

ASPECTOS FISIOLÓGICOS DA PRODUTIVIDADE VEGETAL¹

ANTONIO ROBERTO PEREIRA²

RESUMO - Integrando-se fotossíntese e respiração, segundo modelo de McCree e Thornley, onde uma parte da respiração é utilizada na manutenção e outra no crescimento da planta, mostra-se que as produtividades obtidas para as diversas culturas estão em consonância com suas potencialidades genéticas. A produtividade potencial é função da eficiência de conversão que tem como fonte principal de variação a composição da fitomassa formada. A produtividade é maior em plantas ricas em carboidratos e menor naquelas ricas em proteínas e óleos. Considerando-se como padrão a maior produtividade média obtida sob condições comerciais de cultivo, verifica-se que a produtividade média mundial varia entre 25%, no caso do feijão, e 44%, no caso da soja; de modo geral, a média mundial situa-se ao redor de 30% da maior média observada comercialmente.

Termos para indexação: eficiência de conversão, melhoramento genético, produtividade potencial, composição da fitomassa.

PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF CROP YIELD

ABSTRACT - Integrating photosynthesis and respiration according to the McCree and Thornley model, where part of the respiration is used for maintenance and part for plant growth, it is shown that the yield obtained for several crops agree with their genetic potential. Yield potential is function of the conversion efficiency which is affected mainly by the composition of the phytomass formed. Yield is higher in carbohydrate rich plants and lower in those rich in proteins and oils. Taking the highest mean yield obtained under commercial field conditions it is shown that the world average yield varies between 25%, for the edible bean, and 44%, for the soybean; in geral, world

average is about 30% of the highest observed yield.

Index Terms: conversion efficiency, breeding, potential productivity, phytomass composition.

TEXTO

A fotossíntese é o processo fisiológico responsável pela captura da energia solar e sua subsequente transformação bioquímica em compostos orgânicos que resultam em alimento, fibra, celulose e energia. Ao processo de oxidação dos compostos orgânicos para liberação da energia necessária à manutenção e ao crescimento das plantas denomina-se respiração.

Conceitualmente, fotossíntese e respiração são processos antagônicos, onde o primeiro representa ganho e o segundo perda de energia. Essa visão fisiologicamente distorcida é resultante da filosofia reducionista que dominou a ciência desde o século XVII. O reducionismo induziu ao estudo isolado dos diferentes processos, permitindo grandes avanços até o nível molecular; no entanto, todo processo fisiológico só se justifica dentro de um contexto maior, como parte de um sistema. Para se ter visão holística, panorâmica, do sistema, é necessário o desenvolvimento de modelos integrativos dos diferentes processos e suas interações. Desse modo, fotossíntese e respiração podem ser analisadas como componentes de um sistema autográfico produtivo.

Partindo do pressuposto que o produto da fotossíntese deve ser utilizado no mesmo dia McCree (1970), experimentalmente, e Thornley (1970), teoricamente, desenvolveram um modelo que permite quantificar sua utilização e distribuição. A quantidade total de substrato (ΔS) produzido pela fotossíntese bruta (F_b), num intervalo

¹ Aceito para publicação em 04/07/89.

² Eng. Agr., Ph. D., Pesquisador Científico VI, Seção de Climatologia Agrícola e Centro de Computação, Instituto Agrônomo, Caixa Postal 28, Campinas, SP, 13001.

de tempo (Δt), é dada por

$$\Delta S = Fb * \Delta t. \quad (1)$$

Teoricamente, ΔS pode ser utilizado em dois processos, crescimento (ΔSc) e manutenção (ΔSm), isto é,

$$\Delta S = \Delta Sc + \Delta Sm. \quad (2)$$

Crescimento significa incorporação de nova fitomassa; manutenção é o processo de reposição de compostos degradados, de conservação dos gradientes eletroquímicos das membranas, enfim, de recomposição das células, não resultando em incremento de fitomassa (Penning de Vries, 1975 a, b). ΔSm é totalmente respirado, respiração de manutenção, sendo proporcional à fitomassa existente (W), ou seja,

$$\Delta Sm = M * W * \Delta t, \quad (3)$$

onde M é o coeficiente de respiração de manutenção. A equação (3) indica que quanto maior a planta, maior sua respiração de manutenção. Porém, essa não é a única forma de respiração, pois parte de ΔSc também é respirada (ΔSr), respiração de síntese, liberando energia para converter o restante em nova fitomassa (ΔW). Portanto;

$$\Delta S = \Delta W + \Delta Sr + \Delta Sm. \quad (4)$$

A eficiência (Y) do processo de conversão de fotossintetizados é dada pela relação entre o incremento da fitomassa (ΔW) e quantidade de substrato disponível para crescimento (ΔSc), isto é,

$$Y = \Delta W / \Delta Sc = \Delta W / (\Delta W + \Delta Sr). \quad (5)$$

Substituindo as equações (1) e (5) na equação (4), e rearranjando os termos resulta em

$$\Delta W / \Delta t = Y * (Fb - M * W), \quad (6)$$

onde $\Delta W / \Delta t$ representa a taxa de crescimento

da planta. Portanto, a taxa de crescimento resulta do balanço entre as taxas de fotossíntese e de respiração de manutenção. A equação (6) permite quantificar as interrelações entre crescimento, fotossíntese e respiração.

A taxa de fotossíntese varia grandemente entre plantas com metabolismo tipo C4, C3 e CAM de fixação de CO₂ atmosférico. As plantas C4 são mais eficientes fotossinteticamente, dentre as quais se destacam milho, cana-de-açúcar, sorgo e capins tropicais. As plantas C3, menos eficientes, incluem arroz, feijão, trigo, soja, algodão, amendoim, batata, mandioca. Entre as do tipo CAM estão abacaxi e sisal.

Mesmo para plantas de uma espécie, a taxa de fotossíntese varia com a cultivar. No entanto, não há evidência experimental nem de existência de relação positiva entre produtividade e taxa de fotossíntese, nem que seleção para taxa de fotossíntese tenha resultado em maior produtividade (Evans, 1975; Elmore, 1980). O paradoxo de não correlação entre produtividade e taxa de fotossíntese poder ser explicado através da análise quantitativa do crescimento (índice de colheita) e da eficiência de conversão (Y). Em cereais, o aumento na produtividade resultou da seleção de plantas menos competitivas (Jennings & Aquino, 1968; Donald, 1968), mas com maior capacidade de alocação de produtos fotossintetizados aos grãos (Donald, 1962; Donald & Hamblin, 1976; Duncan et al., 1978; Borlaug, 1983; Snyder & Carlson, 1984; Neyra, 1985). Em arroz, Jennings & Jesus (1968) encontraram relação negativa entre produtividade e competitividade das plantas, ou seja, plantas mais competitivas investem mais na produção de colmo e folhas e menos em grãos; portanto, apresentam menor índice de colheita. O controle de ervas invasoras elimina a necessidade de plantas altas, com folhas largas e competitivas, permitindo seleção de plantas que investem maior proporção de suas reservas em órgãos de importância econômica (Evans, 1975).

Portanto, mesma taxa de fotossíntese acarreta taxa de crescimento inversamente proporcional ao tamanho da planta, em função da respiração de manutenção. Isso explica, em parte, a maior produtividade em variedades de porte reduzido,

principalmente em cereais. O valor de M varia principalmente com a temperatura (McCrree, 1970) e com a idade da planta (Hunt & Loomis, 1970). Quanto maior a temperatura maior a atividade metabólica dos tecidos e, conseqüentemente, maior degradação das células; portanto, M aumenta com aumento da temperatura. A atividade metabólica diminui com a idade dos tecidos, acarretando decréscimo no valor de M. Plantas mais velhas necessitam, proporcionalmente, menor quantidade de carboidratos para sua manutenção.

A eficiência de conversão (Y) tem com fonte principal de variação a composição da fitomassa formada (Penning de Vries, 1975a; Penning de Vries et al., 1983). A composição da fitomassa varia com espécie e também com a cultivar. Basicamente, cinco grupos de substâncias são encontradas nas plantas: carboidratos, proteínas, lipídios, lignina e ácidos orgânicos. No entanto, o produto primário da fotossíntese é carboidrato e sua conversão em outros compostos orgânicos envolve um custo energético representado pela respiração de síntese (ΔSr). De modo geral, 1g de carboidrato fotossintetizado resulta em: (1) 0,404g de proteínas; (2) 0,33g de lipídeos; (3) 0,472g de lignina; (4) 0,826g de carboidrato estrutural; (5) 1,104g de ácidos orgânicos (Penning de Vries et al., 1983).

Assim fica mais claro entender porque a seleção para aumento no teor de proteína ou óleo vem sempre acompanhada de redução de produtividade, pois esses compostos são altamente energéticos, com alto custo de síntese e baixo coeficiente de conversão. A Tabela 1 apresenta a composição média e a eficiência de conversão de algumas culturas. A composição de algum cultivar poder diferir substancialmente dos valores médios apresentados. No entanto, esses dados permitem comparação entre espécies. Nota-se que Y decresce com o decréscimo no teor de carboidratos. Relativamente, 1t de cana-de-açúcar ou mandioca equivale a 0,86t de feijão e a 0,85t de amendoim.

A Tabela 2 mostra que as produtividades obtidas em condições naturais classificam as diversas culturas de acordo com seu potencial de produção. Apenas para a cultura do feijão, por inúmeros problemas econômicos de manejo e de sensibilidade a estresses, a produtividade obtida não corresponde à esperada. Teoricamente, a produtividade do feijão deveria ser maior que aquelas da soja e amendoim. Outro aspecto que se destaca é que tanto a maior média como média mundial estão bem abaixo da máxima produtividade registrada. Considerando a maior média como algo mais compatível com a realidade, verifica-se que

TABELA 1 - Composição média e eficiência de conversão (Y) de algumas culturas⁽¹⁾

Cultura	Órgão	Composição (% Massa Seca)					Y
		Carb.	Prot.	Lip.	Lig.	Ac. Org.	
Cana-de-açúcar(2)	Colmo	88	2	1	7	1	0,78
Mandioca	Tubérculo	87	3	1	3	3	0,78
Batata-doce	Tubérculo	84	5	2	3	3	0,76
Batata	Tubérculo	78	9	0	3	5	0,75
Milho	Espiga (sem.-70%)	75	8	4	11	1	0,73
Arroz	Panícula (grãos-60%)	76	8	2	12	1	0,73
Trigo	Panícula (grãos-85%)	76	12	2	6	2	0,73
Feijão	Vagem (sem.-85%)	60	23	2	7	4	0,67
Girassol	Inflorescência (sem.-44%)	45	14	22	13	3	0,60
Algodão	Capulho (sem.-65%; lint.-35%)	40	21	23	8	4	0,57
Soja	Vagem (sem.-80%)	29	37	18	6	5	0,53
Amendoins	Vagem (sem.-75%)	14	27	39	14	3	0,45

Fonte: (1) Penning de Vries et al. (1983)

(2) Valsechi & Oliveira (1964)

TABELA 2 — Produtividade de algumas culturas⁽¹⁾

Cultura	PRODUTIVIDADE (t/ha)						
	Máx	Maior	Média	Mundial (3)	(2)/(1)	(3)/(1)	(3)/(2)
	Reg.(1)	Média (2)					
Milho	23,2	7,5 N. Zelândia		3,0	0,32	0,12	0,40
Arroz	17,8	7,0 Gabão		2,5	0,39	0,14	0,36
Trigo	12,0	5,7 Holanda		1,8	0,48	0,15	0,32
Soja	7,4	3,4 Itália		1,5	0,46	0,20	0,44
Amendoim	5,0	3,8 Malásia		1,0	0,76	0,20	0,26
Feijão	5,0	2,4 Egito		0,6	0,48	0,12	0,25

Fonte: (1) Tanaka (1983)

a média mundial varia entre 25%, no caso do feijão, e 44%, no caso da soja; de modo geral, a média mundial situa-se ao redor de 30% da maior média observada. Nota-se também, que as maiores produtividades médias nem sempre foram obtidas em países tecnologicamente mais desenvolvidos.

REFERÊNCIAS

- BORLAUG, N. E. Contributions of conventional plant breeding to food production. *Science*, 219:689-93, 1983.
- DONALD, C. M. In search of yield. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 28:171-8, 1962.
- . The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, 17:385-403, 1968.
- & HAMBLIN, J. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Advances in Agronomy*, 28:361-405, 1976.
- DUNCAN, W. G.; McCLOUD, D. E.; McGRAW, R. L. & BOOTE, K. J. Physiological aspects of peanut yield improvement. *Crop Science*, 18:1015-20, 1978.
- ELMORE, C. D. The paradox of no correlation between leaf photosynthetic rates and crop yield. In: Hesketh, J. D. & Jones, J. W. eds. *Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models*. Boca Raton, CRC Press, 1980, p155-67.
- EVANS, L. T. The Physiological basis of crop yield. In: Evans, L. T. ed. *Crop Physiology*. London, Cambridge University Press, 1975, p327-55.
- HUNT, W. F. & LOOMIS, R. S. Respiration modelling and hypothesis testing with a dynamic model of sugar beet growth. *Annals of Botany*, 44:5-17, 1979.
- JENNINGS, P.R. & AQUINO, R. C. Studies on competition in rice. III - The mechanism of competition among phenotypes. *Evolution*, 22:119-22:529-42, 1968.
- & JESUS, J. de Studies on competition in rice. I - Competition in mixtures of varieties. *Evolution*, 22:119-24, 1968.
- McCREE, K. J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Setlik, I. ed. *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Wageningen, Pudoc, 1970. p221-30.
- NEYRA, C. A. Plant breeding: biochemistry and crop productivity. In: Neyra, C. A. ed. *Biochemical Basis of Plant Breeding - Carbon Metabolism*. Boca Raton, CRC Press, 1985. V.1, p3-14.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. Use of assimilates in higher plants. In: Cooper, J. P. ed. *Photosynthesis and productivity in different Environments*. London, Cambridge University Press, 1975a. p459-80.
- . The cost a maintenance in plant cells. *Annals of botany*, 339:77-92, 1975b.
- ; van LAAR, H. H. & CHARDON, M. C. M. Bioenergetics of growth of seeds, fruits and storage organs. In: *Symposium on Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments*. Los Baños, Philippines, IRRI, 1983. p37-59.
- SNYDER, F. W. & CARLSON, G. E. Selecting for partitioning of photosynthetic products in crops. *Advances in Agronomy*, 37:47-72, 1984.
- TANADA, A. Physiological aspects of productivity of field crops. In: *Symposium on Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments*. Los Baños, Philippines, IRRI, 1983. p61-80.
- THORNLEY, J. H. M. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*, 227:304-5, 1970.
- VALSÉCHI, O. & OLIVEIRA, E. N. A cana-de-açúcar como matéria - prima. In: *Cultura e Adubação da Cana - de - Açúcar*. São Paulo, Instituto Brasileiro de Potassa, 1964. p319-68.