito da moléstia na distribuição do carbono assimilado na planta, apesar deste não ser um dos objetivos iniciais da pesquisa.

3.1.3. O gás carbônico: veículo do traçador ^{14}C

Foi usado como reagente gerador do ^{14}C necessário à marcação de fotossintetizados, dois litros de uma solução de NaCO_3 de 6 g C/l à qual se acrescentou 2 ml de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ com atividade específica de 1 mCi/ml. Trabalhou-se portanto com uma atividade total de 2 mCi. Sua reação com H_2SO_4 10 N resultou na liberação de CO_2 - $^{14}\text{CO}_2$, sendo que o gás fixado pelas plantas, correspondente a cada mililitro, somava uma atividade de $2 \cdot 10^{-3}$ mCi ou $4,4 \cdot 10^6$ dpm de partículas de 155 keV (167 $\mu\text{Ci/g C}$).

3.1.4. O sistema de marcação

O equipamento necessário para se fazer uma marcação de plantas com ^{14}C é bastante específico, de alta precisão, devendo proporcionar uma vedação perfeita para evitar qualquer tipo de contaminação. Deve ainda permitir o controle das condições ambientais das plantas, como luminosidade,

temperatura e umidade, além da concentração de $^{14}\text{CO}_2$ no seu interior, para simular o mais perfeitamente possível as condições naturais. Este experimento foi realizado utilizando um equipamento desta natureza da Seção de Química do Solo do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), estando suas principais unidades representadas na Figura 3.

3.1.4.1. A câmara de biossíntese

A câmara de biossíntese se constitui de um cilindro de acrílico transparente, com diâmetro interno de 70 cm e altura de 150 cm, assentado sobre uma canaleta com água na base de aço inoxidável, o que proporciona isolamento completo do volume de aproximadamente 540 l da atmosfera interna do exterior.

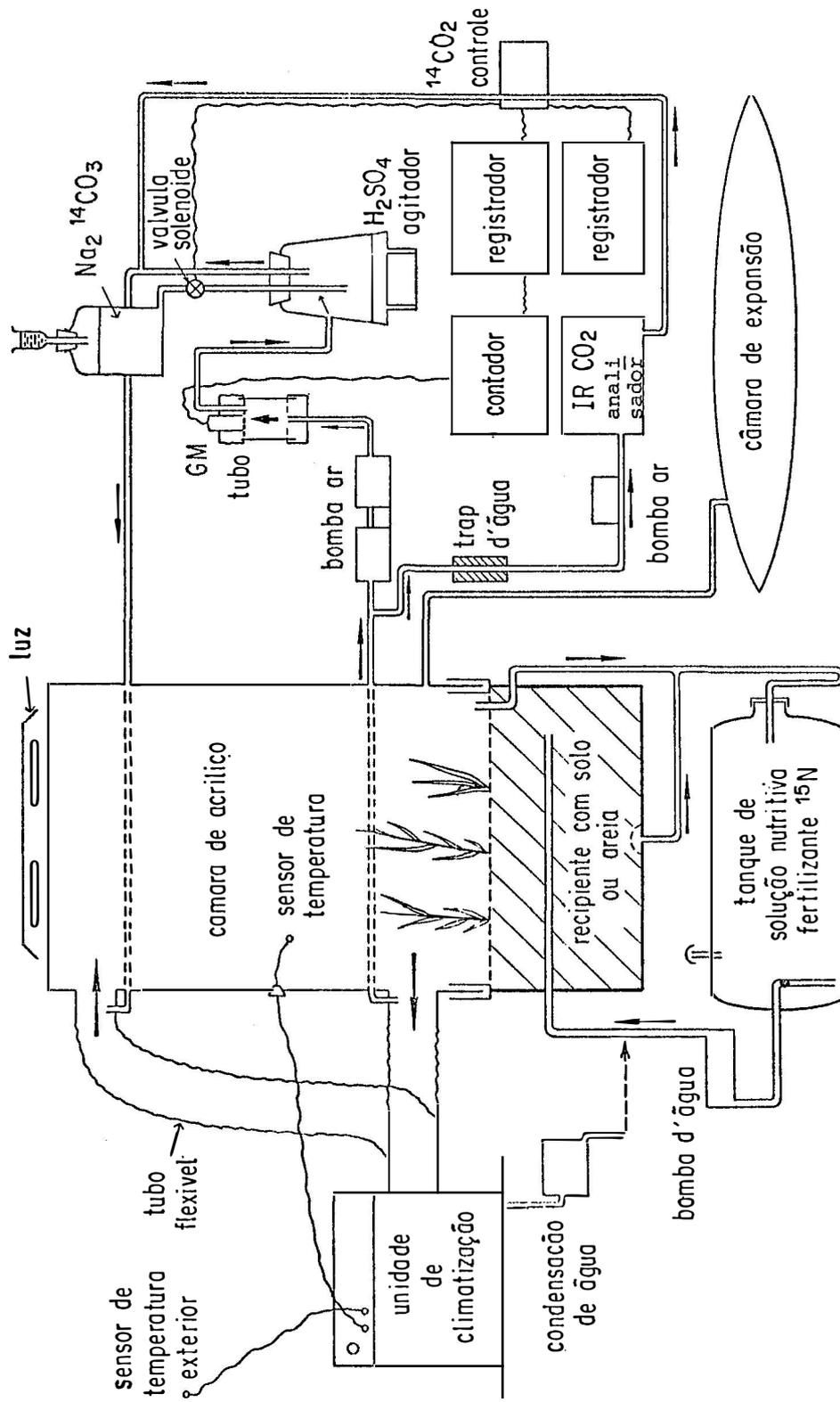
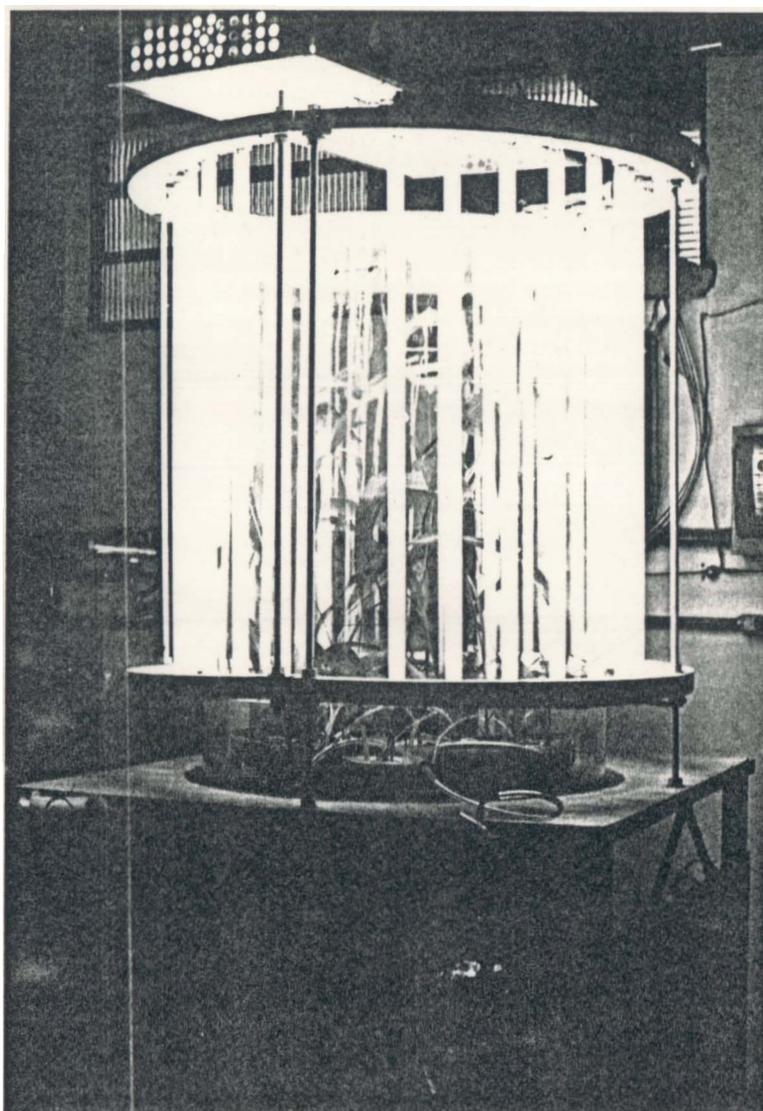


Figura 3 Diagrama dos principais equipamentos usados na marcação das plantas com $^{14}\text{CO}_2$.



.43.

Figura 4 -Vista geral da câmara de biossíntese.

3.1.4.2.0 sistema de iluminação

Duas lâmpadas suspensas sobre a câmara e 25 lâmpadas ao seu redor, proporcionaram uma intensidade luminosa na superfície foliar superior a $800 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Todo o sistema pode ser ligado e desligado automaticamente em horário previamente programado.

3.1.4.3. O sistema de controle de temperatura e umidade

Um circulador de ar SUPERHOM ligado à câmara por mangueiras de entrada e saída, possibilita a fixação da temperatura em seu interior entre 20 e 40°C, com uma variação máxima de $\pm 1^\circ\text{C}$. Por se tratar de um sistema de refrigeração e posterior aquecimento do ar, permite a eliminação do excesso de umidade, evitando condensação na parede da câmara.

3.1.4.4. O sistema gerador de $^{14}\text{CO}_2$

A concentração de $^{14}\text{CO}_2\text{-CO}_2$ no interior da câmara de biosíntese foi mantida dentro de uma faixa estreita de variação em torno de 330 ppm, promovendo-se por meio de bombas a circulação de uma amostra de sua atmosfera por um analisador de gás infra-vermelho (IRGA). Este aparelho, calibrado de maneira absoluta com O_2 puro, foi acoplado à válvula selenóide de ligação entre a solução de $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$ e o reservatório de H_2SO_4 , permitindo o controle eletrônico da compensação da atividade fotossintética fixadora de CO_2 pela geração de $^{14}\text{CO}_2\text{-CO}_2$. As variações da concentração no interior da câmara foram documentadas por um registrador gráfico também acoplado ao IRGA.

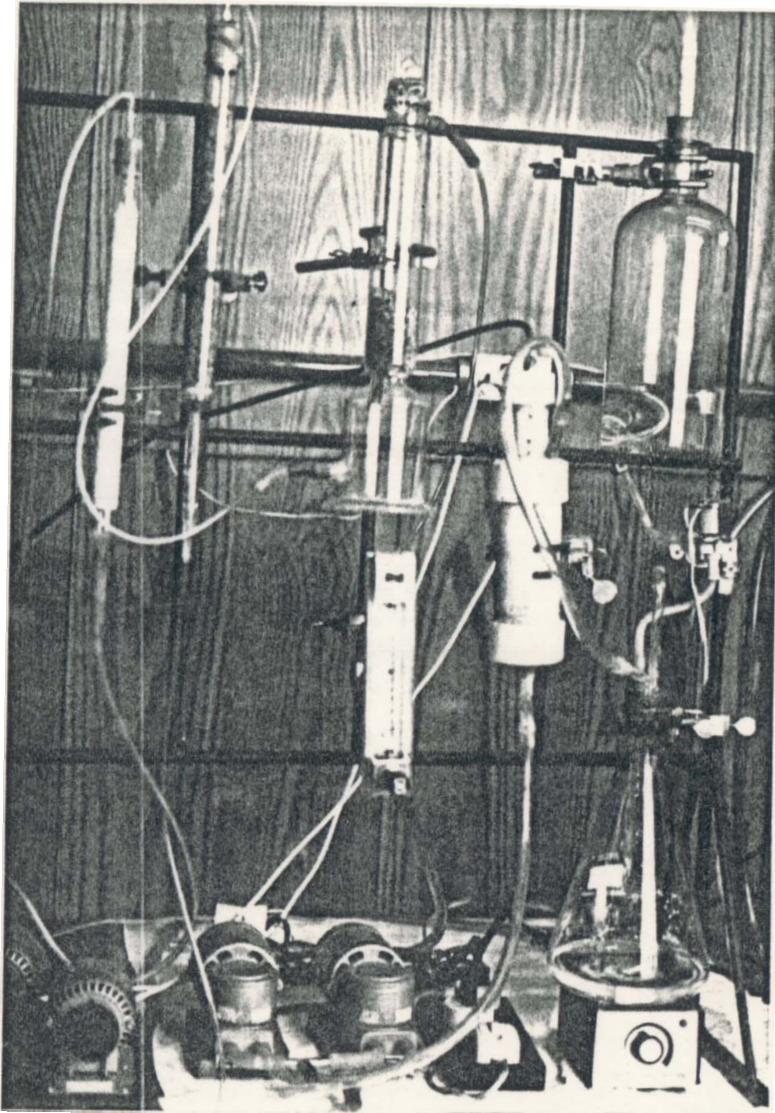


Figura 5 - O sistema gerador de $^{14}\text{CO}_2$

3.1.4.5. O sistema de coleta do CO_2 evoluído do solo (respiração edáfica)

Com o objetivo de quantificar o CO_2 evoluído do solo dos vasos, estes foram fechados, adaptando-se uma tampa, com passagem somente para o caule e totalmente vedado com massa de calafetar.

No exterior da camera foi gerado um fluxo de arraste de O_2 ligado a todos os vasos por tubos de borracha

e cujos condutores de saída levavam o gás liberado no estreito espaço entre a tampa do vaso e o solo para um sistema receptor também externo. Este era formado de tubos de ensaio contendo soda em que a mistura gasosa borbulhava, propiciando a retenção do $^{14}\text{CO}_2\text{-CO}_2$ na forma de carbonato.

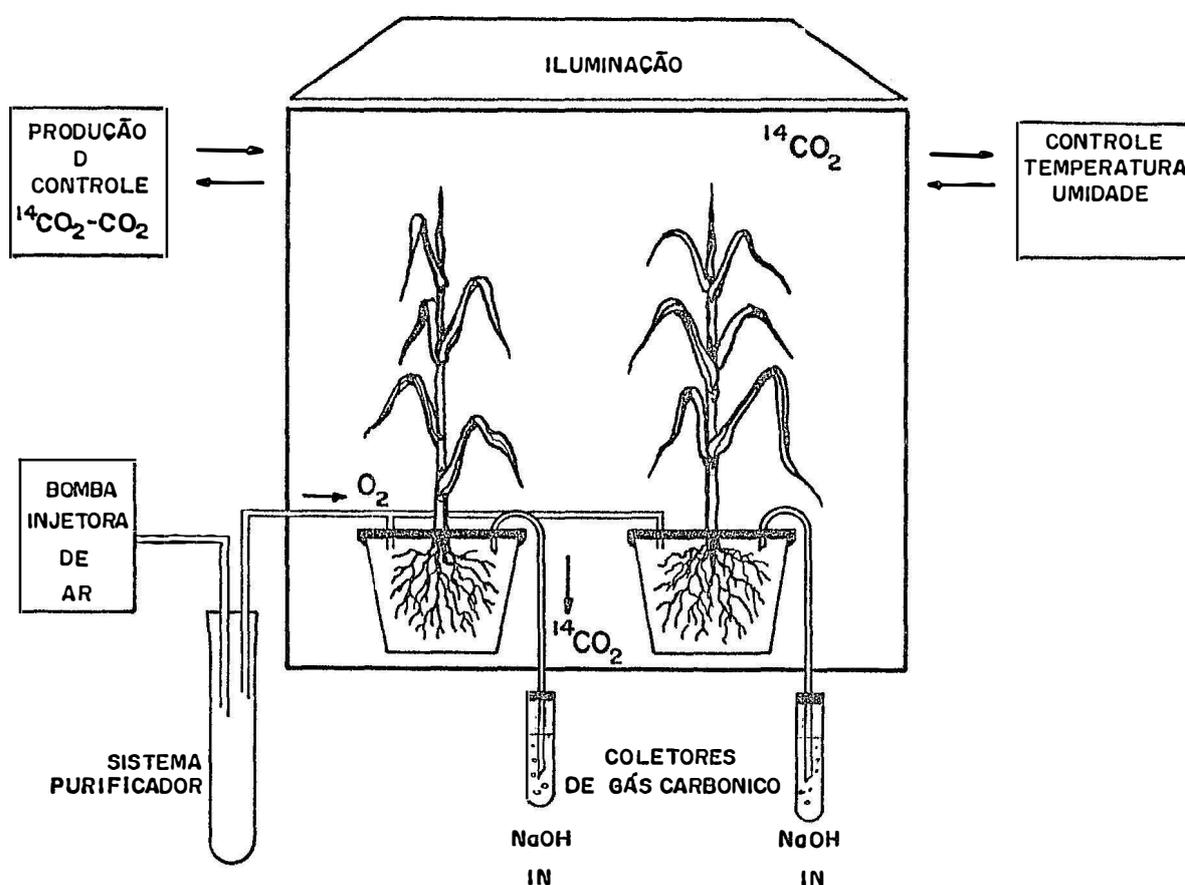


Figura 6 - Sistema coletor da respiração edáfica.

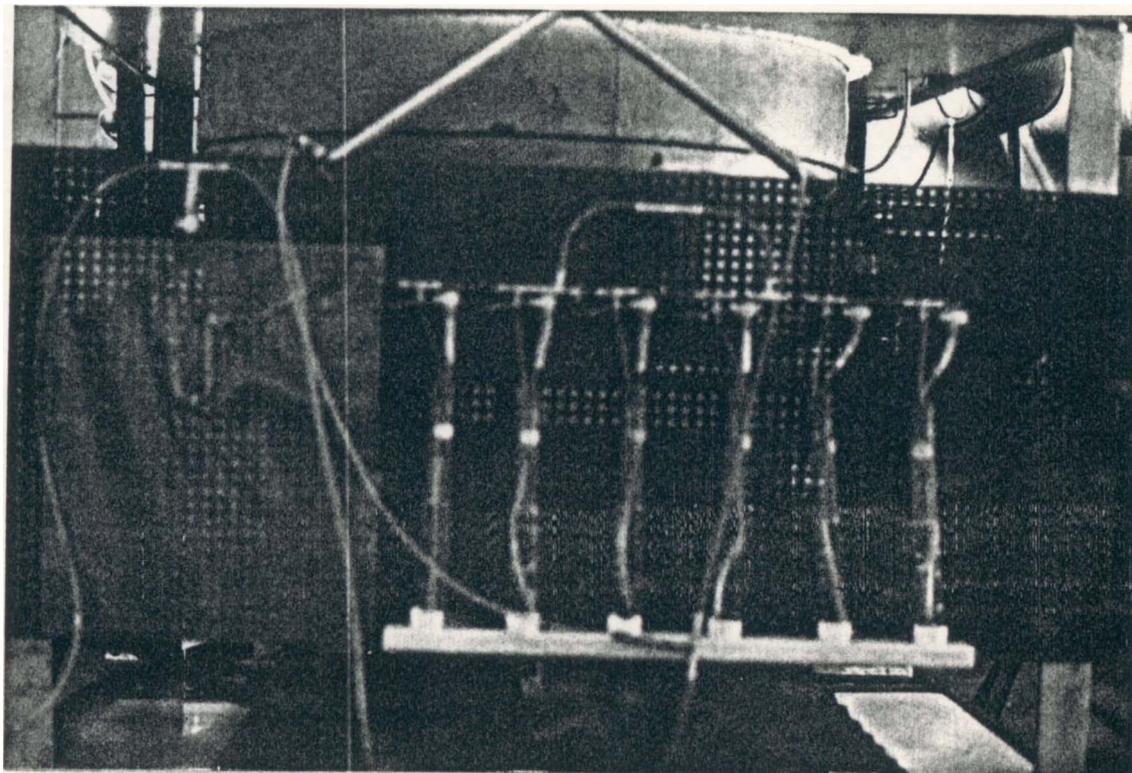


Figura 7 - Vista dos dispositivos externos da câmara do sistema coletor da respiração edáfica.

3.2. Métodos

3.2.1. A marcação

Os vasos com plantas foram encerrados na câmara de biosíntese ajustando-se os sistemas de controle de temperatura, luminosidade e concentração de CO_2 (IRGA). Foram então ligados simultaneamente os sistemas de coleta de respiração edáfica e por alguns segundos

o gerador de $^{14}\text{CO}_2 - \text{CO}_2$ que elevou rapidamente a concentração para aproximadamente 400ppm. A atividade fotossintética das plantas reduziu este nível para 280 ppm em cerca de 1 hora, acionando eletronicamente a produção de $^{14}\text{CO}_2 - \text{CO}_2$ pelo sistema gerador, que então foi ajustado para uma faixa mais estreita de variação. Este ritmo foi mantido por 12 horas, com uma variação entre 320 e 370 ppm como mostra o registro gráfico, dando-se então por encerrada a marcação.

Desligado o sistema gerador de CO_2 , a substituição do $^{14}\text{CO}_2 - \text{CO}_2$ do interior da câmara foi auxiliado por bombas, borbulhando o ar de saída em um reservatório de $\text{NaOH}2\text{N}$ para evitar a contaminação do ambiente.

Nos 6 dias subsequentes, a câmara permaneceu fechada, porém com uma entrada de ar atmosférico para manutenção da atividade fotossintética das plantas num fotoperíodo de 12 horas. Isto é necessário para o estabelecimento de um equilíbrio na repartição do ^{14}C assimilado. Quando a atmosfera do solo não apresenta mais radioatividade mensurável pode-se considerar que cessou o movimento de ^{14}C da folhagem para as raízes e o Carbono das raízes foi depositado em órgãos de crescimento ou armazenado, segundo WAREMBOURG e PAUL (1977). WAREMBOURG (1977) considera que este período se estende em média por sete dias. Durante este período, prosseguiu-se tanto com o controle da temperatura,

que se manteve em 31 ± 1 °C como a coleta do CO_2 da respiração edáfica. A cada dois dias foram adicionados 200 ml de água ao solo dos vasos com milho e 100 ml aos de cana-de-açúcar e feijão injetados nas mangueiras de entrada nos vasos do sistema coletor da respiração edáfica, por ocasião das trocas dos tubos de soda quando o sistema tem que ser paralizado por alguns minutos.

3.2.2. A medida da respiração edáfica

O sistema de coleta do gás proveniente da respiração radicular mais microrganismo foi aplicado em duplicata nos vasos com milho, cana-de-açúcar e feijão com dois meses de idade. No sistema montado para medir a respiração edáfica está previsto a quantificação de apenas seis vasos. Por esta razão não foi possível medir a respiração dos vasos com cana-de-açúcar de 1 mês. O fluxo de arraste do $^{14}\text{CO}_2\text{-CO}_2$ evoluído do solo foi iniciado juntamente com a marcação da parte aérea das plantas. Após as primeiras seis horas de marcação a primeira bateria de tubos de ensaio contendo 40 ml de soda 1 N, foi substituída por outra semelhante, repetindo-se a operação novamente após seis horas e daí em diante a cada doze horas pelos seis dias seguintes. Em cada conjunto de tubos foi feita posteriormente a quantificação do Carbono total e ^{14}C retido.

3.2.3. Preparação das amostras

3.2.3.1. A Divisão das plantas

Após o período de estabilização dos carboidratos metabolizados com ^{14}C foi feita a divisão das plantas para uma posterior análise específica de cada parte.

- a) *A divisão da parte aérea foi feita à partir da base, discriminando e numerando cada caule e sua respectiva folha e demais órgãos. Cada parte foi adicionada em saco de papel, seca em estufa a 60 C, pesada e moída.*
- b) *As raízes de todos os vasos foram separadas do solo inicialmente à mão. O peso total das raízes muito pequenas que permaneceram, foi calculado fazendo-se uma separação mais precisa e em lupa binocular em 100 g de solo e somando-se o valor total calculado àquele obtido anteriormente.*

3.2.3.2. A divisão do solo dos vasos

a) *Solo rizosférico*

Tendo por objetivo a localização e quantificação dos exudatos nas diferentes frações do solo, foi necessá-

ria a separação do solo da rizosfera, que provavelmente teria maior concentração deste material daquele localizado a maiores distâncias das raízes. Considerou-se como solo da rizosfera àquele separado por centrifugação da água de lavagem das raízes. Este solo foi seco a 60°C, pesado e moído a 100 meshes. A água de lavagem centrifugada das raízes e solo da rizosfera foi concentrado a 100 ml.

b) Solo não rizosférico

O solo dos vasos não aderente às raízes foi denominado de solo não rizosférico. Desta fração foram tomados 80 g, separadas todas as raízes, adicionados 500 ml de água destilada e agitados durante 1 hora. Por centrifugação, separou-se a água de lavagem do solo não rizosférico que foi concentrada a 50 ml. O solo não rizosférico foi seco a 60°C e moído a 100 meshes.

3.2.4. As análises

Por se tratar de um estudo do fluxo de C no sistema, a parte analítica do experimento se limitou à quantificação do C total pelo método clássico da via seca e ^{14}C por cintilação líquida em todas as amostras de material vegetal, solo e respiração edáfica, além da determinação da biomassa microbiana marcada e não marcada presente no solo dos vasos.

3.2.4.1. Determinação do C total presente nas amostras por via seca

A determinação do C total presente numa amostra por via seca é feita pela introdução de pequenas quantidades conhecidas do material em um forno de combustão a 1000°C . O Carbono liberado na forma de CO_2 e CO completa sua oxidação e é carregado por um fluxo de O_2 na presença de óxido de cobre, já totalmente na forma de CO_2 , para 10 ml de soda 0,2 N em que fica absorvido.

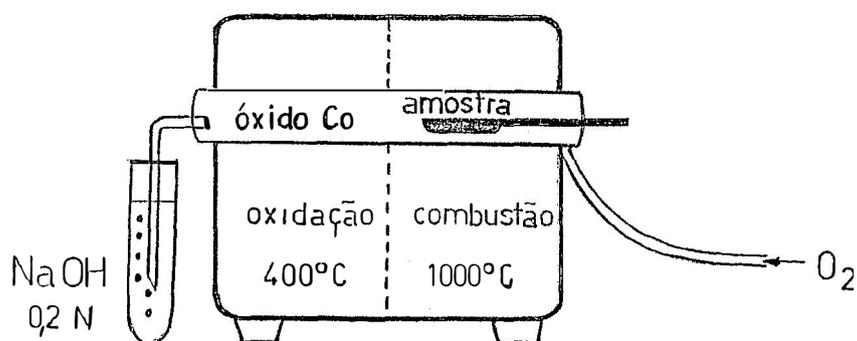


Figura 8 - Equipamento para determinação do C total presente nas amostras por via seca.

As análises foram feitas em aparelhagem desta natureza, o Biological Oxidizer da Beckman que serve tanto para amostras de plantas como de solo.

Precipitando-se o carbonato formado pela reação com NaOH com uma solução saturada de cloreto de bário, pode-se titular a quantidade de soda restante com HCl de normalidade conhecida (0,1 N) usando 2 gotas de fenolftaleína a 1% como indicador. Por cálculo obtém-se o teor de C da amostra na seguinte equação:

$$\frac{(B - T) \cdot 6 \cdot N_{Ac.} \cdot V_t}{\text{peso amostra} \cdot A} = \text{mg C/g material}$$

onde:

B = branco, ou seja, resultado da titulação com o mesmo HCl de um volume de soda igual à alíquota das amostras processadas.

T = volume de HCl gasto na titulação da soda restante na alíquota.

6 = fator de conversão.

$N_{Ac.}$ = normalidade do ácido.

V_t = volume total de soda em que o CO_2 proveniente da combustão da amostra ficou retido.

Peso da amostra = peso do material queimado.

A = alíquota titulada da soda em que o CO_2 proveniente da combustão da amostra ficou retido.

Este método de análise foi aplicado aos materiais sólidos, ou seja, plantas e solo em que o C presente em ligações orgânicas precisou ser convertido a uma forma única mensurável.

No caso das amostras da respiração edáfica, o CO₂ já se encontrava retido em soda, bastando então titular uma alíquota e calcular a taxa respiratória correspondente àquele intervalo de tempo.

3.2.4.2. Determinação do ¹⁴C presente nas amostras por cintilação líquida

Diversos autores (KOBAYASHI e MAUDSLEY, 1974; MANN *et alii*, 1980; FAIRES e BOSWELL, 1981) consideram a contagem em cintilador líquido o melhor método na detecção de emissores de baixa energia como o ¹⁴C.

O termo "*contagem em cintilação líquida*" é usado porque as cintilações normalmente são emitidas por um solvente apropriado que contém o material radioativo a ser analisado. VOSE (1980) cita o método da completa oxidação da amostra com absorção e contagem de suas desintegrações como o procedimento indicado para a localização deste traçador. Portanto, na determinação do teor de ¹⁴C presente nas amostras de plantas e solo deste experimento foram usadas alíquotas de 1 ml da soda 0,2 N em que ficou retido o ¹⁴CO₂-CO₂ provenien-

te da combustão da amostra para determinação do C total por via seca (ver 2.4.1.). De cada tubo de ensaio com soda l N que reteve o $^{14}\text{CO}_2\text{-CO}_2$ da respiração edáfica foram tomados 0,2 ml e acrescentados 0,8 ml de água. No caso de lavagem do solo rizosférico e do solo não rizosférico de cada vaso, usou-se 1 ml de concentrado. A cada uma destas amostras preparadas foram acrescentados 9 ml de solução cintiladora de composição: 4 g PPO, 100 mg POPOP, 666 ml tolueno e 333 ml TRITON X-100.

A energia da partícula emitida pela fonte radioativa é absorvida inicialmente pelas moléculas do solvente, excitando-as. Esta energia se propaga e é transferida ao cintilador (soluto) cujo decaimento emite fótons, aproximadamente proporcionais em intensidade (nº de fótons) à energia das partículas do ^{14}C .

Quando se trabalha com desintegrações β^- de baixa energia, a aparelhagem que conta estes fótons deve consistir de duas válvulas fotomultiplicadoras ligadas a um circuito detector de coincidências, para eliminar o problema de contagem de fundo muito elevadas. Trata-se de um dispositivo eletrônico que passa somente sinais que partem simultaneamente de ambas as válvulas fotomultiplicadoras. Os fótons convertidos em pulsos de energia elétrica são amplificados para facilitar a análise da altura dos pulsos. Um seletor eletrônico pode ser ajustado para receber somente os pulsos de uma certa

faixa de altura (janela) rejeitando todos os outros. Os pulsos aceitos como sendo derivados da desintegração do material estudado são registrados como uma contagem. A eficiência do contador é portanto a porcentagem do espectro da radiação considerada pelo analisador que por sua vez é determinado pelo ganho geral do contador e pelo discriminador de pulsos.

Todas as análises de ^{14}C deste experimento foram feitas num aparelho BECKMAN LS-230, Liquid Scintillation System. (Ver Figura 9).

Variações na eficiência de contagem podem ser atribuídas principalmente ao fenômeno conhecido como "*quenching*". Este termo é aplicado a qualquer fator que reduza a produção de fótons no sistema. A determinação do "*quenching*" equivale à determinação da eficiência de contagem da amostra no processo das contagens por cintilação líquida. Ela permite a conversão dos dados de contagem em unidades absolutas (dpm) pela divisão no número de contagens líquidas obtidas por unidade de tempo (cpm) pela eficiência:

$$\text{desintegrações por minuto (dpm)} = \frac{\text{contagens obtidas} - \text{BG por minuto (cpm)}}{\text{eficiência de contagem}}$$

O método da razão de canais para a determinação da eficiência de contagem se baseia no fato de que o espectro da altura dos pulsos sempre se desloca quando ocorre o "*quenching*". Instrumento de análise que operam com duas jane

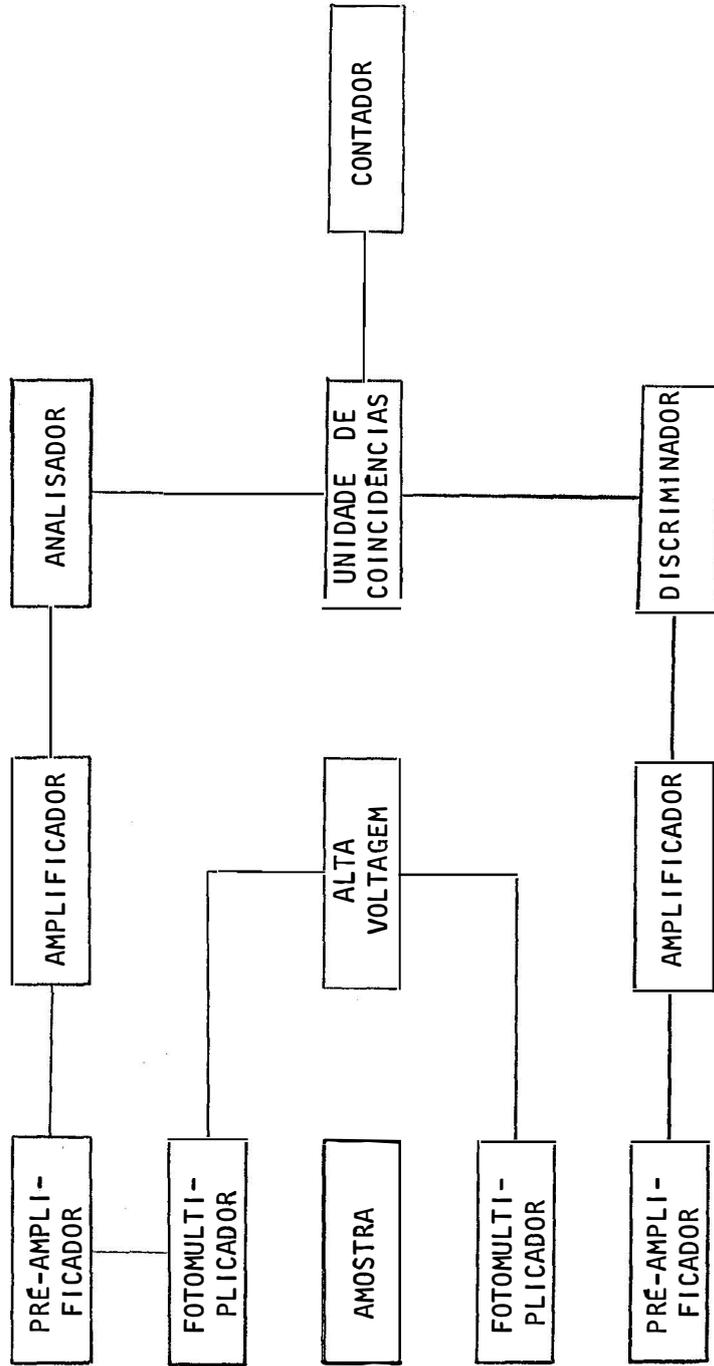


Figura 9 - Diagrama de blocos de um contador de cintilação líquida com duas válvulas fotomultiplicadoras (segundo KOBAYASHI e MAUDSLEY, 1974).

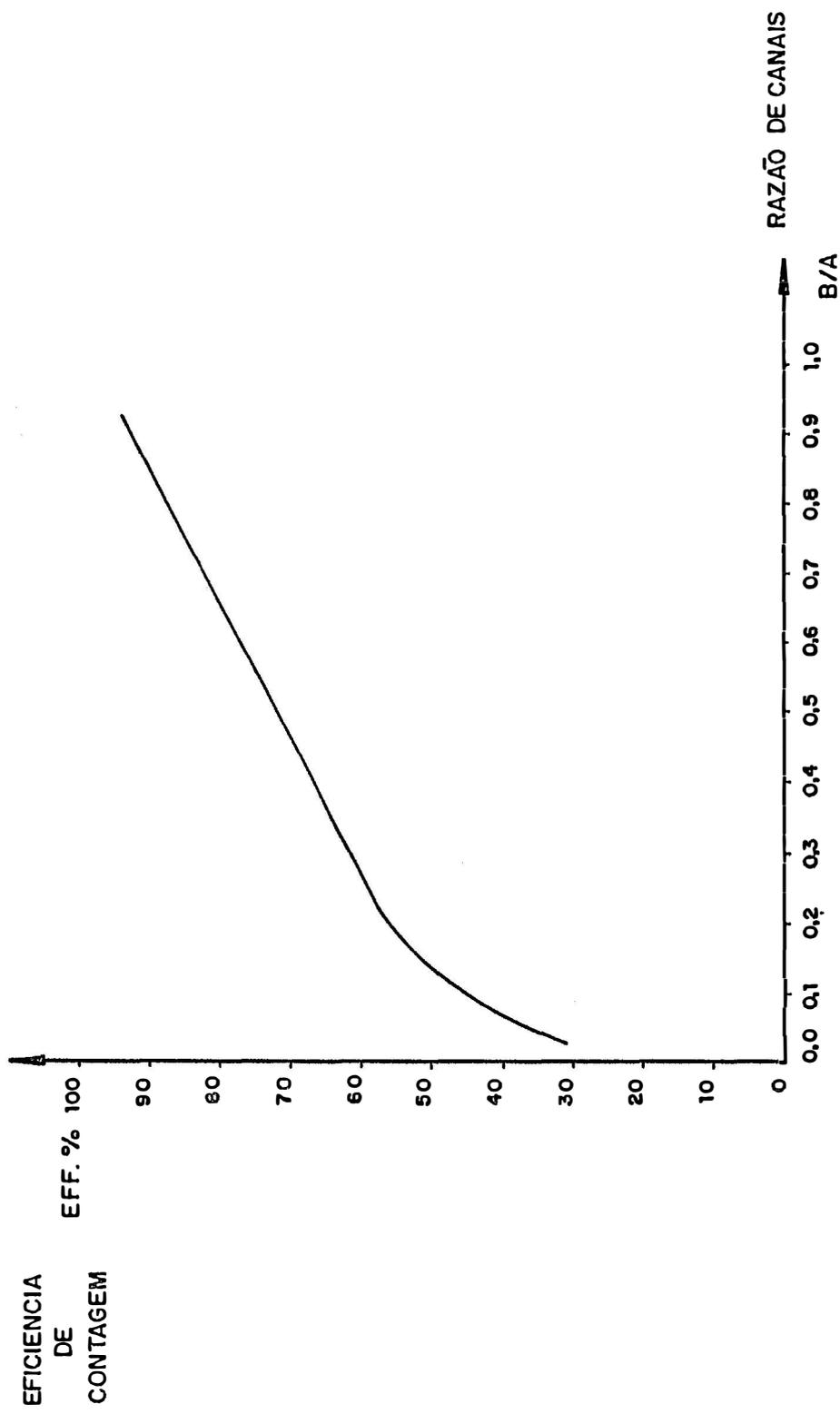


Figura 10 - Curva de calibração construída com base na razão de canais obtida na contagem de uma bateria de amostras com graus crescentes de "quenching".

las (faixas de altura de pulsos) podem teoricamente ser ajustados de modo que uma (A) inclua todas as partículas de energia de 0 a 156 keV, o que seria equivalente a uma eficiência de 100% no caso do ^{14}C e a outra janela (B) conte as partículas de energia de 50 a 156 keV correspondente a uma eficiência de contagem de 50%. A razão de canais é definida arbitrariamente como a contagem obtida em B dividida pela contagem obtida em A, o que sempre resulta num número menor que 1.

Conhecendo-se a atividade absoluta de uma bateria de amostras obtidas comercialmente com graus crescentes de "quenching", pode ser construída uma curva de calibração em que se correlaciona sua razão de canais com sua eficiência de contagem.

Todos os dados expressos em dpm deste trabalho foram calculados com base na curva de calibração apresentada na Figura 10.

3.2.4.3. Estimativa da biomassa microbiana

A biomassa microbiana do solo dos vasos foi determinada pelo método proposto por JENKINSON e POWLSON (1976) que consiste em esterilizar o solo com vapor de clorofórmio e depois incubar a amostra tratada após havê-la reinoculado. Com relação ao solo testemunha o tratamento fumigado mostra

uma fase de mineralização muito rápida do Carbono da matéria orgânica como CO₂ e formas minerais de N, P, S, ... O fluxo de gás carbônico produzido durante a incubação é proporcional à biomassa segundo um coeficiente:

$$C_{\text{Biomassa}} = \frac{C_{\text{Amostra tratada}} - C_{\text{Testemunha}}}{K_c}$$

Segundo NICOLARDOT *et alii* (1982), o método de fumigação por clorofórmio provou ser o mais conveniente para dar um acesso relativamente simples, preciso e seguro à biomassa microbiana do solo. Ele se enquadra bem no estudo dos ciclos biogeoquímicos dos elementos, podendo ser combinado com o uso de traçadores isotópicos.

No presente estudo foram fumigados em triplicata, frascos com o equivalente a 80 g de solo seco, da porção não rizosférica de cada vaso. A incubação por 10 dias a 25°C destas amostras, como a das testemunhas, foi feita em jarros herméticos de vidro com aproximadamente três litros de capacidade, retendo o CO₂ evoluído em 10 ml de soda 1 N.

A titulação desta soda leva à quantificação do Carbono evoluído da amostra de solo durante o período de incubação (ver 2.4.1.) para o cálculo da biomassa microbiana em termos de mg C/g solo. Uma alíquota de 1 ml da mesma soda levada ao cintilador líquido (ver 2.4.2.) possibilitou estimar

.61.

a fração desta biomassa microbiana que se formou a partir das rizodeposições marcadas e liberadas pelo sistema radicular das plantas.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Será feita inicialmente uma distinção entre os dados analíticos da distribuição do ^{14}C fixado fotossinteticamente nos diversos órgãos das plantas, daqueles liberados ao solo na forma de respiração e rizodeposição, considerando-se em seguida o conjunto como fluxo global.

4.1. Distribuição do ^{14}C fixado nas plantas

Os fotossintetatos metabolizados durante as doze horas que durou o experimento de marcação foram translocados e se integraram aos tecidos das plantas segundo padrões característicos e o estágio de desenvolvimento de cada espécie.

4.1.1. Plantas de milho

4.1.1.1. Distribuição do ^{14}C nas folhas

Os dados da Tabelas 2 que relacionam a ativida-

Tabela 2 - Distribuição do ^{14}C (em dpm) nas folhas das duas plantas de milho.

Folha	P l a n t a s							
	1		2		1		2	
	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) da folha	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) da folha	dpm/mg	dpm/mg	dpm/mg	
a	1068	829	388	335	2753	2475		
b	2285	1969	642	681	3559	2892		
c	3645	5137	970	979	3758	5247		
d	12964	10935	1279	1393	10136	7850		
e	11078	23133	1804	1806	6141	12809		
f	44006	34713	1618	2056	27198	16884		
g	38009	46101	1297	1979	29305	23295		
h	27491	33968	831	1443	33082	23540		
i	18133	27366	486	977	37310	28010		
j-1	17706	35786	536	1317	33033	27172		

de total (dpm total) encontrada em cada folha com seu respectivo peso, evidenciam a atividade específica de cada uma delas.

Verifica-se nesta tabela, que nas duas plantas de milho as folhas próximas à base (a, b e c), ou seja, as mais antigas e já total ou parcialmente secas, apresentaram valores de atividade específica relativamente baixos. À medida que se referem as folhas, fotossinteticamente mais ativas, há um rápido aumento, chegando a índices dez vez maiores. Na região superior das plantas, são atingidos valores máximos, pois as folhas jovens, ainda que não completamente desenvolvidas, demonstraram possuir alta capacidade assimilatória. O ápice, constituído de folhas ainda sem pigmentação verde que envolviam o primórdio do órgão reprodutor masculino foi analisado em conjunto, apresentando também alta atividade específica.

4.1.1.2. Distribuição do ^{14}C nos segmentos do colmo

A Tabela 3 apresenta os dados relativos à distribuição de fotossintetatos nos segmentos interfoliares do colmo das duas plantas de milho.

Verifica-se que os níveis de atividade total encontrados nos segmentos medianos das plantas é tal que mesmo sendo os de maior peso, são os que também apresentam maior

Tabela 3 - Distribuição do ^{14}C (em dpm) nos segmentos do colmo das duas plantas de milho.

Segmento	P l a n t a s							
	1		2		1		2	
	dpm	total $\times 10^{-3}$	peso (mg)	do segmento	dpm/mg			
a	4852	4953	277	308	17515	16080		
b	5480	2777	2.17	096	25255	28928		
c	15998	13571	612	331	26141	41000		
d	30868	23307	780	498	39575	46802		
e	8328	28369	450	403	18506	56965		
f	1704	7068	111	407	15347	17367		
g	-	2005	-	108	-	18562		
g-1	3105	-	169	-	18370	-		
h-n	-	5316	-	357	-	14891		

atividade específica.

4.1.1.3. Distribuição do ^{14}C nas raízes

As raízes da planta de milho 1, com 11.095 mg de peso acumularam um total de 84.10^6 dpm, o que equivale a 7.627 dpm/mg de tecidos. A planta 2, com 17.114 mg de raízes apresentou uma atividade total de 96.10^6 dpm, ou seja, 5.639 dpm/mg.

4.1.1.4. Distribuição geral do ^{14}C assimilado no milho

O milho sendo uma gramínea de ciclo anual (C_4) segue um padrão de desenvolvimento em que se verifica inicialmente uma baixa taxa de crescimento das plântulas. Isto se deve tanto a pequena área foliar aproveitável para a intercepção de luz e fotossíntese, como pela porcentagem relativamente grande de fotossintetatos translocados para as raízes (TESAR, 1984)

Após a fase inicial de crescimento das plântulas, segue a "fase vegetativa ativa", assim denominada por TANAKA e YAMAGUSHI (1977). Nesta fase, a planta se torna capaz de fixar e utilizar mais energia que seu aumento em tamanho, ocorrendo um aumento ativo do peso das folhas e posteriormente do colmo. Segundo estes mesmos autores, o milho atravessa esta fase aproximadamente entre 40º e 60º dia após o plan-

tio, pois em seguida dá-se a emissão da espiga, o que já caracteriza um crescimento reprodutivo. Haveria então um declínio do crescimento vegetativo.

As duas plantas de milho com dois meses de idade usadas neste experimento estavam com seu desenvolvimento um pouco atrasado, aproximadamente no meio da fase vegetativa ativa, pois a inflorescência masculina já formada ainda estava envolta pelas folhas apicais e a espiga não havia emergido. Os resultados obtidos neste experimento estão de acordo com esta ordem. A Tabela 4 apresenta uma síntese da distribuição geral do C nos órgãos das plantas, relacionada com a proporção em peso que eles representam no conjunto.

Tabela 4 - Distribuição relativa do peso e da concentração total da atividade nos diversos órgãos das duas plantas de milho.

Órgão	P l a n t a			
	1		2	
	Peso (%)		dpm (%)	
Folhas	41,8	37,8	53,3	54,5
Segmentos do colmo	11,1	7,9	21,2	21,6
Raízes	47,1	54,2	25,5	23,9

A Figura 11 representa a distribuição do ^{14}C assimilado durante a marcação pela planta de milho 1 e a Figura 12 pela planta de milho 2. A parte I de cada uma é a representação dos diversos órgãos da planta. A parte II expressa a atividade específica em dpm/mg de material vegetal e a III as proporções relativas que estes valores assumem, ambas relativas às folhas (Tabela 2), segmento do colmo (Tabela 3) e raízes (ítem 4.1.1.3.).

TANAKA e YAMAGUSHI (1977) determinaram também a velocidade fotossintética das folhas de milho em diferentes estágios de desenvolvimento. Verificaram que ela é baixa quando a folha está se expandindo alcançam um máximo quando a expansão se completa, e diminui com a idade. Distribuição semelhante pode ser observada em termos de ^{14}C total assimilado pelas folhas das plantas de milho utilizadas nesta presente pesquisa (Tabela 2).

A comparação das Figuras 11 e 12 mostra a semelhança de comportamento das duas plantas de milho. Em ambas, mais de 50% do elemento traçador foi detectado nas folhas em plena atividade fotossintética, embora estas representassem em média somente 40% do peso total das plantas.

Foi detectada, nos segmentos do colmo, aproximadamente 21% da atividade total das plantas o que manifestou como atividade específica alta, do nível de folhas jovens. Is-

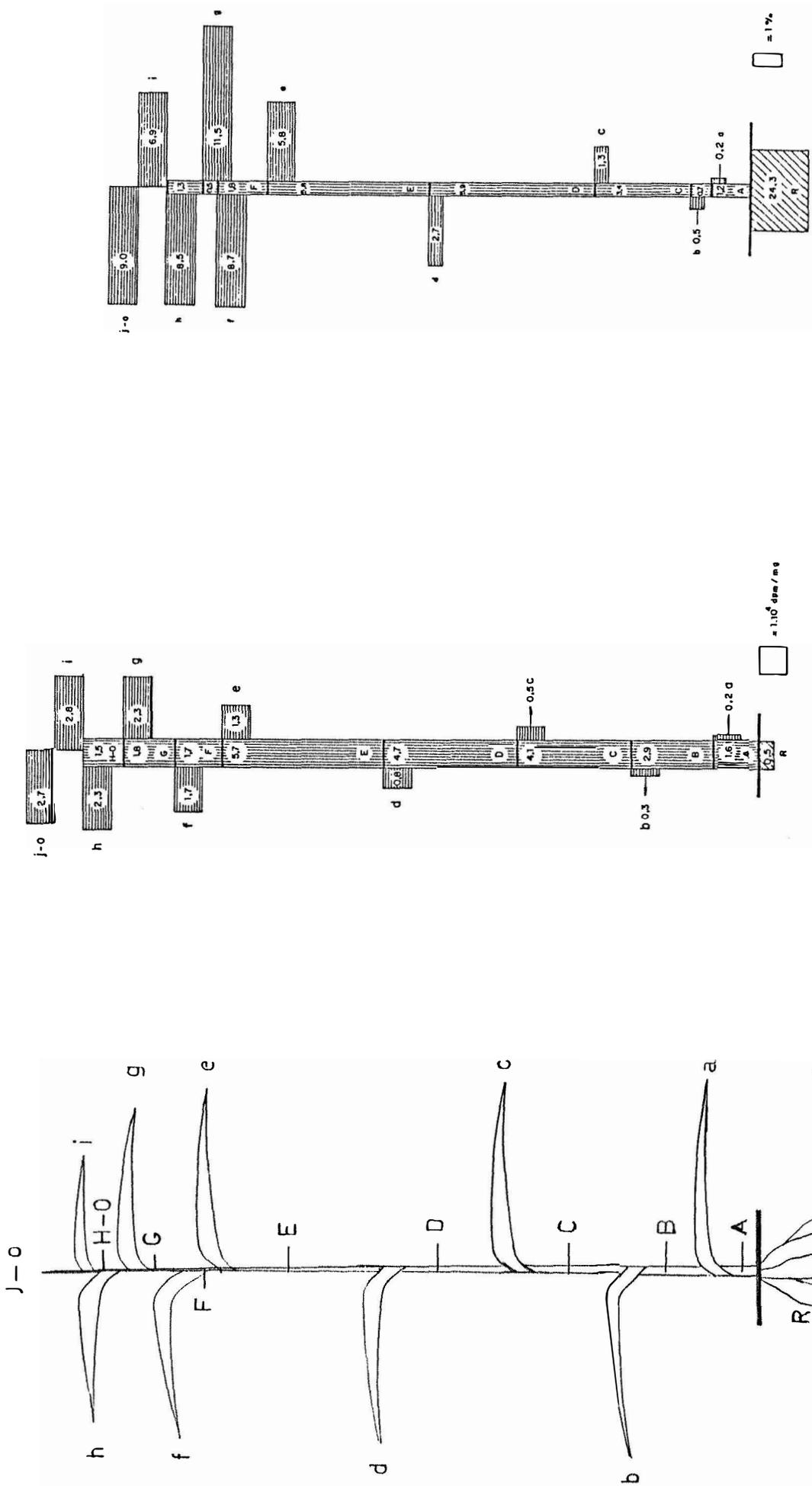


Figura 12 - Distribuição do ¹⁴C na planta de milho 2.

I - dos diversos órgãos da planta.

II - da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal).

III - das proporções relativas do carbono-14 fixado.

to foi devido não só ao seu peso total relativamente pequeno (10%), como principalmente ao aumento natural de carboidratos antes da emissão da espiga, concentrados nos segmentos médios do colmo.

Já no sistema radicular, os 25% do total de fotossintetatos marcados para ele translocados, ficaram diluídos em sua grande massa, resultando numa atividade específica baixa, entre $5-8 \cdot 10^3$ dpm/mg de raiz.

4.1.2. Plantas de cana-de-açúcar

No caso da cana-de-açúcar foram também comparados entre si os dados referentes às plantas de um e dois meses de idade.

4.1.2.1. Distribuição do ^{14}C nas folhas

Constam da Tabela 5 os valores relativos à atividade total (em dpm) encontrados para cada folha das plantas de cana-de-açúcar com um mês de idade, junto a seu respectivo peso (em mg) e a atividade específica.

A tendência que se observa nesta tabela é de um aumento progressivo tanto da atividade total como da específica das folhas da base em direção àquelas da região mediana das plantas. Assim por exemplo, a folha **d** da planta **1** apresenta atividade específica (dpm/mg) oito vezes superior à

Tabela 5 - Distribuição do ^{14}C (em dpm) nas folhas das duas plantas de cana-de-açúcar com um mês de idade.

Folha	P l a n t a s					
	1		2		2	
	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) da folha	dpm/mg	1	2	dpm/mg
a	423	140	178	63	2376	2224
b	963	481	296	207	3253	2325
c	2950	965	395	296	7467	3259
d	7583	3120	383	381	19747	8188
e	6148	7486	340	392	18028	19097
f	1803	5083	182	294	9909	17287
g	224	1220	48	126	4670	9685
h	-	77	-	14	-	5516

(-) Folha ausente.

Tabela 6 - Distribuição do ^{14}C em dpm nas folhas das duas plantas de cana-de-açúcar com dois meses de idade.

Folha	P l a n t a s					
	1		2		2	
	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) da folha	dpm/mg	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) da folha	dpm/mg
a	268	334	90	135	2977	2474
b	268	402	137	163	1955	2467
c	321	543	148	226	2167	2403
d	776	3220	231	495	3358	6506
e	2924	11461	393	570	7441	20107
f	11566	7745	463	384	24982	20170
g	6533	2011	239	150	27333	13405
h	837	-	79	-	10592	-

(-) Folha ausente.

folha a (base).

O declínio geral que ocorre nas proximidades do ápice é proporcionalmente menor para a atividade específica (atividade específica da folha d, quatro vezes superior à h do ápice).

Na Tabela 6 foram consideradas as mesmas variáveis para as plantas de cana-de-açúcar com dois meses de idade.

Notam-se também aqui valores inferiores para as folhas mais velhas, embora elas não se apresentassem amareladas ou secas. Altas concentrações de fotossintetatos marcados foram detectados nas folhas jovens chegando a níveis de atividade específica até dez vezes superiores. O decréscimo no ápice se mostrou aqui menos marcante do que o observado nas plantas com um mês de idade.

4.1.2.2. Distribuição do ^{14}C no caule

Devido ao seu estágio de desenvolvimento não foi possível a divisão do caule em segmentos interfoliare, tendo sido então analisados como um todo. Nas duas plantas com um mês de idade houve pouca variação tanto em dpm total como no peso do caule, de maneira que também a atividade apresentou pequena diferença (Tabela 7).

As plantas com dois meses de idade diferiram

Tabela 7 - Distribuição do ^{14}C (em dpm) no caule, gema e raízes das duas plantas de cana-de-açúcar com um mês de idade.

Órgão	P l a n t a s					
	1	2	1	2		
	dpm total x 10^{-3}		peso (mg) do órgão			
				dpm/mg		
Caule	1724	2107	121	135	14246	15606
Gema	2554	3491	2181	2747	1171	1271
Raízes	8234	7343	1074	955	7667	7689

Tabela 8 - Distribuição do ^{14}C (em dpm) no caule, gema e raízes das duas plantas de cana-de-açúcar com 2 meses de idade.

Órgão	P l a n t a s					
	1	2	1	2		
	dpm total $\times 10^{-3}$		peso (mg) do órgão			
				dpm/mg		
Caule	1105	2211	135	171	8184	12932
Gema	568	1540	1010	1076	562	1431
Raízes	5367	5329	1700	746	3158	7144

no acúmulo do traçador ^{14}C em seus caules, os quais, apesar do peso semelhante, apresentaram uma diferença de 50% em sua atividade específica como se pode verificar na Tabela 8.

4.1.2.3. Distribuição do ^{14}C nas gemas

Nas plantas de um mês, a diferença na concentração total em dpm nas gemas foi compensada pelo seu peso, resultando numa atividade específica semelhante, que consta também da Tabela 7.

Já as plantas de dois meses, apesar do peso equivalente das gemas, apresentaram uma significativa diferença em seu total de dpm, o que se refletiu na atividade específica, como pode ser observado na Tabela 8.

4.1.2.4. Distribuição do ^{14}C nas raízes

Os dados da Tabela 7 mostram que o sistema radicular das duas plantas de cana-de-açúcar com um mês de idade apresentaram um desenvolvimento análogo assim como o total de fotossintetatos para ele translocados e portanto também a atividade específica.

No caso das duas plantas de dois meses de idade a Tabela 8 apresenta a considerável diferença entre os pesos de seus sistemas radiculares apesar de haverem sido cultivados da mesma maneira.

Os dados obtidos na determinação do teor total de Carbono das amostras (29,1% para a planta 1 e 42,3% para a planta 2) levam a crer que houve uma contaminação com material mineral do solo na amostra de raízes da planta 1. No entanto, quando se considera o número de desintegração em relação ao peso em Carbono da amostra de raiz, verifica-se que a diferença entre as plantas diminui, porém não se equipara.

4.1.2.5. Distribuição geral do ^{14}C assimilado na cana-de-açúcar

A cana-de-açúcar (C_4) tem uma fase inicial de crescimento mais lento que o milho (C_4) por ser uma gramínea perene. A duração desta fase chega aos 200 dias após o plantio segundo MACHADO *et alii* (1982). A comparação das Tabelas 9 e 10 que representam a distribuição geral dos fotossintetatos nas plantas de um e dois meses de idade, não evidencia diferenças significativas, porém revela a tendência do desenvolvimento neste período.

Foram elaboradas também para as plantas de cana-de-açúcar, as figuras ilustrativas 13, 14, 15 e 16, representando além das sub-divisões, as atividades específicas em dpm/mg e o seu valor em porcentagem do total.

A dimensão do aparelho fotossintetizador se estabelece nos estágios iniciais do desenvolvimento da cultura,

Tabela 9 - Distribuição geral relativa do peso e da concentração de ^{14}C nos diversos órgãos das duas plantas de cana-de-açúcar com um mês de idade.

Ó r g ã o	P l a n t a s			
	1		2	
	peso (%)		dpm (%)	
Folhas	35,1	31,6	61,7	59,0
Colmo	2,3	2,4	5,3	6,7
Gema	41,9	49,0	7,8	11,0
Raízes	20,7	17,0	25,2	23,3

Tabela 10 - Distribuição geral relativa do peso e da concentração de ^{14}C nos diversos órgãos das duas plantas de cana-de-açúcar com dois meses de idade.

Ó r g ã o	P l a n t a s			
	1		2	
	peso (%)		dpm (%)	
Folhas	38,5	51,6	76,9	73,9
Colmo	2,9	4,2	3,6	6,4
Gema	21,8	26,1	1,9	4,4
Raízes	36,8	18,1	17,6	15,3

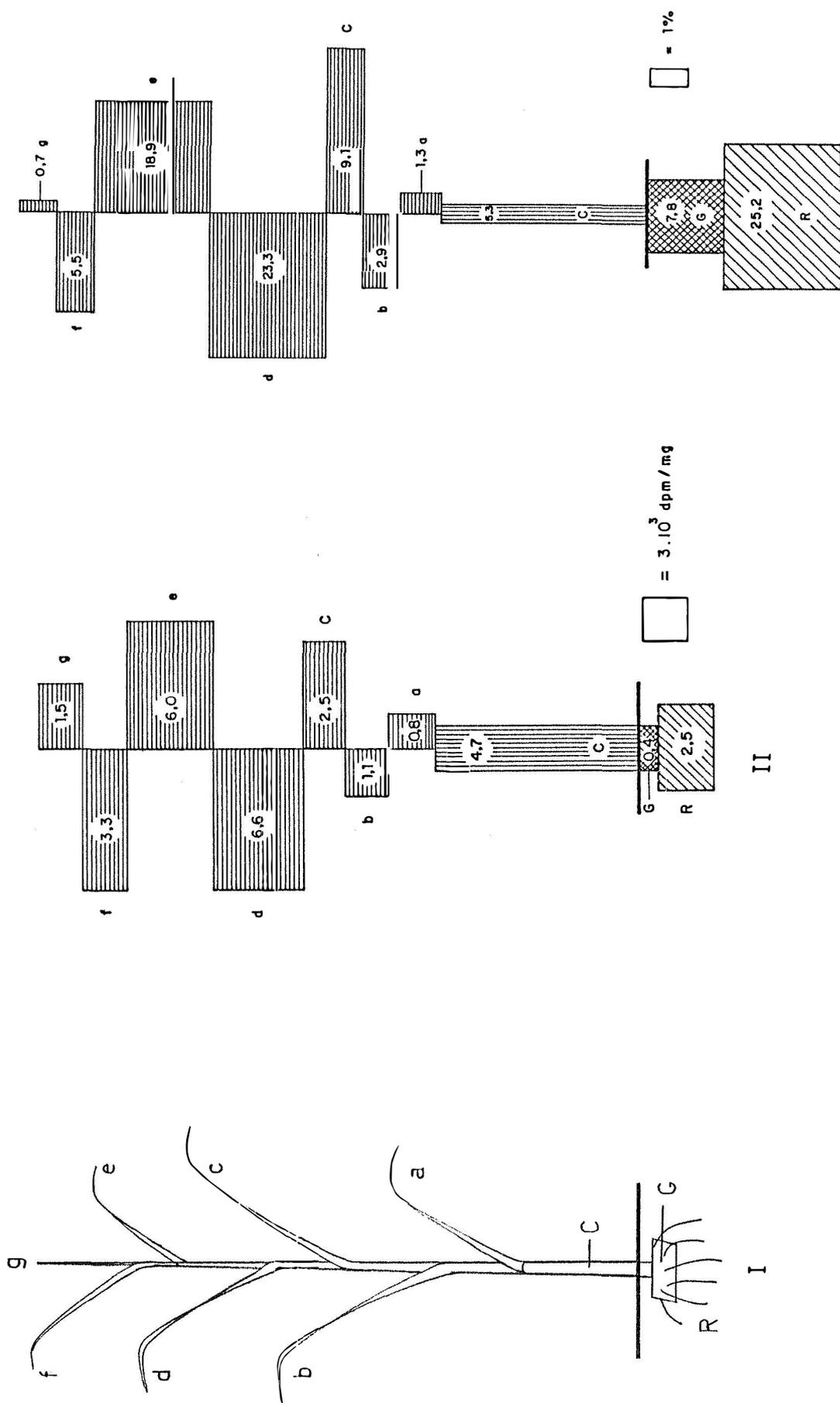


Figura 13 - Distribuição do ^{14}C na planta de cana-de-açúcar 1 de 1 mês de idade. I- dos diversos órgãos da planta; II- da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal); III- das porções relativas do carbono-14 fixado.

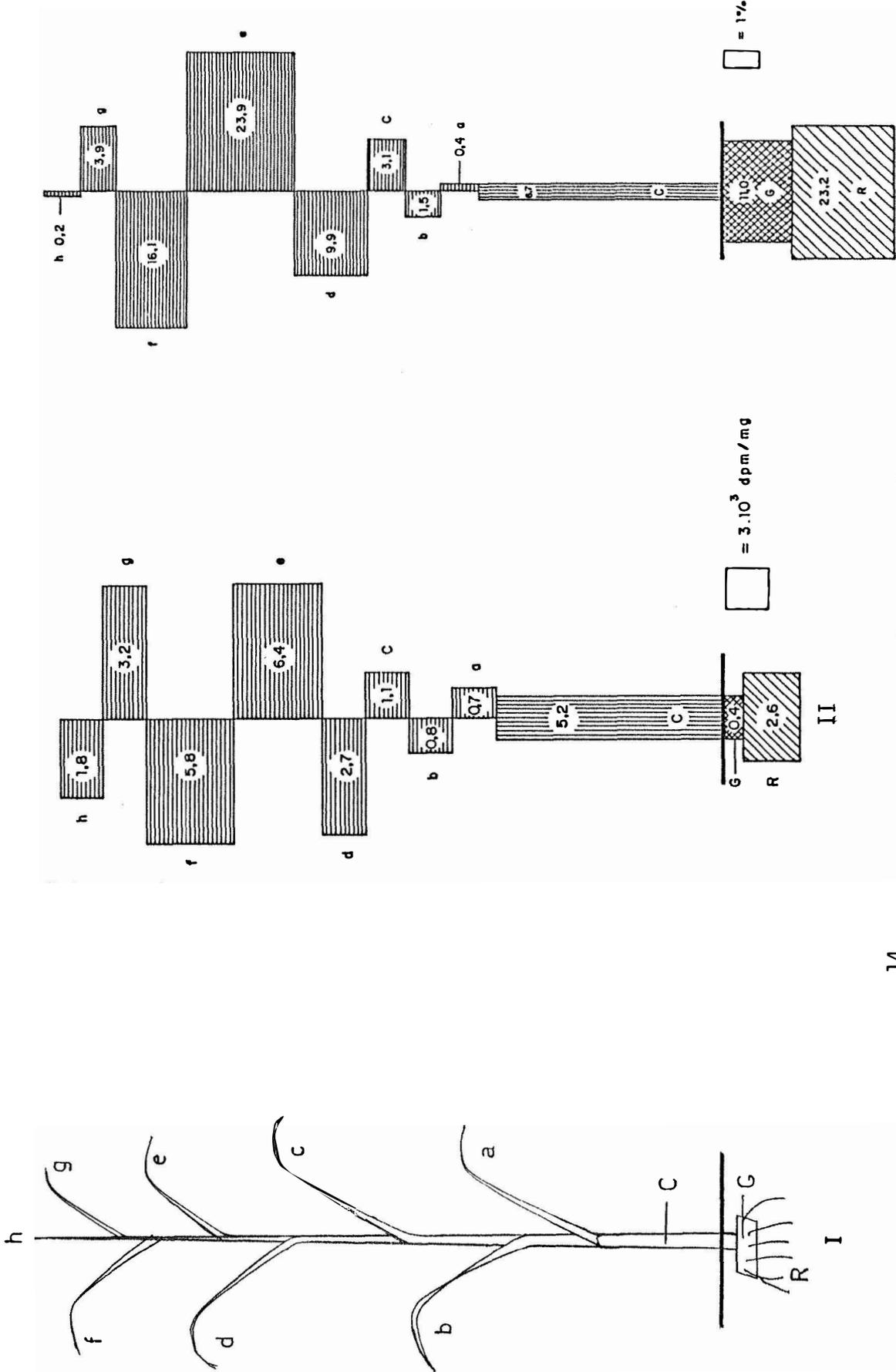


Figura 14 - Distribuição do ^{14}C na planta de cana-de-açúcar 2 de 1 mês de idade. I- dos diversos órgãos da planta; II- da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal); III- das proporções relativas do carbono-14 fixado.

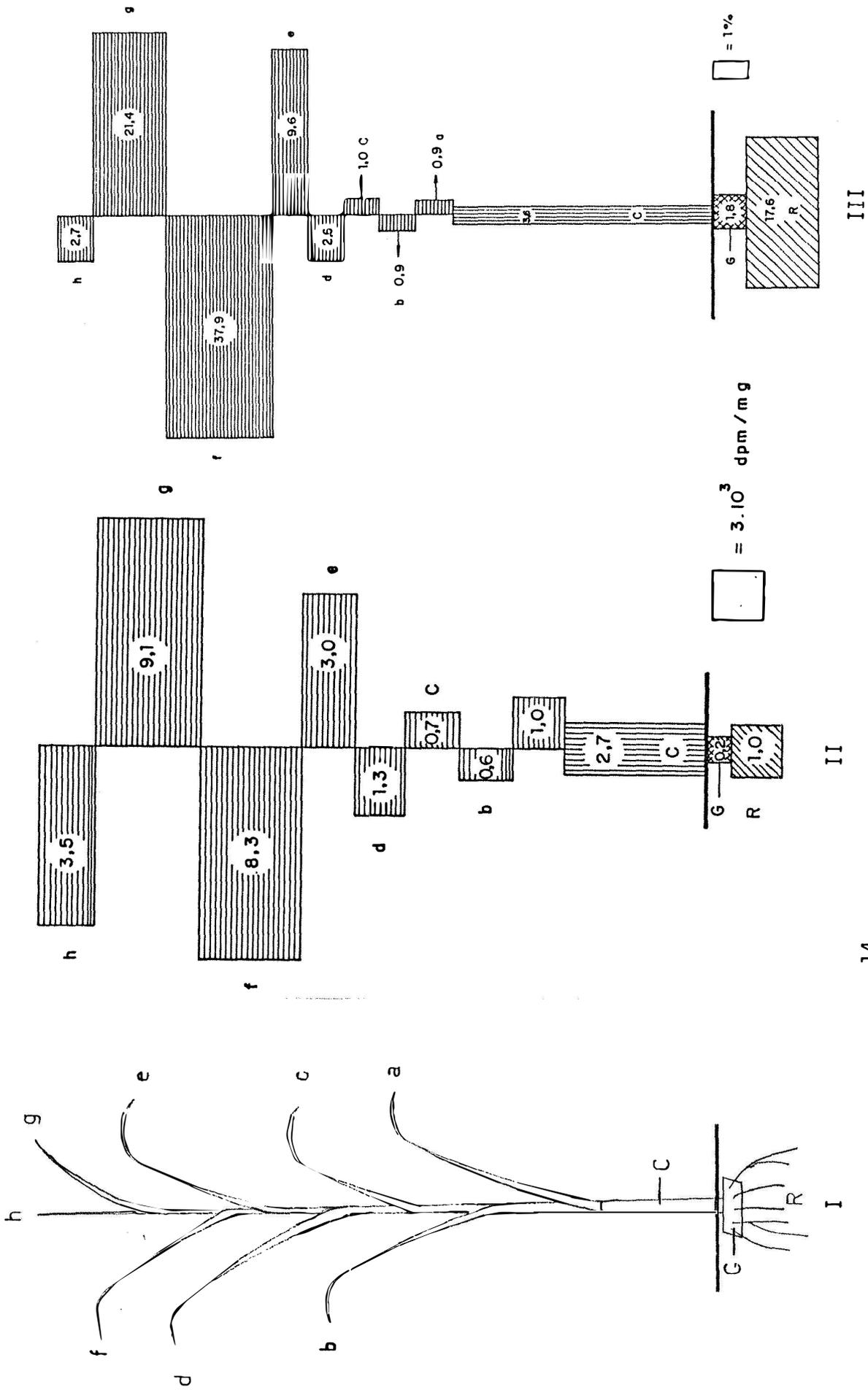


Figura 15 - Distribuição do ^{14}C na planta de cana-de-açúcar 1 de 2 meses de idade. I- dos diversos órgãos da planta; II- da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal); III- das proporções relativas do carbono-14 fixado.

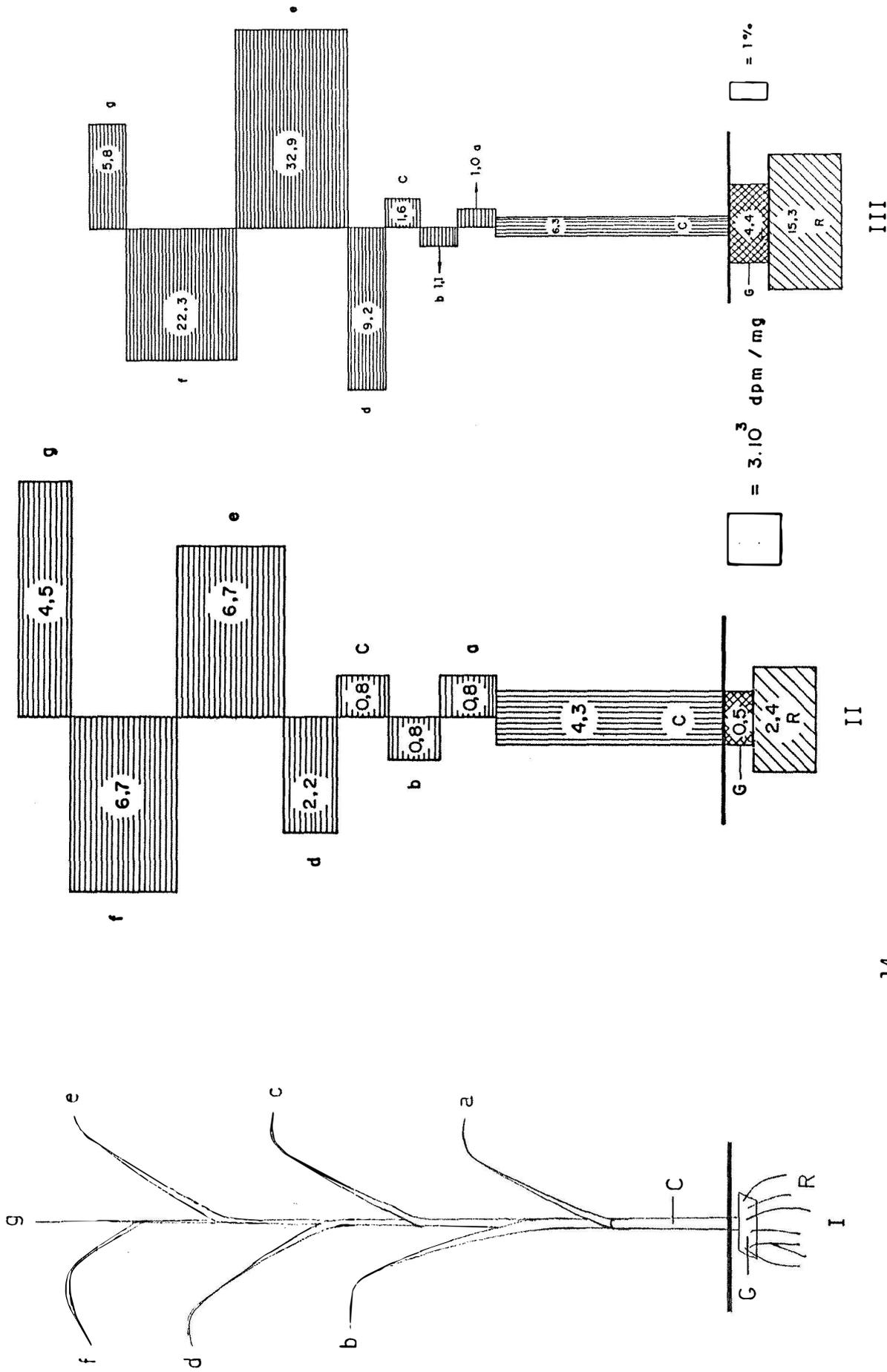


Figura 16 - Distribuição do ^{14}C na planta de cana-de-açúcar 2 de 2 meses de idade. I- dos diversos órgãos da planta; II- da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal); III- das proporções relativas do carbono-14 fixado.

visando maior captação da energia solar disponível. Inicialmente o broto depende das reservas nutritivas e de água da gema da cana-mãe, porém após cerca de três semanas em condições favoráveis começa a desenvolver seu próprio sistema radicular (BULL e GLASZIOU, 1979).

As gemas representam uma fonte de nutrientes para a fase inicial de desenvolvimento das plantas, não constituindo um tecido em formação. A concentração de até 10% do total da planta nelas encontrado provavelmente se deve à localização de passagem entre colmo e raízes, onde o trânsito de metabólitos é intenso.

Com 30 dias, o sistema radicular propriamente dito concentrou 25% do total dos metabólitos fixados nas plantas, notando-se um declínio aos 60 dias após o plantio. A diferença de peso no sistema radicular entre as duas plantas com dois meses (mais de duas vezes maior na planta 1) pode ter alterado a distribuição relativa do peso dos outros órgãos dentro do conjunto (Tabela 10).

As folhas incorporaram em torno de 60% das substâncias metabolizadas a partir do $^{14}\text{CO}_2$, com tendência a aumentar a concentração nas folhas jovens bem desenvolvidas. Aos dois meses (ver Figuras 15 e 16) as folhas retiveram em torno de 3/4 do total da planta, acumulados em sua grande maioria (em torno de 90%) nas folhas da metade supe-

rior (e, f, g e h). HART e BURR (1967), demonstraram gradientes fotossintéticos dentro de uma folha e entre as folhas de uma mesma planta; folhas muito jovens e folhas velhas tem uma taxa fotossintética mais baixa que as folhas jovens completamente expandidas. O mesmo pode ser concluído observando-se as Tabelas 5 e 6.

MACHADO *et alii* (1982) verificaram que na cana-de-açúcar o número de folhas por colmo representa o balanço entre a taxa de emissão e a senescência de folhas. Ele permanece positivo durante 300 dias após o plantio. Em geral o índice máximo de área foliar é alcançado em seis meses após o plantio e depois diminui lentamente sob influência tanto da variedade como das condições de crescimento (BULL e GLASZIOUS, 1975).

Na fase entre 30 e 60 dias após o plantio da cana-de-açúcar, os colmos representaram uma porcentagem pequena dentro do conjunto, tanto em peso como em dpm%. Considerando-se somente a parte aérea do vegetal verifica-se que neste experimento mais de 90% da matéria seca se concentrou nas folhas, permanecendo esta relação superior a 70% até 100 dias após o plantio (MACHADO *et alii*, 1983; MACHADO *et alii*, 1982). O ligeiro aumento de peso dos colmos é devido somente a material estrutural até cerca de 280 dias após o plantio. A partir deste período se dá o acúmulo de sacarose, sugerindo que se trata de processos antagônicos (ALEXANDER, 1973).

4.1.3. Plantas de feijão

Como já se comentou no ítem 3.1.2. as plantas de feijão apresentavam sintomas do que se considerou uma infecção por patógenos sem que no entanto houvesse sido feito um reconhecimento positivo. A mudança das condições ambientais da casa de vegetação para a camara de biossíntese agravou os sintomas principalmente da planta 1 no período de pós-marcação.

Os níveis bastante diversos de concentração do traçador ^{14}C encontrados nos dois feijoeiros apesar de seu porte semelhante mostraram que a capacidade de assimilação do primeiro já se achava comprometida. Considerou-se então que deveria se tratar de uma moléstia do grupo 5 de sistema de classificação de doenças proposto por Mc New, citado por GALLI (1978). Este grupo se refere a doenças que interferem no processo da fotossíntese em virtude da destruição dos tecidos vegetais responsáveis por tal processo. As doenças deste grupo caracterizam-se por ocorrerem principalmente sobre as folhas (não se notou qualquer sintoma nos caules e vagens dos feijoeiros) incluindo entre os agentes causais as bactérias e fungos que causam manchas de folhas e crestamentos, míldios, oídeos e ferrugens.

Resta saber se os resultados apresentados pela planta 2 são normais ou se ela também já metabolizou aquém de sua real capacidade. Esta questão no entanto não poderá ser

esclarecida neste trabalho, requerendo novas investigações. Os resultados obtidos permitiram concluir somente sobre a tendência geral da distribuição de fotossintetatos assimilados.

4.1.3.1. Distribuição do ^{14}C nas folhas

Aos dois meses de idade, as plantas de feijão já haviam ultrapassado a fase de formação de novas folhas, porém os dados da Tabela 11 mostram que as mais jovens ainda retiveram mais fotossintetatos em seus próprios tecidos.

4.1.3.2. Distribuição do ^{14}C nos segmentos do caule

Os segmentos interfoliáres dos caules das plantas de feijão apresentaram uma variação na concentração de ^{14}C que de uma maneira geral seguiu a das folhas como pode ser observado na comparação da Tabela 12 com a Tabela 11.

4.1.3.3. Distribuição do ^{14}C nas vagens

A Tabela 13 mostra valores bastante elevados tanto da atividade total (dpm total) como específica (dpm/mg) nas vagens das plantas de feijão. Aqui no entanto não se verifica a correspondência entre atividade na folha e atividade na vagem sendo que a maior concentração ocorre em região mais basal (g - h).

Tabela 11 - Distribuição do ^{14}C em dpm nas folhas das duas plantas de feijão.

Folha	P l a n t a s					
	2		1		2	
	dpm total $\times 10^{-3}$	1	2	peso (mg) da folha	1	2
e*	-	2262	-	483	-	4683
f	-	3006	-	322	-	9334
g	1390	3039	309	275	4497	11092
h	1726	6957	315	544	5479	12789
i	2529	6054	405	367	6245	16495
j	2271	1477	285	64	7968	23080

*Folhas anteriores perdidas antes do início do experimento.

(-) Folha ausente.

Tabela 12 - Distribuição do ^{14}C em dpm nos segmentos do caule das duas plantas de feijão.

Segmento	P l a n t a s					
	1		2		1	
	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) do segmento	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) do segmento	dpm/mg	dpm/mg
a-e	-	1800	-	295	-	6103
f	-	772	-	111	-	6952
a-g	486	-	382	-	1271	-
g	-	1802	-	174	-	10357
h	239	4058	112	285	2135	14239
i	458	4534	176	249	2604	18210
j	331	1356	152	145	2117	9350
l-m	191	-	174	-	1095	-

(-) Segmento ausente.

Tabela 13 - Distribuição do ^{14}C em dpm nas vagens das duas plantas de feijão.

Vagens	P l a n t a s					
	1		2		2	
	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) das vagens	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) das vagens	dpm/mg	dpm/mg
e*	-	5881	-	329	-	17875
f	-	-	-	-	-	-
g	3333	19244	224	661	14880	29114
h	870	15176	448	543	19427	27948
i	432	3246	303	192	14270	16905
j	2763	-	229	-	12064	-

*denominação correspondente à folha.

(-) Vagens ausente.

Tabela 14 - Distribuição do ^{14}C em dpm nas sementes das duas plantas de feijão.

Semen- tes	P l a n t a s					
	1		2		2	
	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) das sementes	dpm total x 10^{-3}	peso (mg) das sementes	dpm/mg	dpm/mg
e*	-	3526	-	99	-	35792
f	-	-	-	-	-	-
g	3827	2525	146	203	26210	12440
h	3782	1171	128	115	29545	10182
i	837	-	170	-	4926	-
j	319	-	75	-	4184	-

*denominação correspondente à folha.

(-) Sementes ausentes.

4.1.3.4. Distribuição do ^{14}C nas sementes

As atividades específicas mais elevadas do feijão são encontradas nas sementes, sem que haja necessariamente correlação com a atividade encontrada na respectiva vagem, como mostra a Tabela 14 em comparação com a Tabela 13.

4.1.3.5. Distribuição do ^{14}C nas raízes

O sistema radicular da planta 1 fixou um total de ^{14}C correspondente a 2.10^6 dpm, distribuídos em 1.049 mg de tecidos, o que equivale a 2.226 dpm/mg. Na planta 2, mais sadia, as raízes pesaram 1.516 mg e apresentaram um total de 9.10^6 dpm, ou seja, 5.981 dpm/mg.

4.1.3.6. Distribuição geral do ^{14}C no feijão

Segundo as análises de crescimento do feijoeiro feitas por BRANDES (1971) e BRANDES *et alii* (1972), verifica-se inicialmente uma taxa assimilatória líquida alta, na fase de crescimento ativo. A altura máxima das plantas é alcançada entre 40 e 50 dias após a emergência, sendo o número total de folhas fundamental para o rendimento biológico e econômico da cultura.

Folhas e raízes são as partes que param de crescer em primeiro lugar em favor dos caules, por um curto período. Em seguida o crescimento se concentra nas vagens,

que passam a receber os fotossintetatos de modo preferencial e estimulam a taxa assimilatória líquida.

As duas plantas de feijão usadas neste experimento, aos 60 dias de idade encontravam-se na fase de enchimento dos grãos.

A Tabela 15 demonstra que nas duas plantas de feijão, o peso relativo de seus diversos órgãos mantiveram proporções semelhantes. A distribuição dos fotossintetatos acumulados (dpm total das tabelas 11, 12, 13 e 14) no entanto diferiu tanto quantitativamente como em sua localização.

Tabela 15 - Distribuição relativa do peso e da concentração total de ^{14}C nos diversos órgãos das duas plantas de feijão.

Ó r g ã o	P l a n t a s			
	1	2	1	2
	Peso (%)		dpm (%)	
Folhas	25,8	29,5	19,9	23,5
Segmentos do caule	19,6	18,1	4,2	14,8
Vagens	23,8	24,7	48,0	44,9
Sementes	10,2	6,0	22,0	7,5
Raízes	20,6	21,7	5,9	9,3

As Figuras 17 e 18 permitem a visualização destes resultados pois correlacionam às divisões feitas nas plantas, sua atividade específica em dpm/mg e a proporção relativa (% dpm) dentro do total.

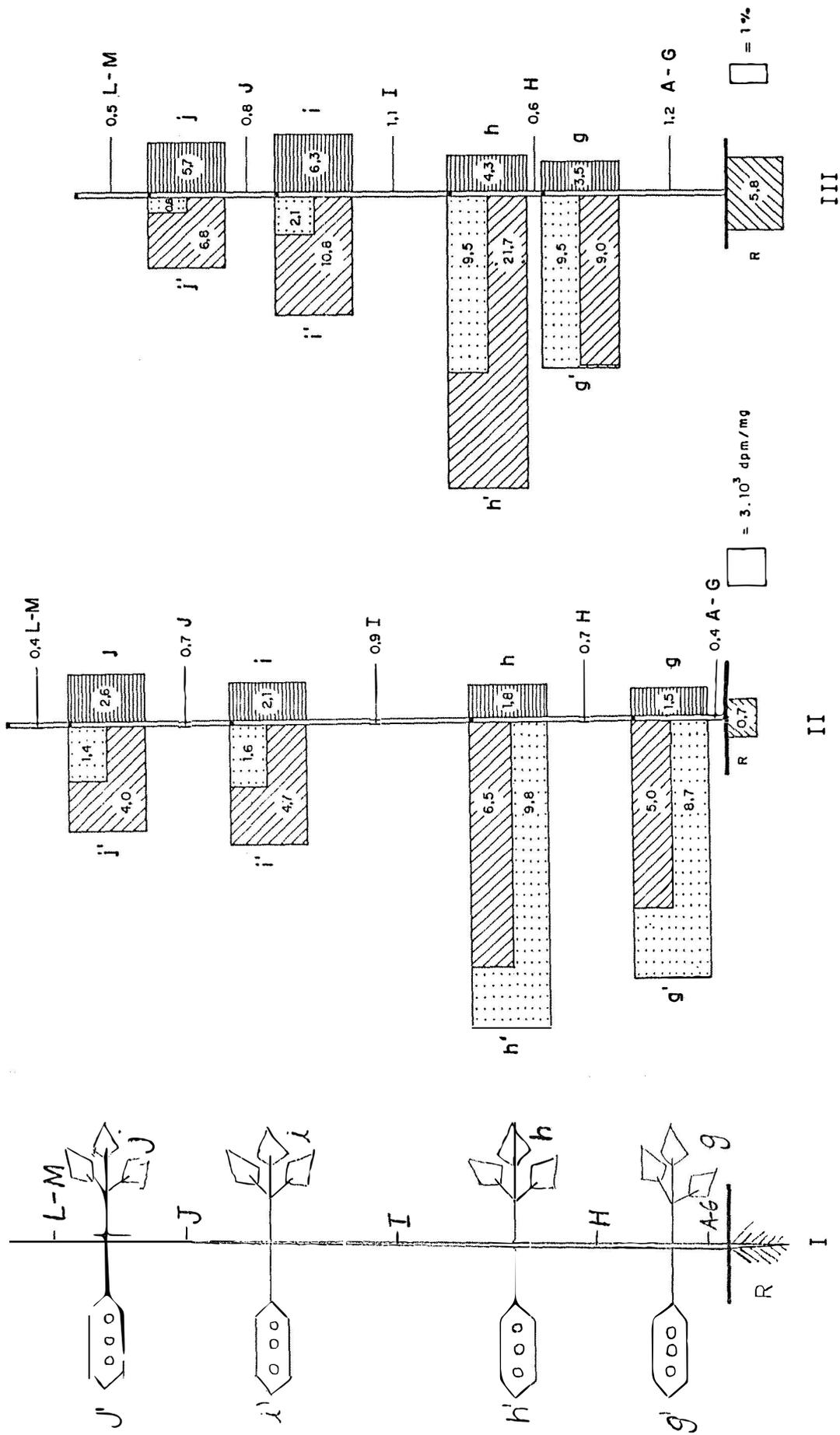


Figura 17 - Distribuição do ^{14}C na planta de feijão 1. I- dos diversos órgãos da planta; II- da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal); III- das proporções relativas do carbono-14 fixado.

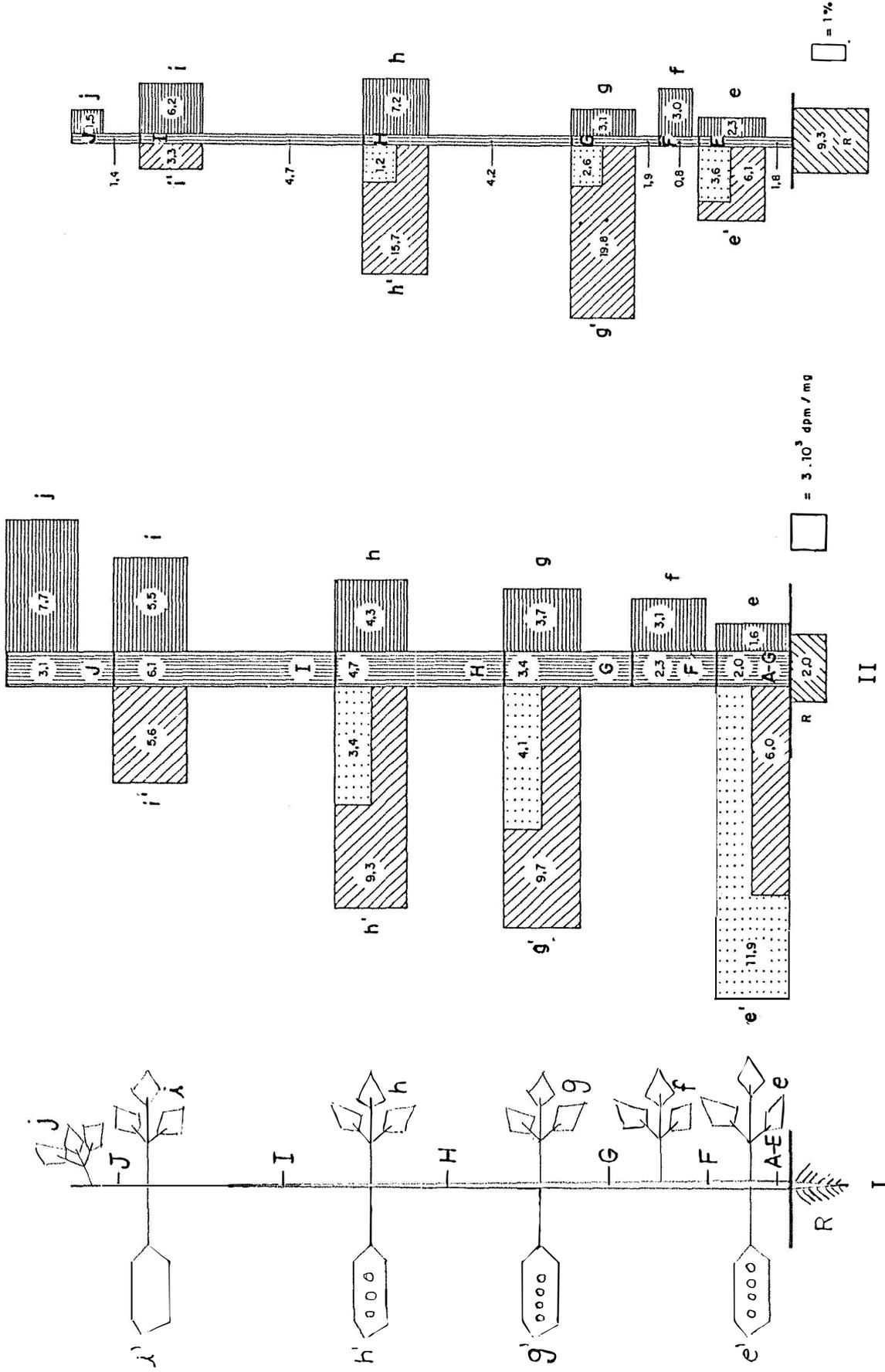


Figura 18 - Distribuição do ¹⁴C na planta de feijão 2. I- dos diversos órgãos da planta. II- da concentração absoluta de carbono-14 (expresso em ppm/mg de material vegetal); III- das proporções relativas do carbono-14 fixado.

Nas folhas, a diferença se manifestou como uma atividade específica em torno de 100% superior na planta 2 embora o peso médio das folhas fosse semelhante.

Já nos segmentos do caule, a concentração de fotossintetatos assumiu proporções 5 a 6 mais elevadas na planta 2, o que acarretou uma diferença superior a 10% na distribuição geral (Tabela 15).

Nas vagens e sementes, a atividade específica se distribuiu numa relação inversamente proporcional. Nos frutos mais antigos da base do vegetal, os fotossintetatos se encontram nas sementes, principalmente na planta 1 onde alterou até a distribuição relativa (dpm %). Os frutos mais jovens, localizados mais próximos do ápice, por sua vez acumulam o material recentemente metabolizado mais efetivamente nas vagens.

No sistema radicular do feijoeiro, nesta fase de seu ciclo vital é fixada uma fração relativamente reduzida dos metabólitos.

4.2. Carbono da planta liberado no solo: formas e destinos

Parte do carbono assimilado fotossinteticamente pelas folhas das plantas é translocado para as raízes, podendo ser transferido para o solo por duas vias principais: a respiração das raízes e a rizodeposição. Estes dois meca-

nismos serão analisados a seguir.

Como já foi mencionado no ítem 1.4.5., a respiração edáfica (raízes + microrganismos) foi medida durante a semana seguinte à marcação. No final deste período analisou-se o carbono radioativo do solo, cuja presença é devida aos processos de rizodeposição.

4.2.1. Plantas de milho

4.2.1.1. Carbono liberado pela respiração edáfica

O sistema de coleta do gás carbônico desprendido do solo apresentado na Figura 6, permite quantificar o carbono total desprendido pelo sistema radicular e biomassa microbiana. Possibilita ainda determinar a parcela de ^{14}C incorporado durante a marcação liberado por esta via.

A Tabela 16 mostra os resultados obtidos em cada período analisado.

Os dados da Tabela 16 estão representados graficamente na Figura 19.

A parte superior (a) da Figura 19 representa as variações da respiração edáfica total. Nota-se que as oscilações entre aproximadamente 3 e 9 mg CO_2/h não se correlacionam com o período fotossintético. Experimentos futuros poderão tentar a correlação com a umidade do solo à qual não foi

Tabela 16 - Evolução do CO_2 total em $\text{mg CO}_2/\text{h}$ e do $^{14}\text{CO}_2$ em $\text{dpm} \times 10^3$ da respiração edáfica dos vasos com milho.

Período analisado (horas)	P l a n t a s			
	1 $\text{dpm} \times 10^{-3}$	1 $\text{mg CO}_2/\text{h}$	2 $\text{dpm} \times 10^{-3}$	2 $\text{mg CO}_2/\text{h}$
0 - 6	1477	5,12	2186	5,87
6 - 12	7498	6,92	9583	6,99
12 - 24	27956	6,75	32767	8,92
24 - 36	22533	5,31	20560	7,16
36 - 48	11094	5,16	10810	6,69
48 - 60	10770	6,78	6776	5,25
60 - 72	6356	7,27	3746	5,68
72 - 84	4710	6,88	3111	5,46
84 - 96	3233	6,35	2540	5,33
96 - 108	3095	7,44	2114	6,80
108 - 120	1713	4,17	1087	4,71
120 - 132	1785	5,81	1266	8,13
132 - 144	738	3,10	726	3,89
144 - 156	1232	3,78	1367	5,16
156 - 168	1232	3,78	1369	5,64
TOTAL	105423		100010	

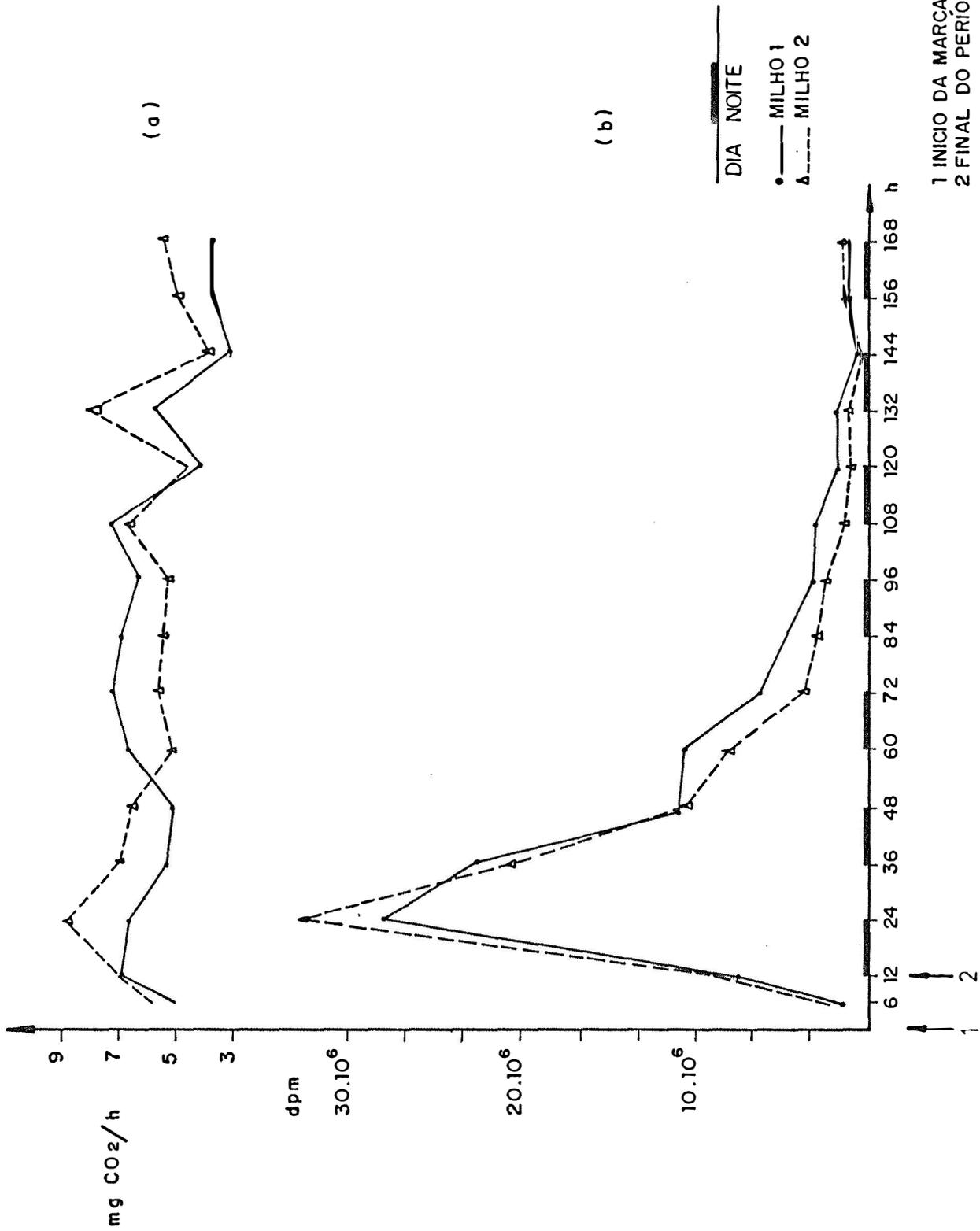


Figura 19 - Representação gráfrica da respiração edáfica dos vasos com as plantas de milho 1 e 2 em termos de C total (mg CO₂/h) (a) e ¹⁴C (dpm/período) (b).

atribuída aqui a devida atenção. WAREMBOURG e PAUL (1977) relataram que a umidificação do solo aumenta a resistência à difusão do CO_2 diminuindo seu fluxo na superfície do solo. No caso de umidade inferior a 27% (v/v) (15 atm de tensão, 1.520 kPa) praticamente toda evolução de carbono marcado ocorre durante a primeira semana que segue a marcação, enquanto que comunidades maiores a evolução de $^{14}\text{CO}_2$ ocorre por um período mais longo. De um modo geral as duas plantas de milho apresentaram comportamento de respiração radicular semelhantes. A média de 6,11 mg CO_2/h da planta 2 ligeiramente superior aos 5,77 mg CO_2/h da planta 1 pode ser atribuída ao maior peso do seu sistema radicular.

A parte inferior (b) da Figura 19 mostra que a maior parte (em torno de 80% do total) dos fotossintetatos marcados respirados pelas raízes são liberados dentro de 72 horas após o início da marcação. O pico máximo de cerca de $30 \cdot 10^6$ dpm é alcançado no período entre 12 e 24 horas, ou seja, logo após o final da marcação. Observa-se então um declínio progressivo com um indício de novo pico após 60 horas. Este fenômeno parece estar associado a uma intensificação da respiração microbiana que começa a degradar os rizodepositatos marcados, segundo WAREMBOURG (1977); WAREMBOURG e BILLES (1979). Após 120 horas, é alcançado um equilíbrio que permanece até o final do período observado.

A liberação total de ^{14}C pela respiração edáfi

fica de cada vaso pode ser correlacionada com o peso do sistema radicular da planta, pois mesmo a fração correspondente à atividade microbiana, sendo radioativa, é derivada da decomposição de material marcado translocado para as raízes e liberado ao solo. Obtém-se desta maneira, dividindo-se o total por $105.423.10^3$ dpm do vaso de milho 1 pelos 11,1 g de seu sistema radicular, uma atividade geral de 9.498 dpm/mg. No vaso de milho 2, o total de $100.010.10^3$ dpm foi relacionado a 17,1 g de raízes, o que corresponde a 5.849 dpm/mg.

4.2.1.2. Carbono do solo proveniente da rizodeposição

Por serem fontes energéticas prontamente assimiláveis pela população microbiana, os metabólitos liberados pelas raízes das plantas, têm pouco tempo de permanência no solo, na sua forma original e pouca possibilidade de se difundirem para longe do sistema radicular das plantas. No entanto parte dos exudatos solúveis escapa de uma biodegradação rápida e juntamente com restos vegetais e produtos microbianos, são transformados e se integram à matéria orgânica do solo (MENCH, 1985).

A metodologia adotada (ítem 3.2.3.2.) permitiu quantificar os produtos solúveis e aqueles ligados à fração mineral no solo rizosférico e no solo não rizosférico. Lembremos aqui que os resultados obtidos representam o ^{14}C remanes

cente de transformação bioquímica.

a) No solo rizosférico

Como já foi explicado no ítem 3.2.3.2., considerou-se como solo rizosférico aquele aderente às raízes, portanto em íntimo contato com estas e que pode ser separado por lavagem com água.

As rizodeposições solúveis, ou seja, aquelas detectadas na forma de ^{14}C na água de lavagem do solo rizosférico somaram um total de $2.242.10^3$ dpm no solo do milho 1 e 403.10^3 dpm no solo do milho 2.

Ligado à fração mineral do solo rizosférico (107,4 g) do vaso de milho 1 foi encontrado um total de 125.10^3 dpm, o que representa uma atividade específica de 22.10^3 dpm/g de solo. No vaso de milho 2, o total de 98,6 g de solo rizosférico lavado, contaram 111.10^3 dpm, ou seja, um total de 5.220 dpm/g de solo.

b) No solo não rizosférico

O solo não rizosférico, ou seja, o total do solo do vaso menos aquele aderente às raízes da planta, apresentou no milho 1 um total de 94.10^3 dpm referentes à rizodeposições solúveis, e no milho 2, 52.077 dpm. As rizodeposições ligadas à fração mineral do solo somaram $1.002.10^3$ dpm, o que

representa uma atividade específica de 224 dpm/g de solo no milho 1 e $1.166.10^3$ dpm correspondendo a 249 dpm/g no milho 2.

Somando-se os resultados analíticos obtido nos diferentes compartimentos, obtém-se uma atividade total de $3.464.10^3$ dpm no vaso com a planta 1 e $1.733.10^3$ dpm no vaso com a planta 2.

Os resultados obtidos sugerem que num próximo experimento as análises do solo poderiam se estender ao fracionamento de sua matéria orgânica desde que a marcação fosse um pouco mais intensa. O trabalho de LESPINAT *et alii* (1975) mostra uma repartição dos exsudatos racinares de milho marcado com ^{14}C de 30% na fração solúvel, 23% na fração alcalina e 47% na húmica, vinte e um dias após sua incorporação ao solo. GUCKERT *et alii* (1975) também reportou a estabilização de polissacarídeos pela ligação com argila.

4.2.1.3. Reciclagem do carbono rizodepositado

Estimou-se a biomassa microbiana nos dois solos com milho uma semana após o experimento de marcação segundo o método de JENKINSON e POWLSON (1976). O princípio do método já foi explicado no item 2.5. dos Materiais e Métodos.

Como resultado obteve-se para a planta de milho 1 uma média da evolução de CO_2 de 54,6 $\mu\text{gC/g}$ solo das amostras fumigadas e 24,9 $\mu\text{g C}^2/\text{g}$ solo das amostras não fumi-

gadas. Pela equação:

$$C_B = \frac{C_{\text{amostra tratada}} - C_{\text{testemunha}}}{K_c}$$

$$C_B = \frac{54,6 - 24,9}{0,45}$$

$$C_B = 66,0 \text{ } \mu\text{g C/g solo}$$

No vaso de milho 2 foram encontrados respectivamente 59,4 $\mu\text{g C/g solo}$ e 23,6 $\mu\text{g C/g solo}$ para as amostras fumigadas e não fumigadas, o que resultou em 79,4 $\mu\text{g C/g solo}$ na forma de biomassa microbiana.

As análises de ^{14}C indicam um nível bastante reduzido de biomassa microbiana marcada. Deve-se considerar aqui, que a quantificação do material marcado presente no solo (itens a e b de 4.2.1.2.) inclui também a fração microbiológica.

4.2.2. Plantas de cana-de-açúcar

4.2.2.1. Carbono liberado pela respiração edáfica

Quantifica-se o CO_2 total e o $^{14}\text{CO}_2$ evoluído do solo dos vasos com plantas de cana-de-açúcar com dois meses de idade pelo mesmo método aplicado aos vasos com milho.

Os valores obtidos constam da Tabela 17.

Tabela 17 - Evolução do CO_2 total em $\text{mg CO}_2/\text{h}$ e do $^{14}\text{CO}_2$ em $\text{dpm}\cdot 10^3$ da respiração edáfica dos vasos com cana-de-açúcar.

Período analisado (horas)	P l a n t a s			
	$\text{dpm}\cdot 10^{-3}$ ¹	$\text{mg CO}_2/\text{h}$	$\text{dpm}\cdot 10^{-3}$ ²	$\text{mg CO}_2/\text{g}$
0 - 6	924	2,24	784	2,47
6 - 12	2.272	2,39	2.169	2,73
12 - 24	3.319	2,11	6.045	2,22
24 - 36	1.573	1,44	3.216	2,30
36 - 48	2.252	2,02	1.628	1,59
48 - 60	1.454	2,04	1.161	1,76
60 - 72	1.313	2,17	1.219	1,96
72 - 84	1.021	2,67	752	2,15
84 - 96	1.539	4,02	735	2,67
96 - 108	912	3,42	922	3,38
108 - 120	747	2,82	1.390	5,21
120 - 132	269	1,33	1.088	4,45
132 - 144	1.220	5,57	1.072	6,00
144 - 156	960	4,04	475	3,12
156 - 168	354	2,45	370	2,56
TOTAL	20.128		23,026	

Na Figura 20 pode-se observar os mesmos valores em representação gráfica.

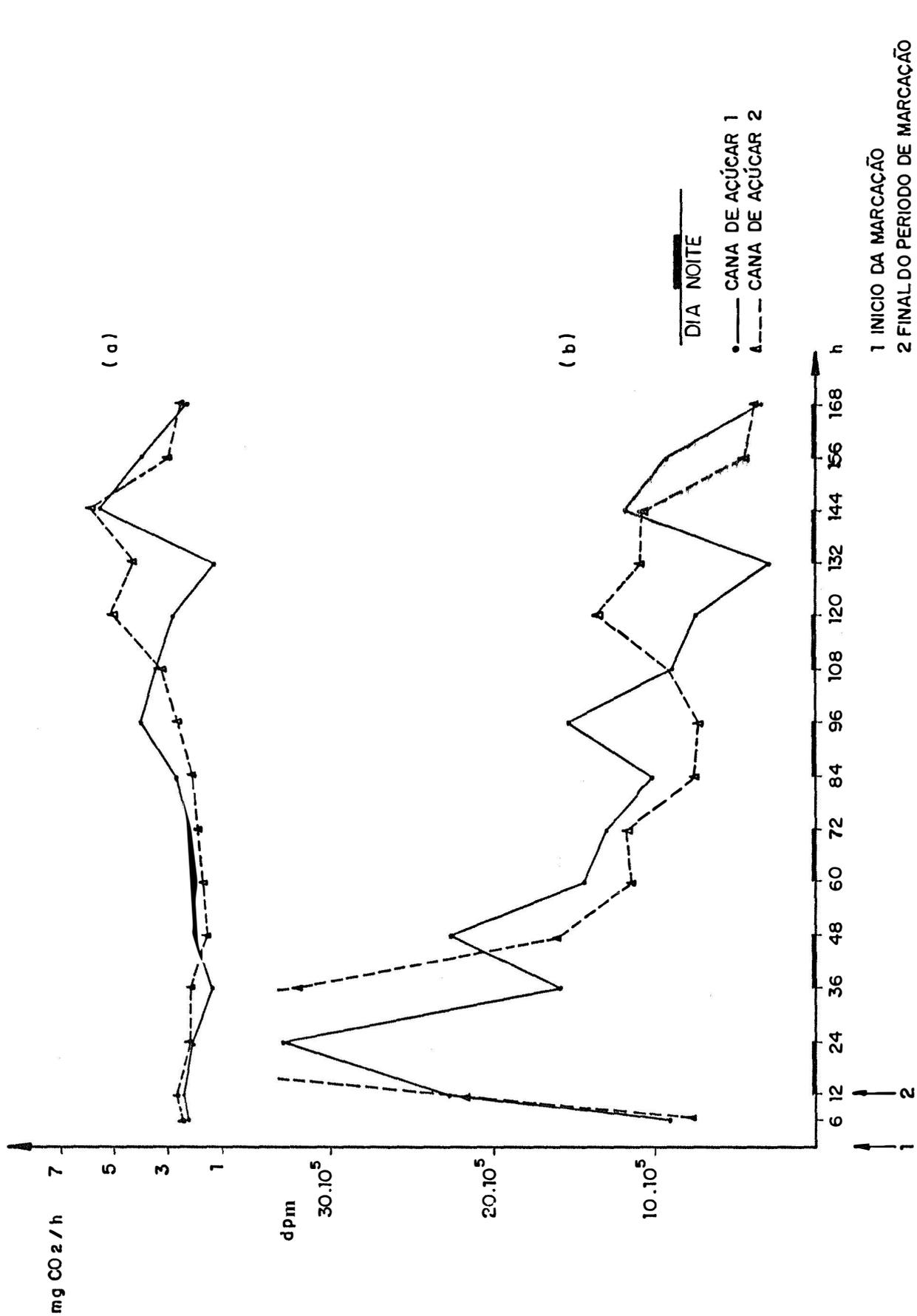


Figura 20 - Representação gráfica da respiração edáfica dos vasos com plantas de cana-de-açúcar 1 e 2 com dois meses de idade em termos de C total (mg CO₂/h) (a) e ¹⁴C (dpm/período) (b).

Verifica-se na parte superior (a) da figura que a evolução total de carbono das duas plantas se manteve estável em torno de $2,5 \text{ mg CO}_2/\text{h}$ durante as 84 horas iniciais do experimento. As variações subsequentes poderiam talvez ser explicados por um excesso de água aplicado aos vasos, que interferiu na atividade respiratória tanto das raízes dos microrganismos. A média respiratória do vaso 1 foi de $2,71 \text{ mg CO}_2/\text{h}$ e do vaso 2 de $2,97 \text{ mg CO}_2/\text{h}$.

A liberação do ^{14}C pela respiração edáfica, representada na parte inferior (b) da Figura 20 entre um pico máximo 24 horas após o início da marcação tendo a planta 1 alcançado $3.319.10^3 \text{ dpm}$ e a planta 2, $6.045.10^3 \text{ dpm}$.

A respiração edáfica dos solos com cana-de-açúcar não apresentou um aumento que pudesse ser atribuído a intensificação da respiração microbiana devida à degradação de exsudatos. A irregularidade da evolução de ^{14}C observada após o período de 72 horas não está de acordo com o esperado. As alterações sofridas se assemelham às da evolução do C total (a).

A liberação do total de $20.128.10^3 \text{ dpm}$ de ^{14}C de respiração edáfica do vaso 1 pode ser atribuída ao sistema radicular da planta 1 (respiração radicular + rizodepositos responsáveis pelas atividades da biomassa microbiana). Sendo seu peso de 1,7 g, resulta numa liberação de 11.840 dpm/mg .

No caso da planta 2, verifica-se que suas raízes de 0,75 g liberaram um total de 30.702 dpm/mg.

4.2.2.2. Carbono do solo proveniente da rizodeposição

Adotou-se para a cana-de-açúcar a mesma metodologia usada no milho, quantificando-se os rizodepositatos solúveis e os ligados à fração mineral tanto do solo rizosférico como do solo não rizosférico.

a) No solo rizosférico

Foi considerado rizosférico (aderente às raízes) 44,5 g de solo da planta 1 cana-de-açúcar. A água de lavagem deste solo apresentou uma atividade de 1.700 dpm, enquanto que 7.565 dpm permaneceram ligados à sua fração mineral, o que representa um total de 208 dpm/g solo.

No vaso com a planta 2 da cana-de-açúcar foram separados 24,3 g de solo rizosférico em cuja água de lavagem foram detectados 8.554 dpm na forma de ^{14}C . Outros 12.600 dpm foram determinados no solo lavado, totalizando 870 dpm/g solo.

b) No solo não rizosférico

Nos dois vasos com cana-de-açúcar não foi detectado ^{14}C na água de lavagem do solo não rizosférico, o que

significa a ausência de rizodeposição solúveis. Foi no entanto determinado um total de 74.10^3 dpm no solo não rizosférico lavado da planta 1 e 99.10^3 dpm da planta 2, o que respectivamente significa 15 dpm/g solo e 20 dpm/g solo.

A soma das diversas frações analisadas resulta num total de 83.10^3 dpm no solo do vaso com a planta 1 e 120.10^3 dpm no solo do vaso com a planta 2.

4.2.2.3. Reciclagem do carbono rizodepositado

A determinação da biomassa microbiana presente no solo no final do experimento mostrou a presença de 120,6 $\mu\text{g C/g}$ solo no vaso com a planta 1 da cana-de-açúcar, com os resultados parciais de 69,3 $\mu\text{g C/g}$ solo para as amostras fumigadas e 23,6 $\mu\text{g C/g}$ solo para as amostras não fumigadas.

No vaso da planta 2 a biomassa microbiana representou 78,5 $\mu\text{g C/g}$ solo sendo a evolução de CO_2 das amostras fumigadas de 57,9 $\mu\text{g C/g}$ solo e das não fumigadas, 22,6 $\mu\text{g C/g}$ solo.

Também no caso da cana-de-açúcar não foram obtidos os valores relativos à biomassa microbiana marcada.

4.2.3. Plantas de feijão

4.2.3.1. Carbono liberado pela respiração edáfica

A respiração edáfica dos vasos com as plantas de feijão 1 e 2 foi medida pelo mesmo processo usado para milho e cana-de-açúcar, tendo sido obtidos os resultados que constam da Tabela 18 e estão representados graficamente na Figura 21.

Observa-se na parte superior (a) da Figura 21 que a evolução total de CO_2 do solo é bastante regular entre 2,5 e 3,5 mg CO_2 /h no vaso com a planta 1, ficando a média em 3,27 mg CO_2 /h. O vaso 2 apresenta respiração intensificada na fase inicial e final do período, com valores máximos em torno de 6,0 mg CO_2 /h e valores mínimos de 2,6 mg CO_2 /h. A média foi calculada como sendo 4,0 mg CO_2 /h.

Na parte inferior (b) da Figura 21, referente à evolução de ^{14}C dos vasos, verifica-se que também nas plantas de feijão a liberação máxima ocorre no período entre 12 e 24 horas após o início da marcação. A respiração edáfica do vaso 1 atingiu um máximo de $7.396.10^3$ dpm e o vaso 2 chegou a $15.844.10^3$ dpm. Verifica-se então um declínio e após 72 horas se instala uma situação de equilíbrio.

No caso do feijão, também não se distingue a in-

Tabela 18 - Evolução do CO₂ total em mg CO₂/h e do ¹⁴CO₂ em dpm x 10³ da respiração edáfica dos vasos com feijão.

Período analisado (horas)	P l a n t a s			
	1 dpm x 10 ⁻³	2 mg CO ₂ /h	1 dpm x 10 ⁻³	2 mg CO ₂ /h
0 - 6	962	1,20	2354	5,38
6 - 12	4035	2,77	7031	5,87
12 - 24	7396	2,52	15844	5,87
24 - 36	2082	2,69	8216	3,95
36 - 48	1016	2,67	4089	3,05
48 - 60	545	3,74	2428	3,25
60 - 72	356	3,89	1432	2,58
72 - 84	322	3,66	910	3,31
84 - 96	241	4,28	489	3,14
96 - 108	291	4,17	506	4,17
108 - 120	201	3,61	637	5,59
120 - 132	185	3,89	897	6,60
132 - 144	153	3,98	418	3,55
144 - 156	195	2,67	344	2,58
156 - 168	143	3,36	469	2,34
TOTAL	18124		46062	

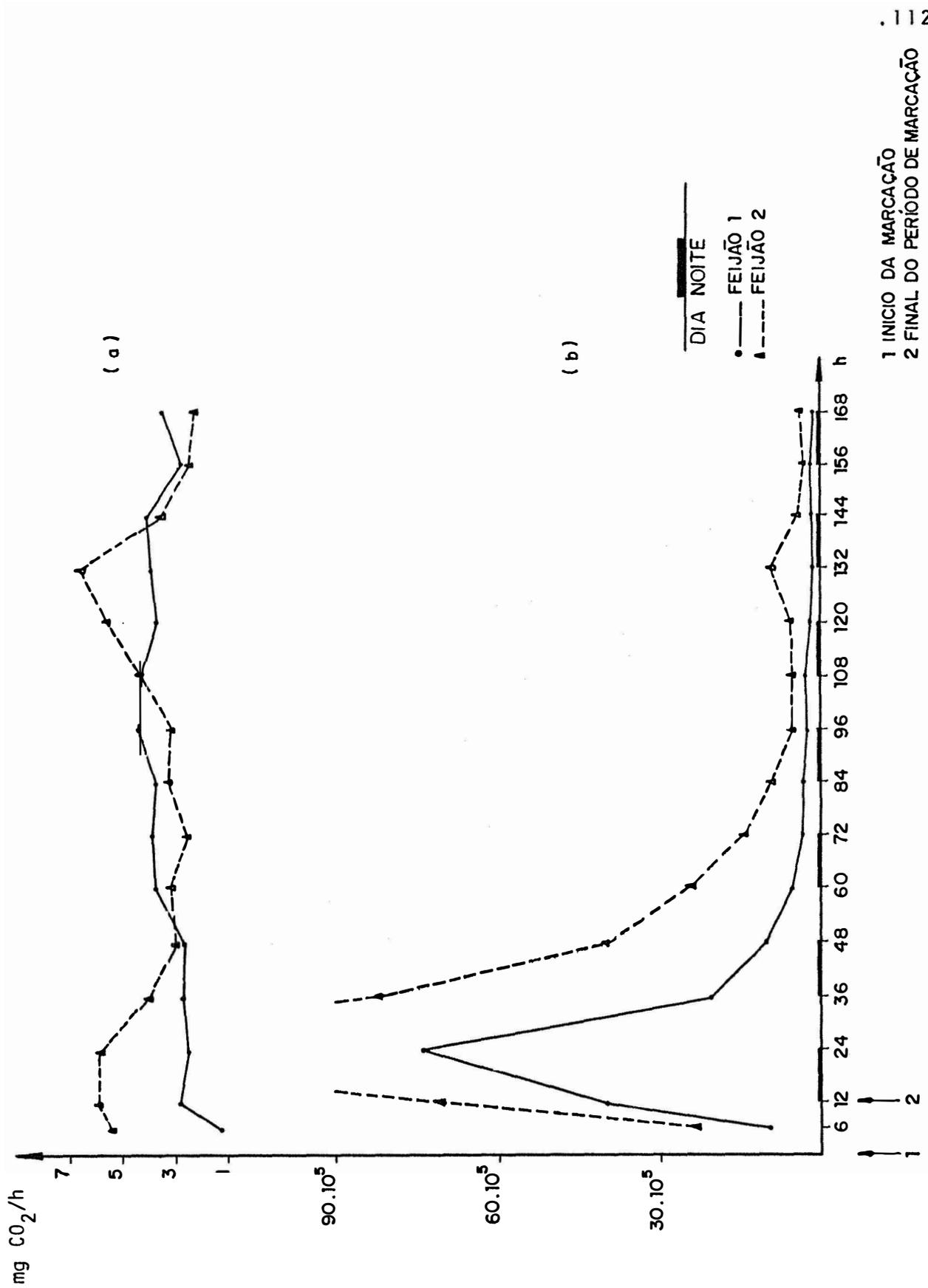


Figura 21 - Representação gráfica da respiração edáfica dos vasos com plantas de feijão 1 e 2 em termos de C total (mg CO₂/h) (a) e ¹⁴C (dpm/período) (b).

tensificação da respiração edáfica devida a maior atividade microbiana decorrente da degradação de rizodepositatos marcados.

O ^{14}C evoluído do vaso 1 alcança um total de $18.124.10^3$ dpm, ou seja, 17.260 dpm/mg para um sistema radicular de 1,05 g. O vaso 2 liberou um total de $46.062.10^3$ dpm por 1,5 g de raízes, resultando em 30.708 dpm/mg.

4.2.3.2. Carbono do solo proveniente da rizodeposição

O solo dos vasos com as plantas de feijão 1 e 2 foi tratado da mesma maneira que os do milho e cana-de-açúcar, pelo método descrito em 2.3.2.

a) No solo rizosférico

No total de 16,1 g de solo rizosférico da planta 1, foram detectados 17.700 dpm na água de lavagem e 6.971 dpm residuais no solo, resultando em 1.532 dpm/g solo. No vaso 2, o solo rizosférico pesou 18,7 g, com uma atividade de 232.100 dpm na água de lavagem e 22.814 dpm de substâncias não hidrosolúveis ligadas ao solo. A atividade média resultou em 13.632 dpm/g solo.

b) No solo nao rizosférico

O solo nao rizosférico, ou seja, o total do vaso com excessão do solo aderente às raízes, no caso do vaso com feijão 1 apresentou uma atividade total de 24 dpm/g solo, distribuídos em 9.348 dpm na água de lavagem e 109.646 dpm fixados ao solo. No vaso de feijão 2, da soma dos 24.906 dpm encontrados na forma de rizodepositatos solúveis e os 433.373 dpm insolúveis, resultou a atividade geral de 92 dpm/g solo.

Considerando-se o conjunto de substâncias marcadas no solo uma semana após o início do experimento, chegase um total de 143.662 dpm no solo do vaso com a planta 1 e 753.044 dpm no solo do vaso com a planta 2.

4.2.3.3. Reciclagem do carbono rizodepositado

No solo do vaso da planta de feijão 1 foi determinada a presença de biomassa microbiana da ordem de 57,2 $\mu\text{g C/g}$ solo como resultado da evolução de 52,6 $\mu\text{g C/g}$ solo na forma de CO_2 das amostras fumigadas e 26,9 $\mu\text{g C/g}$ solo das amostras não fumigadas.

Os resultados obtidos no vaso da planta de feijão 2 foram de 97,7 $\mu\text{g C/g}$ solo na forma de biomassa microbiana, com 56,9 $\mu\text{g C/g}$ solo evoluídos na forma de CO_2 das amostras fumigadas e 25,5 $\mu\text{g C/g}$ solo das não fumigadas.

4.3. Balanço geral do carbono

4.3.1. Plantas de milho

Para proporcionar uma visão geral da distribuição do ^{14}C uma semana após a assimilação, os resultados das análises feitas nos vasos com plantas de milho com 2 meses de idade estão resumidos na Tabela 19a. Estes valores provavelmente seriam diferentes se tivessem sido obtidos em outros períodos.

Tabela 19a. - Distribuição do ^{14}C assimilado pelas plantas de milho.

Fração considerada	P l a n t a s			
	1		2	
	dpm. 10^{-6}	% do total	dpm. 10^{-6}	% do total
Fixado na parte aérea	247,0	56,0	307,0	60,7
Fixado nas raízes	85,0	19,2	97,0	19,1
Respiração edáfica	105,0	23,9	100,0	17,8
Encontrado no solo	3,5	0,9	1,7	0,4
Total geral	440,5	100,0	505,7	100,0

Verificou-se que a maior parte (em torno de 60%) se concentrou na parte aérea, predominantemente nas folhas. Proporções importantes também foram encontradas nas raízes e na respiração edáfica, enquanto que o solo não apresentou um acúmulo expressivo.

Para se poder fazer a distinção entre a respiração radicular e a respiração microbiana (devido a reciclagem das rizodeposições), seriam necessários experimentos complementares, como os feitos por WAREMBOURG, 1977. Este autor realizou uma série de marcações de curta duração com $^{14}\text{CO}_2$ em plantas de trigo cultivadas em solo em condições axênicas e não axênicas. Os dados obtidos permitiram estimar o componente radicular do efluxo respiratório em 50%. O mesmo autor estimou a respiração radicular entre 30 e 40% do total de fotossintetatos translocados para as raízes, considerando-os a soma do ^{14}C encontrado das raízes, no solo e respiração edáfica (comunicação pessoal). MARTIN (1977) considerou as perdas de carbono pelo sistema radicular do trigo como sendo em média de 39,2% daquele translocado nesta direção.

Pode-se considerar ainda que a evolução de CO_2 das amostras testemunha usadas na determinação da biomassa microbiana do solo (4.2.1.3.) poderia servir de base para o cálculo da atividade respiratória dos microrganismos. Assim, tomando por exemplo a planta de milho 1, verificou-se uma libe

ração média de 25 $\mu\text{g C/g}$ de solo durante os 10 dias de incubação. Considerando-se então a quantidade total de solo no vaso (5.000 g) e o tempo que se mediu a evolução do CO_2 (10 dias = 240 horas), chega-se a um total de 0,52 mg C/h. Segundo a Tabela 16 este valor corresponde a 9% da média horária da respiração edáfica medida em termos de C total. O cálculo da respiração microbiana pode então ser feito pressupondo-se uma proporcionalidade entre a atividade em dpm da respiração edáfica e da respiração microbiana, sabendo-se que na presença de raízes (rizodeposição) esta última pode ser de 4 a 5 vezes maior.

A Tabela 20 resume os resultados obtidos em cada uma das 3 hipóteses.

Com base nos dados da Tabela 20 pode-se sugerir uma complementação da Tabela 19a.

Tabela 20 - Subdivisão da respiração edáfica das plantas de milho em respiração radicular em respiração microbiana segundo as 3 hipóteses apresentadas.

Hipóteses	P l a n t a s		
	1	2	3
	dpm x 10 ⁻⁶ % do total	dpm x 10 ⁻⁶ % do total	dpm x 10 ⁻⁶ % do total
Para respiração radicular em torno de 50% da respiração radicular.			
Respiração radicular	50,2	12,0	50,0
Respiração microbiana	50,2	12,0	50,0
			9,9
			9,9
Para respiração radicular em torno de 30-40% do total translocado de respiração para as raízes.			
Respiração radicular	58,0	13,2	59,5
Respiração microbiana	47,0	10,7	40,5
			11,8
			8,0
Para respiração microbiana em torno de 9% da respiração edáfica vezes 4.5.			
Respiração radicular	62,5	14,2	59,5
Respiração microbiana	42,5	9,7	40,5
			11,8
			8,0

Tabela 19b. - Distribuição do ^{14}C assimilado pelas plantas de milho.

Fração considerada	P l a n t a s		
	¹ dpm x 10 ⁻⁶ % do total	² dpm x 10 ⁻⁶ % do total	% do total
Fixado na parte aérea	247,0	56,0	60,7
Fixado nas raízes	85,0	19,2	19,1
Respirado pelas raízes	57,6	13,1	11,2
Respiração pelos microrganismos.	47,4	10,8	8,6
Encontrado no solo	3,5	0,9	0,4
TOTAL GERAL	440,5	100,0	100,0
		505,7	

4.3.2. Plantas de cana-de-açúcar

Foram reunidos na Tabela 21.a os resultados analíticos da concentração de ^{14}C nos principais compartimentos do sistema estudado.

Tabela 21.a - Distribuição do ^{14}C assimilado pelas plantas de cana-de-açúcar.

Fração considerada	P l a n t a s			
	1		2	
	dpm x 10^{-3}	% do total	dpm x 10^{-3}	% do total
Fixado na parte aerea	25.165	49,6	29.468	50,8
Fixado nas raízes	5.369	10,6	5.329	9,2
Respiração edáfica	20.128	39,6	23.026	39,7
Encontrado no solo	83	0,2	121	0,2
TOTAL GERAL	50.745	100,0	57.944	100,0

Nas plantas de cana-de-açúcar perto de 50% dos fo tossintetatos marcados com ^{14}C se encontraram na parte aérea das plantas. Na parte subterrânea nota-se que as raízes fixaram uma quantidade pequena em comparação com a alta taxa de respiração edá fica. No solo a quantidade encontrada também foi reduzida.

A tentativa de distinguir dentro da respiração edáfica entre respiração radicular e respiração microbiana segundo as hipóteses formuladas para as plantas de milho, levou aos resultados que constam da Tabela 22.

Tabela 22 - Subdivisão da respiração edáfica das plantas de cana-de-açúcar em respiração radicular e respiração microbiana segundo as 3 (três) hipóteses apresentadas.

H i p ó t e s e s	P l a n t a s			
	1	2	1	2
	dpm x 10 ⁻³	% do total	dpm x 10 ⁻³	% do total
Para respiração radicular em torno de 50% da respiração edáfica.				
Respiração radicular	10.064	19,8	11.513	19,7
Respiração microbiana	10.064	19,8	11.513	19,7
Para respiração radicular em torno de 30-40% do total translocado para as raízes.				
Respiração radicular	10.232	20,2	11.390	19,6
Respiração microbiana	9.896	19,4	11.636	20,1
Para respiração microbiana em torno de 14% da respiração edáfica vezes 4 - 5.				
Respiração radicular	7.447	14,7	8.520	14,6
Respiração microbiana	12.681	24,9	14.506	25,0

A média destes valores sugere que na cana-de-açúcar a respiração microbiana seria pouco superior a respiração radicular.

A Tabela da distribuição do ^{14}C passaria então a ser a seguinte:

Tabela 21.b - Distribuição do ^{14}C assimilado pelas plantas de cana-de-açúcar.

Fração considerada	P l a n t a s			
	1		2	
	dpm. 10^{-3}	% do total	dpm. 10^{-3}	% do total
Fixado na parte aerea	25.165	49,6	29.468	50,8
Fixado nas raízes	5.369	10,6	5.329	9,2
Respirado pelas raízes	9.248	18,2	10.474	18,1
Respirado pelos microrganismos	10.880	21,4	12.552	21,7
Encontrado no solo	83	0,2	121	0,2
TOTAL GERAL	50.745	100,0	57.944	100,0

Os valores obtidos para a respiração microbiana e radicular são semelhantes quando se considera esta última em torno de 50% da respiração edáfica ou então 30 a 40% do total translocado para as raízes.

4.3.3. Plantas de feijão

Estão resumidos na Tabela 23.a os resultados obtidos na análise da concentração de ^{14}C nos principais compartimentos do sistema estudado.

Tabela 23.a - Distribuição do ^{14}C assimilado pelas plantas de feijão.

Fração considerada	P l a n t a s			
	1		2	
	dpm. 10^{-3}	% do total	dpm. 10^{-3}	% do total
Fixado na parte aérea	37.502	64,6	87.885	61,2
Fixado nas raízes	2.335	4,0	9.067	6,3
Respiração edáfica	18.124	31,2	46.062	32,0
Encontrado no solo	144	0,2	753	0,5
TOTAL GERAL	58.105	100,0	143.767	100,0

Estes resultados ressaltam a concentração preferencial (superior a 60%) dos fotossintetatos na parte aérea da planta, mais especificamente na produção de sementes nesta fase do ciclo de vida do feijoeiro. As raízes fixam uma proporção muito pequena apesar de por elas passarem quantidades consideráveis de materiais recentemente fotossintetizados que são perdidos pela respiração ou rizodepositados.

Tentou-se calcular também para as plantas de feijão a proporção entre respiração radicular e respiração microbiana segundo as hipóteses formuladas para as plantas de milho. Os resultados constam da Tabela 24.

Estes valores sugerem que também no caso do feijão a respiração microbiana é um pouco superior à respiração radicular, indicando um intenso fornecimento de substratos para a atividade microbiana pelas próprias raízes (rizodeposição).

Tabela 24 - Subdivisão da respiração edáfica das plantas de feijão em respiração radicular e respiração microbiana segundo as 3 hipóteses apresentadas.

Hipóteses	P l a n t a s			
	1		2	
	dpm.10 ⁻³	% do total	dpm.10 ⁻³	% do total
Para respiração radicular em torno de 50% da respiração edáfica.				
Respiração radicular	9.062	15,6	23.031	16,0
Respiração microbiana	9.062	15,6	23.031	16,0
Para respiração radicular em torno de 30-40% do total translocado para raízes.				
Respiração radicular	8.241	14,2	22.353	15,5
Respiração microbiana	9.883	17,0	23.709	16,5
Para respiração microbiana em torno de 15% da respiração edáfica vezes 4-5.				
Respiração radicular	5.890	10,1	14.970	10,4
Respiração microbiana	12.234	21,1	31.092	21,6

Complementando-se a Tabelas 23.a com a média destes valores ela passaria a ser a seguinte:

Tabela 23.b - Distribuição do ^{14}C assimilado pelas plantas de feijão.

Fração considerada	P l a n t a s			
	1		2	
	dpm. 10^{-3}	% do total	dpm. 10^{-3}	% do total
Fixado na parte aérea	37.502	64,6	87.885	61,2
Fixado nas raízes	2.335	4,0	9.067	6,3
Respirado pelas raízes	7.731	15,2	20.118	14,0
Respirado pelos microrganismos.	10.393	16,0	25.944	18,0
Encontrado no solo	144	0,2	753	0,5
TOTAL GERAL	58.105	100,0	143.767	100,0

4.3.4. Distribuição relativa do Carbono assimilado e liberado nas três plantas

A Figura 22 resume os resultados médios da distribuição relativa do carbono assimilado e liberado obtidos para cada espécie. Estão representadas as frações fixadas na parte aérea, nas raízes e no solo, além da divisão da respiração edáfica em respiração microbiana e respiração radicular.

Embora não sejam comparáveis entre si, estes valores dão uma visão geral do comportamento das plantas.

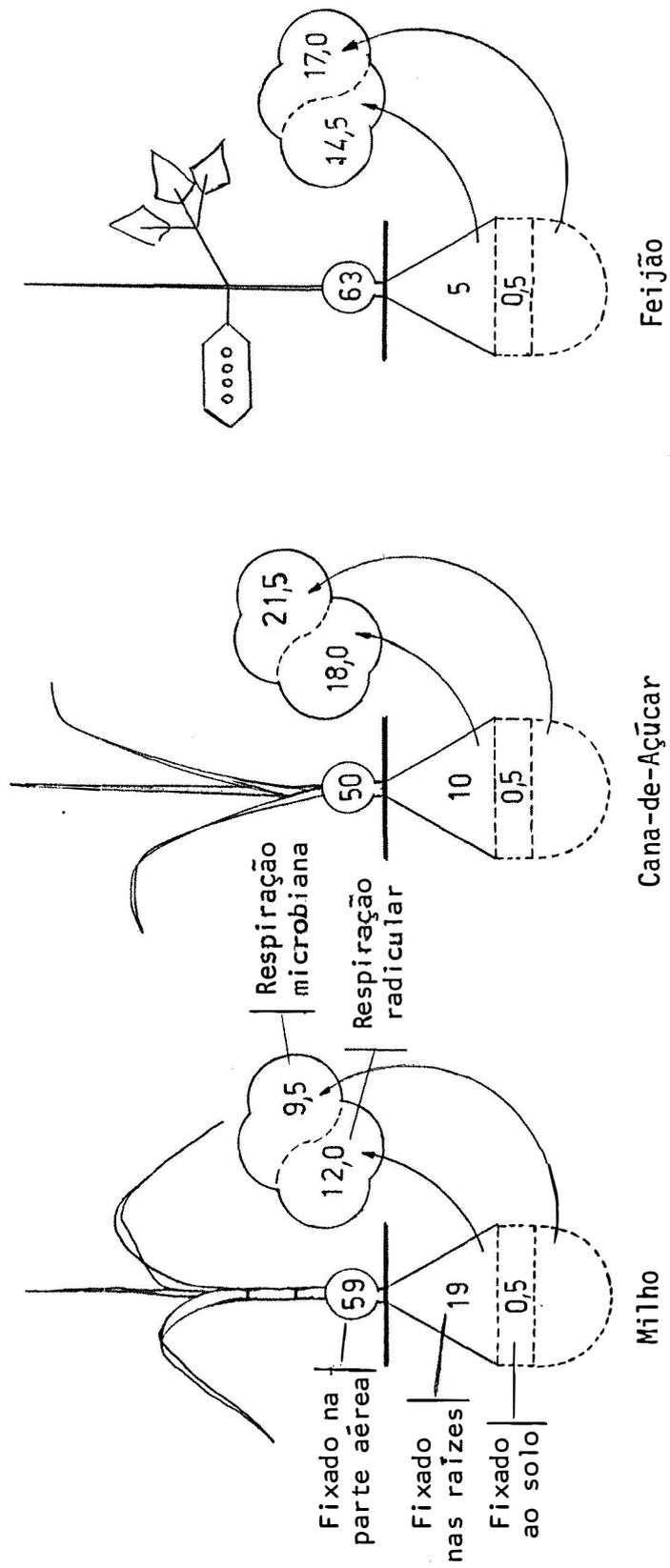


Figura 22 - Distribuição geral relativa (%) do ^{14}C assimilado pelas plantas.

5. CONCLUSÕES

A partir de um experimento de curta marcação com ^{14}C em plantas de milho, cana-de-açúcar e feijão com 2 meses de idade e portanto em diferentes fases de seu ciclo vegetativo é possível extrair as seguintes conclusões sobre a distribuição dos metabólitos sintetizados. Os resultados obtidos apontam também para questões metodológicas que merecem ser aperfeiçoadas em estudos futuros.

1) Expostas a uma mesma concentração ambiental de ^{14}C , as diferentes plantas distribuíram as substâncias metabolizadas segundo suas necessidades do momento, concentrando-as nos destinos prioritários. Assim, considerando somente a parte aérea, verificou-se que o feijão reteve 63% do total assimilado neste compartimento, especialmente nas vagens e sementes. Já no milho, a fixação de 59% dos fotossintetatos indica uma tendência à concentração nos órgãos reprodutivos. Na cana-de-açúcar a proporção entre o fixado na parte aérea e o trans-

locado para as raízes foi de 50%.

2) O gradiente de concentração do ^{14}C nas folhas das diferentes plantas segue um mesmo padrão, ou seja, as folhas centro-apicais que são mais jovens, retêm em torno de 60% dos fotossintetatos em seus próprios tecidos.

3) A fixação de ^{14}C nos segmentos do colmo depende da proximidade de folhas fotossinteticamente ativas e do afluxo de metabólitos nos órgãos reprodutivos. Assim, no milho a concentração maior se verificou no segmento do qual haveria emergência do órgão reprodutor feminino (espiga). No feijão o destino principal são as vagens, ocorrendo um acúmulo também nos colmos intermediários com as folhas sintetizadoras. Na cana-de-açúcar não foi possível uma análise desta natureza devido ao pequeno desenvolvimento do colmo.

4) O ciclo vegetativo da planta determina também a proporção de metabólitos fixados no sistema radicular. O milho reteve 19% do total assimilado nas raízes, compartilhando em plena atividade no estágio inicial da fase reprodutiva. A cana-de-açúcar ainda muito jovem transloca ativamente para as raízes, fixando no entanto em menor proporção (10%). Já o feijão destina somente 5% dos metabólitos para a manutenção das raízes, devido ao declínio da importância de suas funções.

5) A respiração edáfica parece ter comportamento semelhante em todas as espécies estudadas. O pico máximo da liberação de $^{14}\text{CO}_2$ do solo ocorre 12 horas após o término da marcação, ou seja, 24 horas após o início do experimento. Isto poderia indicar uma velocidade de translocação semelhante em todas as plantas (na fase de desenvolvimento estudada), com diferenças na quantidade dos metabólitos envolvidos.

6) Poderia-se sugerir um acompanhamento mais minucioso da respiração edáfica. Amostragens mais frequentes, talvez a cada 4 - 6 horas, permitiriam precisar melhor tanto a liberação máxima do sistema radicular como da intensificação da respiração microbiana no momento em que se inicia a exsudação radicular de metabólitos marcados.

7) A respiração radicular é mais intensa nas fases de crescimento (cana-de-açúcar) e degenerescência (feijão) do que quando somente se mantém em atividade (milho).

8) A respiração microbiana deriva diretamente da reciclagem de materiais orgânicos liberados pelas raízes, podendo portanto ser considerada como a parcela de rizodeposição.

9) A distribuição entre solo rizosférico e não rizosférico dentro de um vaso que limita o desenvolvimento radicular é bastante incerta. Sendo pequena a fração se subs

tâncias radioativas neles encontrada pode-se somente considerar a tendência geral de sua distribuição. Notou-se que no solo rizosférico parece haver mais material marcado na forma hidrosolúvel do que ligado à fração mineral do solo, enquanto que no solo não rizosférico desta situação se inverte. A confirmação desta tendência poderia demonstrar um gradiente de difusão de substâncias solúveis das raízes em direção ao resto do solo. À distâncias maiores seriam encontrados materiais que já havendo sofrido reciclagem biológica, estariam na forma de substâncias húmicas mais ligadas às argilas do solo.

10) Marcações mais longas e/ou mais intensas, associadas a um período maior de estabilização dos metabólitos talvez permitisse o estudo da humificação das rizodeposições no solo.

11) Embora os resultados obtidos se refiram a condições dinâmicas, alteráveis ao longo do ciclo vegetativo de cada planta, pode-se afirmar que aos dois meses de idade a cana-de-açúcar destina mais metabólitos ao compartimento subterrâneo no sistema considerado do que o milho e o feijão. Suas perdas de Carbono através da respiração e rizodeposição são consideravelmente mais elevadas que a das plantas comparadas.

6. LITERATURA CITADA

ALEXANDER, A.G., 1973. *Sugar Cane Physiology*. Amsterdam, Elsevier Sci. Pub. Co. 752p.

BARBER, D.A. e K.B. GUNN, 1974. The effect of mechanical forces on the exudation of organic substances by the roots of cereal plants grown under sterile conditions. *New Phytol.*, 73:39-45.

BARBER, D.A. e J.K. MARTIN, 1976. The release of organic substances by cereal root in soil. *New Phytol.*, 76:69-80.

BAREA, J.M. e AZCON-AGUILAR, 1982. La rizosfera: interacciones microbio-planta. *In: Anales de Edafologia Y Agrobiologia*, Madrid, Tomo XLI, nums. 7-8. p.1517-1532.

BIDDULPH, O., 1969. Mechanisms of translocation of plant metabolites. *In: EASTIN, J.D., F.A. Haskins, C.Y. SULLIVAN e C.H.M. VAN BAVEL, eds. Physiological Aspects of Crop Yield*. Wisconsin, Am. Soc. Agron., Crop. Sci. Soc. Am., p.143-164.

- BOWEN, G.D. e A.D. ROVIRA, 1976. Microbial colonisation of plant roots. *Ann. Rev. Phytopath.*, 14:121-144.
- BOWEN, G.D., 1980. Misconception, concepts and approaches in rhizosphere biology. In: ELLWOOD *et alii* (eds.). *Contemporary Microbial Ecology*. London, Academic Press. p.283-304.
- BRANDES, D., 1971. Análise de crescimento do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.), efeito da densidade e da época de plantio. Viçosa, V.F.V., 109p. (Tese de Mestrado).
- BRANDES, D., C. VIEIRA, M. MAESTRI e F.R. GOMES, 1972. Efeitos da população de plantas e da época de plantio no crescimento do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). I- Mudanças morfológicas e produção de matéria seca. *Experientiae*, Viçosa, 14(1):1-49.
- BROWN, M.E., 1972. Plant growth substances produced by micro-organisms of soil and rhizosphere. *J. Appl. Bact.*, 35:443-451.
- BULL, T.A. e K.T. GLASZIOU, 1975. Sugar cane. In: EVANS, L.T., ed. *Crop Physiology: some case histories*. Cambridge University Press, p.51-72.
- CAMPBELL, R., 1977. *Microbial Ecology*. London, Blackwell Scientific Publications, vol.5. 148p.

- CANNY, M.J., 1971. Translocation: mechanisms and kinetics. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 22:237-260.
- CERRI, C.C., 1986. Dinâmica da matéria orgânica do solo no agrossistema cana-de-açúcar. Piracicaba, ESALQ/USP, 197p. (Tese de Livre Docência).
- CHABOUD, A. e M. ROUGIER, 1981. Secretion racinaires mucilagineuses et rôle dans la rhizosphère. *Ann. Biol.*, 10:314-326.
- CHARTIER, Ph., J.F. MOROT-GAUDRY, O. BETHENOD e D.A. THOMAS, 1977. The net assimilation of C₃ and C₄ plants as influence by light and carbon dioxide, and an analysis of the role of the gene opaque 2 in young maize. In: LANDSBERG, J.J. e C.V. CUTTING, eds. *Environmental Effect on Crop Physiology*. London Academic Press. 388p.
- CLAYTON, R.K., 1980. *Photosynthesis: Physics mechanisms and chemical patterns*. IUPAB Biophysics Series. Cambridge University Press. 281p.
- CORTEZ, J. e G. BILES, 1982. Rôle des ions calcium dans la formation du mucigel de *Zea mays*. *Acta Oecologica. Oecol. Plant*, vol. 3(17):67-78.
- DARBYSHIRE, J.F. e M.P. GREAVES, 1971. The invasion of pea roots, *Pisum sativum* L. by soil microorganisms, *Acanthamoeba palastinensis* (Reich) and *Pseudomonas* sp. *Soil Biol. Biochem.*, 3:151-155.

- FOYER, C.H., 1984. *Photosynthesis*. New York. A Wiley-Interscience Publication. 219p.
- GALLI, F. (Coord.), 1978. *Manual de Fitopatologia*, 2^a ed., vol. I - Princípios e conceitos. São Paulo, Editora Agronômica Ceres Ltda. 373p.
- GARDNER, W.K., D.A. BARBER e D.G. PARBERY, 1983. Non-infecting rhizosphere micro-organisms and the mineral nutrition of temperate cereals. *Journal of Plant Nutrition*, 6(2):185-199.
- GASKINS, M.H., S.L. ALBRECHT e D.H. HUBBELL, 1985. Rhizosphere bacteria and their use to increase plant productivity: a review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 12:99-116.
- GIBBS, M. e E. LATSZO (eds.), 1979. *Photosynthesis II. Photosynthetic Carbon Metabolism and Related Processes*. Encyc. of Plant Physiol. New Series. Berlin, Springer Verlag, vol. 6. 578p.
- GUCKERT, A., BREISCH, H. e O. REISINGER, 1975. Interface sol-racine: I- Etude au microscope électronique des relations mucigel-argile-microorganismes. *Soil Biol. Biochem.*, 7:241-250.
- GUCKERT, A., 1985. Root exsudation and microbial activity at the soil-root interface. Conferência proferida em setembro na Academia Sínica Nanjing.

- HALE, M.G., L.D. MOORE e G.J. GRIFFIN, 1978. Root exudates and exudation. *In: DOMMERGUES, Y.R. e S.V. KRUPA, eds. Interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants.* New York, Elsevier Scientific Publishing Company. p.163-203.
- HART, C.E. e G.O. BURR, 1967. Factors affecting photosynthesis in sugarcane. *Proc. Int. Soc. Sug. Cane Technol.*, 12:580-609.
- HATCH, M.D. e C.R. SLACK, 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem., J.*, 101:103-111.
- HATCH, M.D. e C.R. SLACK, 1970. Photosynthetic CO₂ fixation pathways. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 21:141-162.
- HOAGLAND, D.R. e D.I. ARNON, 1950. The water culture method for growing plants without soil. *Calif., Agr.-Exp. Sta. Cir.* 347.
- JENKINSON, D.S. e D.S. POWLSON, 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. Method for measuring soil biomass. *Soil Biol. Bioch.*, 8:209-213.
- JENNY, H. e K. GROSSENBACHER, 1963. Root soil boundary zones as seen in the electron microscope. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 27:273-277.
- JOHNSON, H.B., 1975. Gas-exchange strategies on desert plants. *In: GATES, D.M. e SCHMERL, R.B., eds. Perspectives of Biophysical Ecology.* New York, Springer-Verlag. p.105-120.

- JONG, E. e H.J.V. SCHAPPERT, 1972. Calculation of soil respiration and activity from CO₂ profiles in the soil. *Soil Science*, 113:328-333.
- KOBAYASHI, Y. e D.V. MAUDSLEY, 1974. *Biological Applications of Liquid Scintillation counting*. New York, Academic Press. 196p.
- LARCHER, W., 1975. *Physiological Plant Ecology*, Berlin, Springer-Verlag. 252p.
- LEISER, A.T., 1968. A mucilaginous root sheath in Ericaceae. *Am. J. Bot.*, 55:391-398.
- LESPINAT, P.A., GUCKERT, A. e BREISH, H., 1975. The incorporation of plant root exsudates in soil organic matter. *Humus & Planta*, 6:169-174.
- LOVELESS, A.R., 1983. *Principles of Plant Biology for the Tropics*. London e New York, Longman. 532p.
- LYNCH, J.M. e L.M. PANTING, 1980. Cultivation and the soil biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 12:29-33.
- MACHADO, E.C., A.R. PEREIRA, J.I. FAHL, H.V. ARRUDA e J. CIONE, 1982. Índices biométricos de duas variedades de cana-de-açúcar. *Pesq. Agropec. Bras.*, 17(9):1323-1329.

- MACHADO, E.C., B.G. SANTOS Fº, M.B.P. CAMARGO, W. BARBIERI e A.C.N. MAGALHÃES, 1983. Análise de crescimento de duas variedades de cana-de-açúcar com e sem irrigação. *In: Reunion Latinoamericana de Fisiologia Vegetal, 9a. Resumos.* Universidade Federal de Viçosa, Brasil.
- MANN, W.B., R.L. AYRES e S.B. GARFINKEL, 1980. *Radioactivity and its Measurement*, 2º ed. New York, Pergamon Press. 282p.
- MARTIN, J.K., 1977. Factors influencing the loss of organic carbon from wheat roots. *Soil Biol. Biochem.*, 9:1-7.
- Mc'DOUGALL, B. e A.D. ROVIRA, 1970. Sites of exudation of ¹⁴C labelled compounds from wheat roots. *New Phytol.*, 69:999-1003.
- MENCH, M., 1985. Influence des exsudats racinaires soluble sur la dynamique des métaux dans la rhizosphère du maïs (*Zea mays* L.) Lorraine/France, Institut National Polytechnique de Lorraine. 109p. (Tese de Doutorado).
- MILTHORPE, F.L. e J. MOORBY, 1979. *An Introduction to Crop Physiology*, 2ª ed. Cambridge, University Press. 244p.

- MOREL, J.L., A. GUCKERT, M. CHAVANON e M. MENCH, 1983.
Étude des interactions entre les produits d'exsudation racinaire et les métaux lourds. *Act. Ecol., Ecol. Plant*, 18:363-376.
- MOREL, J.L., 1985. Contribution a l'Étude des transferts de Métaux Lourds dans le système sol-plante: Le rôle des mucilages racinaires Nancy - France. Institut National Polytechnique de Lorraine. 176p. (Tese de Doutoramento).
- NICOLARDOT, B., R. CHAUSSOD e G. CATROUX, 1982. Revue des principales méthodes disponibles pour la biomasse microbienne et ses activités. *Extraits de "Science du Sol - Bulletin de L'A.F.E.S."*, n° 4. p.253-261.
- OADES, J.M., 1978. Mucilages at the root surface. *Journal of Soil Science*, 29:1-16.
- O'BRIEN, T.P., 1972. The cytology of cell-wall formation in some eukaryotic cells. *Bot. Rev.*, 38:87-118.
- OCAMPO, J.A., J.M. BAREA e E. MONTOYA, 1977. Estudio de los factores ecologicos que afectan a las poblaciones microbianas en la rizosfera. *In: Anales de Edafologia y Agrobiologia*, Madrid, Tomo XXXVI, Nums. 11-12. p.1281-1297.

- RAY, P.M., 1972. *The Living Plant*, 2^a ed.; New York, Holt, Rinehart e Winston, Inc. 206p.
- RICHTER, G., 1978. *Plant Metabolism*. Stuttgart, Georg Thieme Publishers. 475p.
- ROVIRA, A.D., 1973. Zones of exudation along plant root and spatial distribution of microorganisms in the rhizosphere. *Pestic. Sci.*, 4:361-366.
- RYLE, G.J.A., 1970. Partition of assimilates in an annual and a perennial grass. *J. Appl. Ecol.*, 7:217-227.
- SAUERBECK, D.R. e B.G. JOHNNEN, 1977. Root formation and decomposition during plant growth. *In: Soil Organic Matter Studies*. Viena, I.A.E.A. p.141-148.
- SAUERBECK, D.R., H.M. HELAL, S. NONNEN e J.L. ALLARD, 1982. Photosynthate consumption and carbon turnover in the rhizosphere depending on Plant species and growth conditions. *In: Anais do Colóquio Regional Sobre Matéria Orgânica do Solo*. Piracicaba, SP., CENA/USP-Promocet. p.165-169.
- SLATYER, R.O., 1969. Physiological significance of internal water relations to crop yield. *In: EASTIN, J.D., HASKINS, C.Y. SULLIVAN e C.H.M. VAN BAVEL, eds. Physiological Aspects of Crop Yield*. Madison, Wisconsin. Am. Soc. Agron. Crop. Sci. Soc. Am., p.53-83.

TANAKA, A. e J. YAMAGUCHI, 1977. Producción de materia seca, componentes del rendimiento y rendimiento del grano en maíz. Chapingo, Colegio de Post-Graduados. 124p.

TESAR, M.B. (ed.), 1984. *Physiological Basis of Crop Growth and Development*. Wisconsin, Am. Soc. Agron. Crop Sci. Soc. Am. 341p.

TINKER, P.B.H. e SANDERS, F.E., 1975. Rhizosphere Microorganisms and Plant Nutrition. *Soil Sci.*, 119:363-368.

VANCURA, V. e A. HOVADICK, 1965. Root exudates of plants. II: composition of root exudates of some vegetables. *Plant Soil*, 22:21-32.

VANCURA, V. e A. HANZLIKOVA, 1972. Root exudates of plants. IV: Differences in chemical composition of seed and seedlings exudates. *Plant Soil*, 36:271-282.

VOSE, P.B., 1980. *Introduction to Nuclear Techniques in Agronomy and Plant Biology*. Oxford, Pergamon Press. 391p.

WAREMBOURG, F.R. e E.A. PAUL, 1973. The use of $^{14}\text{C}\text{O}_2$ canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant-soil system. *Plant and Soil*, 38:331-345.

WAREMBOURG, F.R., 1977. Les flux de carbone dans la vegetation, la rhizosphère et le sol. de formations herbacées marquées avec du ^{14}C . Montpellier/France, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 163p. (Tese de Doutorado).

WAREMBOURG, F.R. e E.A. PAUL, 1977. Seasonal transfers of assimilated ^{14}C in grassland: Plant production and turnover, soil and plant respiration. *Soil Biol. Biochem.*, 9:295-301.

WAREMBOURG, F.R. e A.A. MORRALL, 1978. Energy flow in the plant-microorganism system. In: DOMMERGUES, Y.R. e S.V. KRUPA, eds. *Interactions Between non-Pathogenic Soil Microorganisms and Plants*. Amsterdam, New York, Scientific Publishing Company. p.205-241.

WAREMBOURG, F.R., 1982. Carbon flow in the plant-soil system: a comprehensive approach. In: Anais do Colóquio Regional sobre Matéria Orgânica do Solo. Piracicaba/SP. CENA/USP-PROMOCET. p.75-80.