

TROCAS GASOSAS E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA EM TRÊS ESPÉCIES DE GRAMÍNEAS⁽¹⁾

EDUARDO CARUSO MACHADO^(2,3) e ANA MARIA MAGALHÃES ANDRADE LAGÔA^(2,3)

RESUMO

Avaliou-se, sob condições naturais e sem deficiência hídrica, o comportamento diário das taxas de assimilação de CO₂ (*A*) e de transpiração (*E*), a condutância estomática (*g*) e a eficiência fotossintética do uso de água (*E/A*) em milho (C4), arroz (C3) e trigo (C3). Nas três espécies, a curva de resposta de *A* em função da irradiância (*I*), apresentou a forma de uma hipérbole retangular, porém em milho não houve saturação lumínica. A resposta de *g* em relação a *I* apresentou a mesma forma, respondendo *E* linearmente, nas três espécies. Em relação à variação de *g*, a curva de resposta de *A* também mostrou a forma de hipérbole retangular, enquanto *E* respondeu linearmente. Devido à resposta diferencial de *A* e de *E*, tanto em função de *I* como de *g*, a razão *E/A* aumentou com o aumento de *I*. As espécies C3 (arroz e trigo) revelaram valores maiores de *E/A* que a C4 (milho), em todos os níveis de *I* e valores de *g*, indicando melhor adaptabilidade da C4 na limitação de abertura estomática.

Termos de indexação: arroz, *Oryza sativa* L., milho, *Zea mays* L., trigo, *Triticum aestivum* L., fotossíntese, transpiração.

ABSTRACT

GAS EXCHANGES AND STOMATAL CONDUCTANCE ON THREE GRAMINEOUS SPECIES

Under natural condition and without water deficit, assimilation of CO₂ (*A*) and transpiration (*E*) rates, stomatal conductance (*g*) and photosynthetic efficiency of water use (*E/A*), were monitored daily on maize (C4), rice (C3) and wheat (C3). In all species, the shape of response curves of *A* in function of irradiance (*I*), was a rectangular hyperbole. However, luminic saturation was not observed in maize. Stomatal conductance response curve in function of *I* was also a rectangular hyperbole, while *E* was linear in all species. Due to differential response of *A* and *E*, as a

⁽¹⁾ Trabalho parcialmente financiado pelo CNPq. Recebido para publicação em 23 de setembro e aceito em 30 de novembro de 1994.

⁽²⁾ Seção de Fisiologia, Instituto Agrônomo, Caixa Postal 28, 13001-970 Campinas (SP).

⁽³⁾ Com bolsa do CNPq.

function of I as well as g , the ratio E/A was increased with the increase of I . The C3 species (rice and wheat) showed higher values of E/A than the C4 specie (maize), in all levels of I and g , showing the better C4 adaptation when stomatal limitation aperture occurs.

Index terms: rice, *Oryza sativa* L., maize, *Zea mays* L., wheat, *Triticum aestivum* L., photosynthesis, transpiration.

1. INTRODUÇÃO

O acesso de CO_2 atmosférico às células fotossintéticas do mesófilo ocorre através da abertura estomática. Por essa mesma via, entretanto, ocorre perda de água no sentido da superfície interna hidratada da folha para a atmosfera. Como a superfície interna da folha é completamente úmida, sendo o gradiente de vapor de água entre a folha e o ar, na maioria dos casos, consideravelmente maior que o gradiente de CO_2 , em geral, o fluxo de água é centenas de vezes maior que o de CO_2 (Farquhar & Raschke, 1978). Além disso, devido a diferenças nas constantes de difusão de CO_2 e de vapor de água no ar, as variações das condutâncias (g) de cada um desses gases também afetam a transpiração (E) e a fotossíntese (A) em diferentes graus (Cowan & Troughton, 1971; Burrows & Milthorpe, 1976; Raschke, 1979).

Os fluxos de gases variam com as condições ambientais, sendo dependentes das interações entre as células do mesófilo e dos estômatos (Burrows & Milthorpe, 1976; Raschke, 1979). O movimento estomático é o meio mais rápido de que a planta dispõe para ajustar-se às variações ambientais a que os órgãos fotossintéticos são submetidos (Passioura, 1982). Condições propícias à fixação de carbono favorecem a abertura do estômato, enquanto condições propícias à perda de água favorecem-lhe o fechamento. A regulação da abertura estomática ocorre por mecanismos complexos (Raschke, 1979), parecendo agir, no entanto, no sentido de minimizar as perdas de água, limitando de forma menos intensa o influxo de CO_2 (Cowan & Troughton, 1971), ou seja, os estômatos parecem funcionar no sentido de otimizar a relação E/A (Cowan, 1982; Farquhar & Sharkey, 1982). As diversas espécies apresentam diferentes estratégias de adaptação para minimizar a relação E/A .

Estudos detalhados das respostas e regulação da abertura estomática, em função da variação do estágio fisiológico, da espécie e de cada fator ambiental, têm sido feitos com sucesso em laboratório (Burrows & Milthorpe, 1976; Raschke, 1979). Tais estudos têm indicado que a luz, a disponibilidade hídrica no solo e a umidade relativa são os principais fatores ambientais que afetam o comportamento estomático. Sob condições naturais, devido à variação de fatores ambientais, simultaneamente, a avaliação dos mecanismos de regulação da abertura estomática e das trocas gasosas é mais complexa (Schulze & Hall, 1982). Estudos desta natureza, porém, são fundamentais para compreender os processos adaptativos das espécies agrícolas, quando exploradas comercialmente.

Neste trabalho, analisou-se, sob condições naturais e sem deficiência hídrica, o comportamento da condutância estomática e das taxas de transpiração e de assimilação de CO_2 e a eficiência fotossintética de uso de água em arroz, milho e trigo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados os cultivares Pioneer 3072 de milho, IAC-165 de arroz e IAC-60 de trigo. Cada espécie foi cultivada em cinco tanques de alvenaria contendo terra, com a seguinte composição: pH 6,1, 3,5% de matéria orgânica, 120 μg de P/cm^3 e 0,57, 4,2 e 1,9 cmol/kg de terra, respectivamente, de K, Ca e Mg. Cada tanque media 4,0 m de comprimento por 0,5 m de largura por 0,6 m de profundidade, estando dispostos paralelamente e distantes uns dos outros 0,40 m, sob telado, no Centro Experimental de Campinas (IAC).

Cada espécie foi cultivada no período do ano recomendado para sua produção agrícola econômica. O milho foi semeado em 13/11/90, em linha

única no centro do tanque, mantendo-se 24 plantas por tanque; o arroz, em 10/12/91, também em linha única, três sementes a cada 7 cm, obtendo-se, após desbaste, uma população de 57 touceiras por tanque, e o trigo, em 18/5/92, em duas linhas espaçadas de 0,3 m, obtendo-se, após a emergência, uma população de 600 plantas por tanque.

Durante todo o ciclo de desenvolvimento das plantas, a umidade da terra foi mantida ao redor de 33% massa/massa (equivalente ao potencial hídrico do solo ao redor de -0,01 MPa), de forma a não ocorrer deficiência hídrica para as plantas, devido a solo seco.

As medidas de trocas gasosas, nas três espécies, foram feitas após a floração, sob condições naturais, entre as 7 e as 13h. Em milho, as medidas foram feitas entre 21 e 24 de janeiro de 1991; em arroz, entre 5 e 8 de março de 1992 e em trigo, entre 4 e 8 de agosto de 1992. Para trigo e arroz, utilizaram-se as folhas bandeiras e, para o milho, a folha inserida na base da espiga. Essas folhas são as mais importantes no fornecimento de substrato fotossintetizado, durante o período de enchimento dos grãos (Machado et al., 1992, 1993, 1994a).

A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, a taxa de assimilação de CO₂, a taxa de transpiração, a condutância estomática e a temperatura da folha foram medidas, simultaneamente, com um sistema portátil de medidas de fotossíntese (Li-6200, Licor, Inc.). Para o trigo e o arroz, utilizou-se a câmara de 0,25 L e, para o milho, a de 4,0 L. As medidas foram feitas em intervalos de aproximadamente 30 min, com cinco a seis repetições. Detalhes dos tratos culturais e das técnicas de medidas encontram-se em Machado et al. (1992, 1993 e 1994a).

As medidas de temperaturas com termômetros de bulbo úmido e de bulbo seco, para a estimativa da pressão de vapor no ar, foram feitas em um posto meteorológico localizado a 200 m do local dos experimentos. O déficit de pressão (DP) de saturação entre a folha e o ar foi estimado por:

$$DP_{\text{Var-folha}} = P_{\text{Var}} - PV_{\text{folha}}$$

onde:

PV_{folha} é a pressão de vapor na folha, considerando 100% de umidade na cavidade subestomática (Farquhar & Raschke, 1978) a dada temperatura da folha, e P_{Var} é a pressão de vapor no ar.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As medidas de trocas gasosas foram efetuadas em dias claros, sem nuvens e com irradiância variando entre 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, às 7h, até 2.500, às 13h, para as espécies milho e arroz. Já para o trigo, a irradiância máxima atingida foi 1.600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ao redor das 13h. As temperaturas da folha e do ar e o déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha para os dias típicos de medidas das trocas gasosas são apresentados no quadro 1.

As respostas da taxa de assimilação de CO₂ (*A*), da taxa de transpiração (*E*) e da condutância estomática (*g*), em função da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (irradiância) (*I*) em milho, arroz e trigo, encontram-se na figura 1. Nas três espécies, as curvas de resposta de *A* apresentaram a forma característica de uma hipérbole retangular, porém com variações quanto ao valor máximo de *A* (*A*_{máx}) e o ponto de saturação em relação a *I*. Esses modelos de respostas estão de acordo com outros estudos, relatados na literatura para essas mesmas espécies (Tanaka et al., 1966; Beadle et al., 1985; Dwyer & Stewart, 1986). *A*_{máx} foi de 42, 27 e 19 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente, para milho, arroz e trigo. A fotossíntese não apresentou saturação lumínica em milho, à semelhança do que ocorre entre as espécies C₄. Arroz e trigo, porém, espécies C₃, apresentaram saturação lumínica, respectivamente, a 1.100 e 800 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 1 A, B e C). Embora as temperaturas da folha e do ar e o DPV entre a folha e o ar tenham variado significativamente durante os períodos de medidas (Quadro 1), a curva de fotossíntese, sob condições naturais e sem deficiência hídrica, foi determinada, principalmente, pela variação de *I*, conforme também observaram Marshall & Biscoe (1980).

As curvas de respostas de g em relação a I , nas três espécies, também apresentaram a forma de uma hipérbole retangular, semelhante ao comportamento de A em relação a I (Figura 1 D, E e F). Os valores máximos de g ($g_{\text{máx}}$) ocorreram, respectivamente, para trigo, arroz e milho, em irradiâncias ao redor de 450, 600 e 1.500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mostrando que as duas espécies C3 (arroz e trigo) foram mais responsivas em relação a I , sob condições naturais. Padrões semelhantes de respostas de g ao incremento de I já foram observados para outras espécies C3 e C4 (Downes, 1971a; Turner & Begg, 1973; Raschke, 1979; Hutmacher & Krieg, 1983; Ceulemans et al., 1989). A irradiância para que $g_{\text{máx}}$ seja atingido varia marcadamente (100 a 2.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), dependendo da espécie, da idade da folha e do pré-condicionamento das plantas (Turner & Begg, 1973; Schulze & Hall, 1982; Dai et al., 1992). Há indicações de que as espécies C4 requerem maior nível de fluxo de fótons que as espécies C3, para atingir a abertura máxima dos estômatos (Burrows & Milthorpe, 1976; Schulze & Hall, 1982; Dai et al., 1992), à semelhança do que ocorreu neste trabalho. Turner & Begg (1973) observaram que a condutância em milho foi duas vezes menor que em tabaco, à mesma irradiância. Outros fatores, como temperatura, DPV e concentração interna de CO_2 também afetam a abertura estomática. No caso presente, entretanto, o comportamento de g deve representar a resultante da variação de todos esses fatores em conjunto (Quadro 1).

A transpiração pode ser estimada a partir da relação $E = g (w_i - w_a)$, onde $w_i - w_a$ representa a diferença entre a fração molar de vapor de água no espaço interno (w_i) e na atmosfera (w_a) (Cowan, 1982). Conseqüentemente, o aumento de E em função de I era esperado (Figura 1G, H e I), visto que g também aumentou com I (Figura 1D, E e F). Entretanto, nas três espécies, E aumentou praticamente de forma linear em função de I , enquanto g aumentou de forma hiperbólica (Figura 1D, E e F). Quando I aumentou, as temperaturas do ar e da folha e o DPV entre a folha e o ar também aumentaram, proporcionando maior demanda hídrica (Quadro 1). Assim, apesar de g ter-se mantido constante em valores de I acima da saturação (Fi-

gura 1D, E e F), a diferença ($w_i - w_a$) aumentou, justificando a relação linear entre E e I . Como esses fatores ambientais variaram simultaneamente, é difícil isolar o mais importante, apesar de o efeito de cada um deles estar estabelecido experimentalmente em condições de laboratório (Burrows & Milthorpe, 1976; Raschke, 1979). Dai et al. (1992) observaram que o aumento de DPV provocou queda em g e em A , porém E aumentou.

Comparativamente, o arroz apresentou os maiores valores de E , seguido pelo trigo e com valores bem menores, pelo milho (Figura 1G, H e I). A maior sensibilidade dos estômatos das espécies C3 (trigo e arroz) em relação a I , combinada com os maiores valores de g , implicaram maior perda de água por unidade de área foliar que na espécie C4 (milho), especialmente nas primeiras horas da manhã, quando os valores de g já atingiram seu valor máximo. Dai et al. (1992) também observaram que os maiores valores de E em espécies C3 (mamona e tabaco) em relação ao milho (C4), foram devidos aos maiores valores de g . Contudo, o maior valor de A em milho, em relação ao trigo e ao arroz, é devido às características anatômicas e metabólicas das espécies C4 (Black, 1985).

A figura 2 mostra respostas de E e de A em função da condutância estomática (g). A variação da abertura estomática afetou a transpiração e a fotossíntese em intensidades diferentes, conforme também observaram Cowan & Troughton (1971). Embora o aumento de E exerça um efeito refrigerante retroativo (diminui a pressão de vapor na folha), a relação E em função de g é muito próxima da linearidade, devido ao aumento da demanda hídrica, como foi discutido.

A resposta de A em função de g , por sua vez, apresentou a forma de uma hipérbole retangular, onde A se apresentou saturado em relação a g em valores acima de 0,7, 0,9 e 0,7 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, para milho, arroz e trigo (Figura 2D, E e F). A ausência de resposta de A ao incremento de g , acima dos valores de saturação, indica que outros mecanismos, além de abertura estomática, estão controlando a assimilação de CO_2 (Hutmacher & Krieg, 1983).

Quadro 1. Temperaturas da folha, do ar e déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar (DPV)

Variável	Temperatura da folha		Temperatura do ar		DPV	
	7h	13h	7h	13h	7h	13h
	°C		°C		kPa	
Milho	22,3	34,0	21,3	31,2	- 0,3	- 1,33
Arroz	22,0	34,0	22,0	31,5	- 0,8	- 1,40
Trigo	17,5	28,1	13,6	26,6	- 0,08	- 0,78

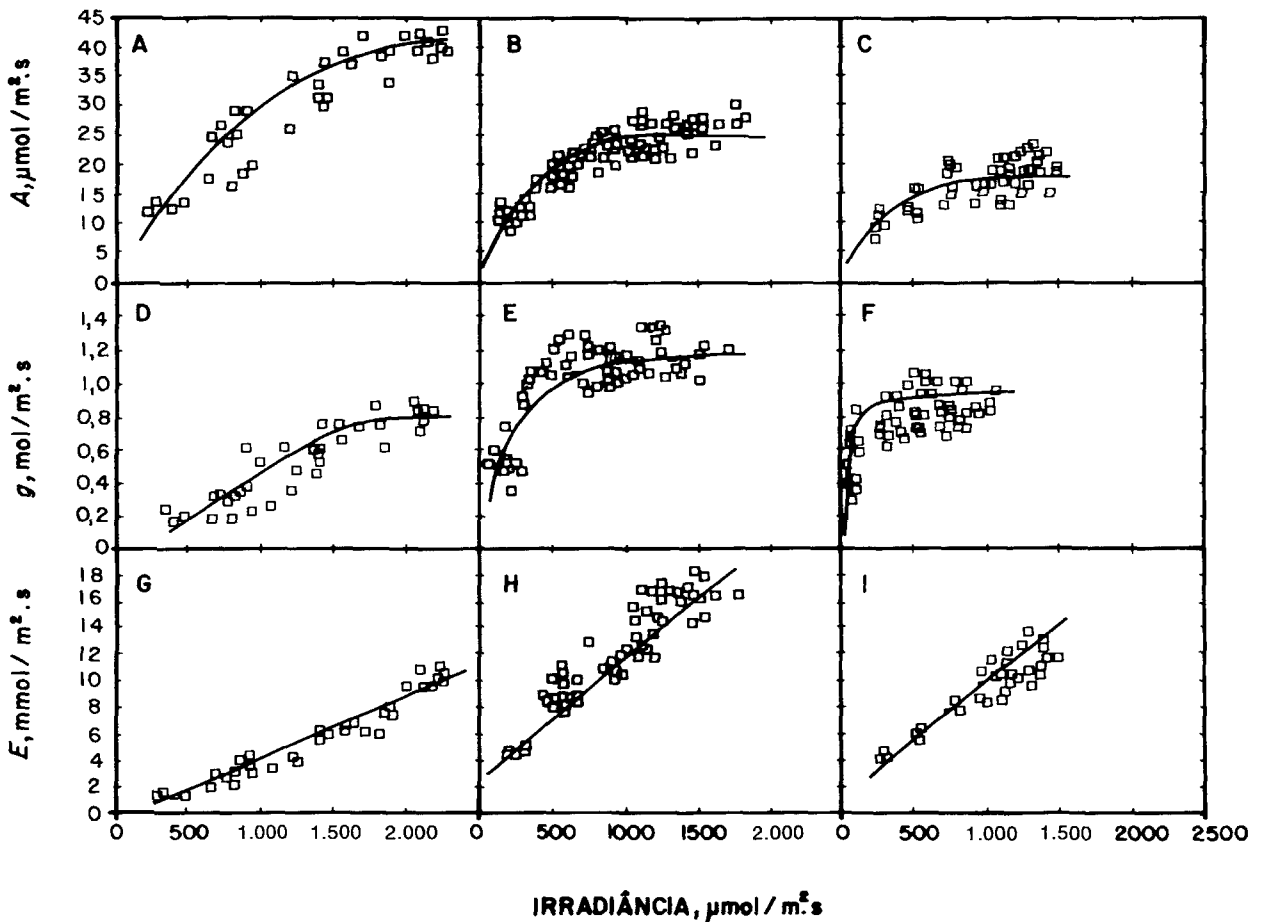


Figura 1. Respostas da taxa de fotossíntese (A), da condutância estomática (g) e da taxa de transpiração (E) em função da irradiância, em milho (A, D e G), arroz (B, E e H) e trigo (C, F e I), sob condições naturais.

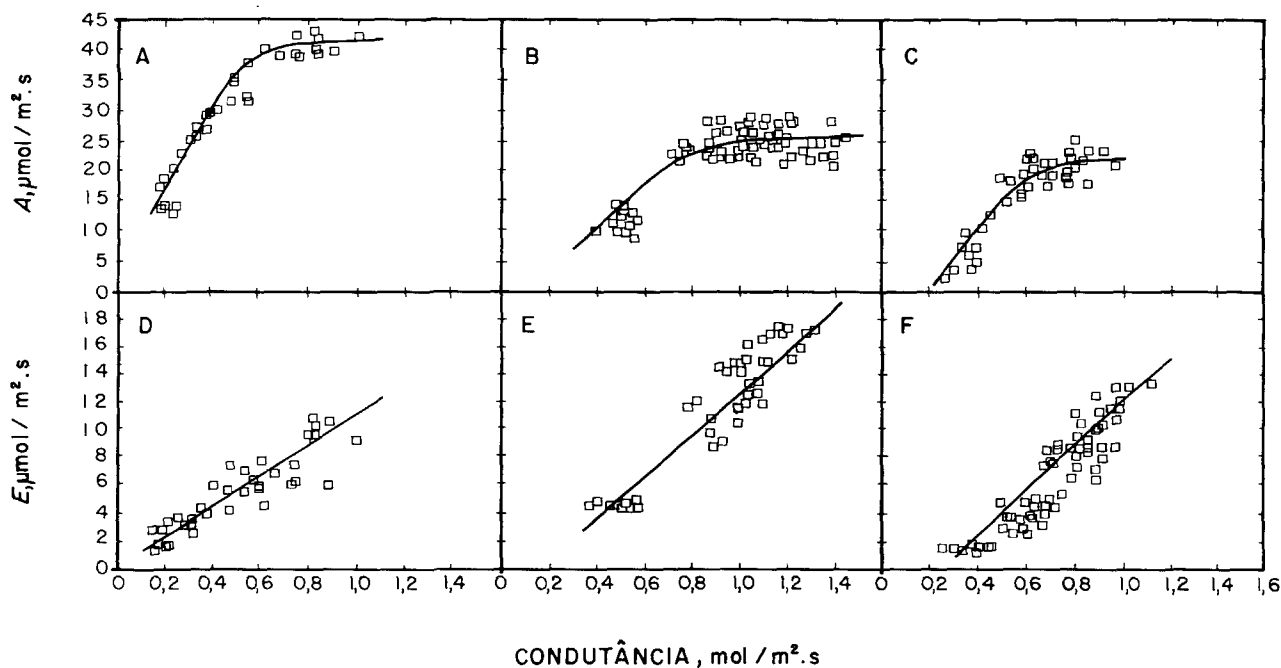


Figura 2. Respostas das taxas de fotossíntese (A) e de transpiração (E) à variação da condutância estomática (g) em milho (A e D), arroz (B e E) e trigo (C e F), sob condições naturais.

A taxa de assimilação de CO_2 pode ser estimada pela relação $A = g(c_i - c_a)$, onde $(c_i - c_a)$ representa a diferença da concentração molar de CO_2 entre o espaço intercelular (c_i) e a atmosfera (c_a). Quando I e as demais condições atmosféricas se mantêm constantes, A e a concentração interna de CO_2 tendem a manter-se constantes (Farquhar & Sharkey, 1982). Quando I aumenta, A também aumenta, até certos limites característicos de cada espécie e dependentes do tipo de metabolismo fotossintético C3 ou C4 (Figura 1A, B e C). O aumento de A provoca queda na concentração interna de CO_2 , exercendo forte efeito retroativo negativo, podendo, conseqüentemente, causar queda em A . A queda na concentração interna de CO_2 , porém, estimula maior abertura estomática, permitindo maior penetração de CO_2 para a cavidade subestomática (Raschke, 1979; Dai et al., 1992). O mecanismo de abertura estomática em resposta à concentração interna de CO_2 parece agir também em conjunto com outros estímulos, como intensidade e qualidade da radiação solar (Raschke, 1979; Farquhar & Sharkey, 1982).

Autores demonstraram o aumento de A e da concentração interna de CO_2 com o aumento de g , como Raschke (1979); Farquhar & Sharkey (1982); Cornish et al. (1991); Dai et al. (1992). Para baixa concentração interna de CO_2 , a enzima ribulose bisfosfato (RuP_2) carboxilase-oxigenase (rubisco) fica saturada com respeito ao substrato RuP_2 . O aumento da concentração interna de CO_2 provoca aumento linear de A até a fotossíntese atingir o valor máximo. Incrementos na fotossíntese, além desse ponto, não ocorrem devido à saturação de CO_2 (Cowan, 1982) e à limitação quanto à capacidade de regeneração de RuP_2 (Farquhar & Sharkey, 1982), ou seja, mesmo que ocorra um aumento na concentração interna de CO_2 , não ocorre aumento de A .

Na figura 2, verifica-se que, na região da curva onde há ausência de resposta de A em função de g , o aumento na condutância provoca aumentos somente em E e, conseqüentemente, há queda na eficiência fotossintética do uso de água. A figura 3 (A, B e C) mostrou essa relação entre A e E , ou seja, E continua a crescer mesmo após A ter atingido

seu valor máximo. Comportamento semelhante foi descrito por outros autores, tanto em espécies C3 como em C4 (Cowan & Troughton, 1971; Dubbe et al.,1978; Farquhar et al.,1980; Vu et al.,1986; Machado et al.,1994b). Sob condições controladas, em níveis comparáveis de g, Downes (1971b) de-

monstrou que a fotossíntese em sorgo (C4) foi maior que em trigo, sugerindo maiores vantagens das espécies C4 para condições de estresse. A partir da figura 3, verifica-se que a relação $A_{máx}/E$ foi de $5,3 \cdot 10^{-3}$ mmol de CO_2 /mmol de H_2O para o milho, $4,0 \cdot 10^{-3}$ para o trigo e $2,8 \cdot 10^{-3}$ para o arroz.

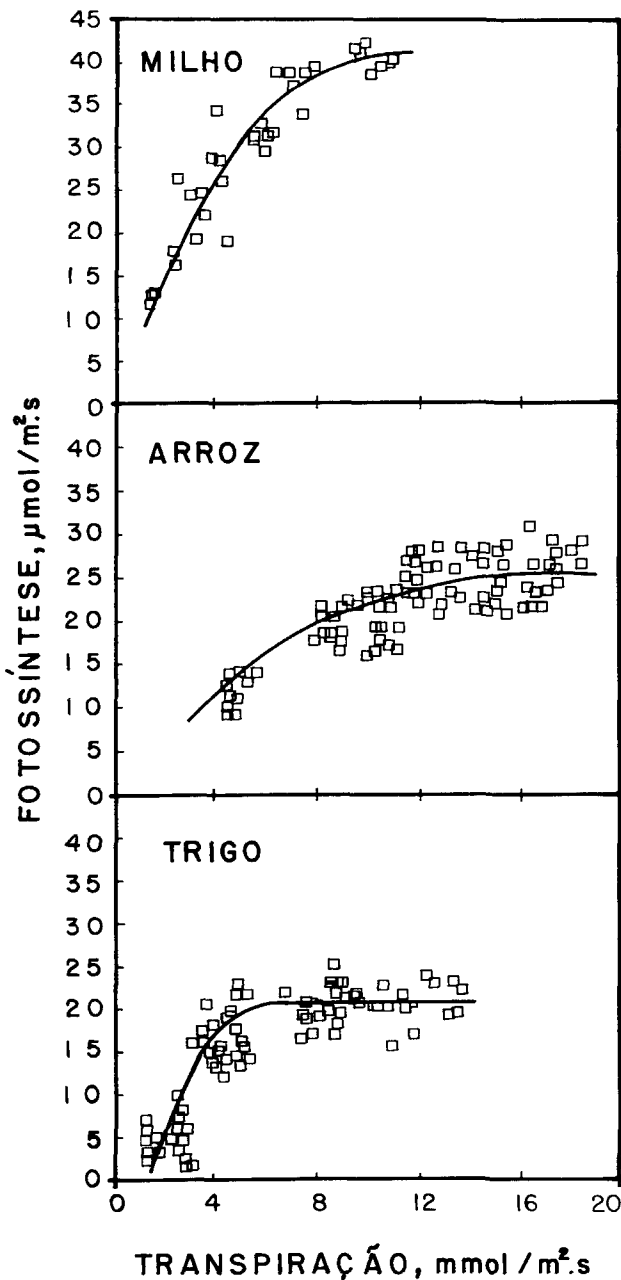


Figura 3. Relação entre as taxas de fotossíntese e de transpiração, em milho, arroz e trigo, sob condições naturais.

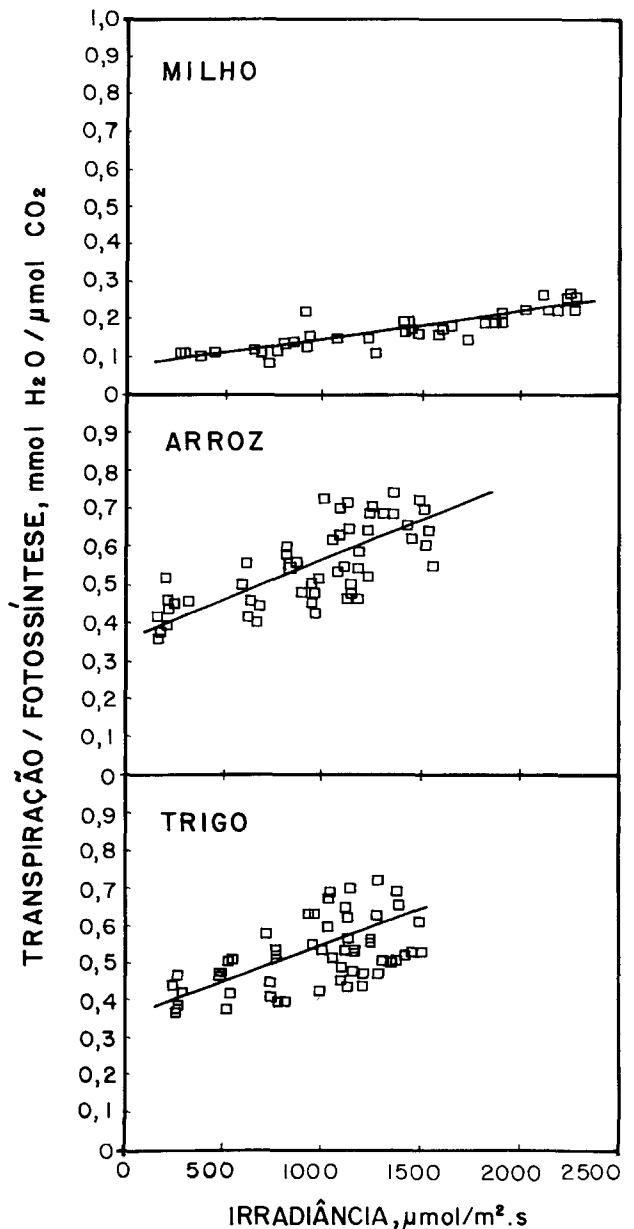


Figura 4. Variação da eficiência fotossintética do uso da água (razão transpiração/fotossíntese) em função da irradiância, em milho, arroz e trigo, sob condições naturais.

A figura 4 mostrou que a relação E/A aumentou em função da variação de I em milho, arroz e trigo. Tal comportamento é explicado pelo fato de que E cresceu linearmente, enquanto A aumentou de forma hiperbólica, tanto com o aumento de I como de g (Figura 2). Cowan & Troughton (1971) também observaram que a relação E/A diminuiu com a elevação de g em função do comportamento diferencial entre E e A . Outro fato que provocou a queda da relação E/A foi o aumento de DPV com o aumento de I .

Tanto a relação E/A , como seu aumento em resposta a I , foram maiores nas espécies C3 que no milho, para qualquer nível de I . Downes (1971b) sugeriu que a eficiência fotossintética do uso de água nas espécies C4 é uma das causas de sua vantagem adaptativa sobre C3, quando há limitação da abertura estomática.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BEADLE, C.L.; LONG, S.P.; IMBAMBA, S.K.; HALL, D.O. & OLEMBO, R.J. *Photosynthesis in relation to plant production in terrestrial environments*. 1.ed. Oxford, Tycooly Publishing, 1985. 156p.
- BLACK, C.C. Efficiency of carbon assimilation. In: NEYRA, C.A., ed. *Biochemical basis of plant breeding: carbon metabolism*. Boca Raton, C.R.C. Press, 1985. v.1, p.73-88.
- BURROWS, F.J. & MILTHORPE, F.L. Stomatal conductance in the control of gas exchange. In: KOZLOWSKI, T.T., ed. *Water deficits and plant growth*. New York, Academic Press, 1976. v. 4, p. 103-152.
- CEULEMANS, R.; HINCKLEY, T.M. & IMPENS, I. Stomatal response of hybrid poplar to incident light, sudden darkening and leaf excision. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, **75**(2):174-182, 1989.
- CORNISH, K.; RADIN, J.W.; TURCOTTE, E.L.; LU, Z. & ZEIGER, E. Enhanced photosynthesis and stomatal conductance of pima cotton (*Gossypium barbadense* L.) bred for increased yield. *Plant Physiology*, Lancaster, **97**(2):484-489, 1991.
- COWAN, I.R. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B. & ZIEGLER, H., eds. *Physiological plant ecology*. II. Water relations and carbon assimilation. Berlin, Springer-Verlag, 1982. v. 12B, p. 589-613. (Encyclopedia of plant physiology)
- COWAN, I.R. & TROUGHTON, J.H. The relative role of stomata in transpiration and assimilation. *Planta*, Berlin, **97**(4):325-336, 1971.
- DAI, Z.; EDWARD, G.E. & KU, M.S.B. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (Castor bean) by leaf to air vapor pressure deficit. *Plant Physiology*, Lancaster, **99**(4):1426-1434, 1992.
- DOWNES, R.W. Relationship between evolutionary adaptation and gas exchange characteristics of diverse sorghum taxa. *Australian Journal of Biological Science*, Melbourne, **24**(4):843-852, 1971a.
- DOWNES, R.W. Adaptation of sorghum plants to light intensity: its effect on gas exchange in response to changes in light, temperature, and CO₂. In: HATCH, M.D.; OSMOND, C.G. & SLATYER, R.O., eds. *Photosynthesis and photorespiration*. New York, Wiley - Interscience, 1971b. p. 57-62.
- DUBBE, D.R.; FARQUHAR, G.D. & RASCHKE, K. Effect of abscisic acid on the gain of the feedback loop involving carbon dioxide and stomata. *Plant Physiology*, Lancaster, **62**(3):413-417, 1978.
- DWYER, M. & STEWART, D.W. Effect of leaf age and position on net photosynthetic rates in maize (*Zea mays* L.). *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, **37**(1):29-46, 1986.
- FARQUHAR, G.D. & RASCHKE, K. On the resistance to transpiration of the sites of evaporation within the leaf. *Plant Physiology*, Lancaster, **60**(6): 1000-1005, 1978.
- FARQUHAR, G.D.; SCHULZE, E.D. & KÜPPERS, M. Responses to humidity by stomata of *Nicotina glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimization of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Australian Journal of Plant Physiology*, Melbourne, **7**(3):315-327, 1980.
- FARQUHAR, G.D. & SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, Boca Raton, **33**:317-345, 1982.

- HUTMACHER, R.B. & KRIEG, D.R. Photosynthetic rate control in cotton. Stomatal and nostonatal factors. *Plant Physiology*, Lancaster, **73**(3):658-661, 1983.
- MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A. & TICELLI, M. Relações fonte-dreno em trigo submetido à deficiência hídrica no estágio reprodutivo. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, São Carlos, **5**(2):145-150, 1993.
- MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.M.A.; TICELLI, M.; AZZINI, L.E. & TISSELLI F^o, O. Fotossíntese e crescimento de panículas em arroz de sequeiro (*Oryza sativa* L. cv. IAC-165). *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, **17**(1):37-43, 1994a.
- MACHADO, E.C.; QUAGGIO, J.A.; LAGÔA, A.M.M.A.; TICELLI, M. & FURLANI, P.R. Trocas gasosas e relações hídricas em laranjeiras com clorose variegada dos citros. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, São Carlos, **6**(1):53-57, 1994b.
- MACHADO, E.C.; SILVEIRA, J.A.G. da; VITORELLO, V.A. & RODRIGUES, J.L.M. Fotossíntese, remobilização de reservas e crescimento de grãos em dois híbridos de milho sob deficiência hídrica na fase de enchimento dos grãos. *Bragantia*, Campinas, **51**(2): 151-159, 1992.
- MARSHALL, B. & BISCOE, P.V. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance: I. Derivation. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, **31**(120):29-39, 1980.
- PASSIOURA, J.B. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B. & ZIEGLER, H., eds. *Physiological plant ecology*. II. Water relations and carbon assimilation. Berlin, Springer-Verlag, 1982. v. 12B, p. 5-33. (Encyclopedia of plant physiology)
- RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms. In: HAUPT, W. & FEINLEIB, M.E., eds. *Physiology of movements*. Berlin, Springer-Verlag, 1979. v. 7, p.383-441. (Encyclopedia of plant physiology)
- SCHULZE, E.D. & HALL, A.E. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B. & ZIEGLER, H., eds. *Physiological plant ecology*. II. Water relations and carbon assimilation. Berlin, Springer-Verlag, 1982. v. 12B, p.181-230. (Encyclopedia of plant physiology)
- TANAKA, A.; KAWANO, K. & YAMAGUCHI, J. *Photosynthesis, respiration, and plant type of the tropical rice plant*. Los Baños, the International Rice Research Institute, 1966. 46p. Technical Bulletin, 7.
- TURNER, N.C. & BEGG, J.E. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum, and tobacco under field conditions. I. At high soil water potential. *Plant Physiology*, Lancaster, **51**(1):31-36, 1973.
- VU, J.C.V.; YELENOSKY, G. & BAUSHER, M.G. CO₂ exchange rate, stomatal conductance, and transpiration in attached leaves of 'Valência' orange. *HortScience*, Alexandria, **21**(1):143-144, 1986.