

EFICIÊNCIA FOTOSINTÉTICA Y DE USO DEL AGUA POR MALEZAS¹

Characteristics Associated To Photosynthesis and Water Use of Weed Species

ASPIAZÚ, I.², SEDIYAMA, T.³, RIBEIRO JR., J.I.⁴, SILVA, A.A.³, CONCENCO, G.⁵, GALON, L.⁶, FERREIRA, E.A.⁷, SILVA, A.F.⁸, BORGES, E.T.⁹ y ARAUJO, W.F.¹⁰

RESUMEN - El objetivo de este trabajo fue evaluar las características asociadas con la eficiencia fotosintética y del uso del agua en especies de malezas. Los tratamientos fueron compuestos por las especies *Bidens pilosa*, *Commelina benghalensis* y *Brachiaria plantaginea*, sembradas individualmente en las unidades experimentales. El diseño experimental fue en bloques al azar en una factorial 3 x 4 con tres repeticiones. Se evaluaron características asociadas con el uso del agua – tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (Gs), presión de vapor en la cavidad subestomatal (E_{an}) y la eficiencia del uso del agua (EUA) - así como la fotosíntesis - concentración interna de CO₂ en la hoja (C_i), CO₂ consumido durante la evaluación (ΔC), temperatura media de las hojas en el momento de la evaluación (T_{leaf}) y la tasa fotosintética (A). *B. plantaginea* presentó menor E, menor EUA y más altos A y C_i, diferenciando de las otras especies. *B. pilosa* mostró valores más bajos de EUA, A y T en comparación con otras especies. Según los resultados, se puede concluir que la *B. plantaginea* fue más eficiente en las características relacionadas con la fotosíntesis, es decir, más eficiente en el aprovechamiento de la luz. *B. pilosa* fue más eficiente en las características relacionadas con el uso del agua.

Palavras-clave: *Bidens pilosa*, *Commelina benghalensis*, *Brachiaria plantaginea*, competencia.

ABSTRACT - The objective of this study was to evaluate characteristics associated with the photosynthetic efficiency and water use of weed species. Treatments were composed by the species ***Bidens pilosa***, ***Commelina benghalensis*** and ***Brachiaria plantaginea***, sown individually in the experimental units. The experimental design was in randomized blocks in a 3 x 4 factorial, with three repetitions. Characteristics associated with water use – transpiratory rate (E), stomatal conductance (Gs), vapor pressure in the substomatal chamber (E_{an}) and water use efficiency (WUE) – as well as photosynthesis - internal leaf CO₂ concentration (C_i), CO₂ consumed during the evaluation (ΔC), leaves average temperature at evaluation time (T_{leaf}) and photosynthetic rate (A) – were evaluated. ***B. plantaginea*** showed lower E, lower WUE and higher A and C_i, differing from the other involved species. ***B. pilosa*** showed lower values of WUE, A and T when compared to the other species. According to the results, it can be concluded that ***B. plantaginea*** was more efficient in characteristics related to the photosynthesis, i.e., more efficient use of light. ***B. pilosa*** was more efficient in characteristics related to water use.

Keywords: *Bidens pilosa*, *Commelina benghalensis*, *Brachiaria plantaginea*, competition.

¹ Recebido para publicação em 30.6.2009 e na forma revisada em 12.3.2010.

² Eng^o-Agr^o, D.Sc., Professor da Universidade Estadual de Montes Claros – UNIMONTES, Janaúba-MG, <aspiazu@gmail.com>;

³ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Professor do Dep. de Fitotecnia, Univesrsidade Federal de Viçosa – DFT/UFV, 36570-000 Viçosa-MG; ⁴ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Prof. do Dep. de Estatística, DPE/UFV; ⁵ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Vamont Industries, Inc. USA. Valmont Industries – Irrigation Division, 7002 North 288th Street, P.O. Box 358, Valley, NE 68064 USA; ⁶ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Professor da Faculdade da Amazônia – FAMA, Vilhena-RO; ⁷ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Bolsista PNPd Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri – UFVJM, Diamantina-MG; ⁸ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Bolsista de Pós-Doutorado, DFT/UFV; ⁹ Estudante de graduação do curso de agronomia, UFV, bolsista iniciação científica; ¹⁰ Eng^o-Agr^o, D.Sc., Prof. da Universidade Federal de Roraima – UFRR, Boa Vista-RR.



INTRODUCCIÓN

Cuando las plantas son sometidas a competencia, las características fisiológicas de crecimiento y desarrollo normalmente son alteradas, lo que resulta en diferencias en la utilización de los recursos ambientales, especialmente en el uso del agua, que afecta directamente la disponibilidad de CO_2 y la temperatura en el mesófilo de la hoja, consecuentemente, la eficiencia fotosintética de la planta (Loreto & Bonggi, 1989).

La eficiencia del uso del agua se define por la relación entre los gramos del agua transpirados por un cultivo, por gramo de materia seca producida. De esta manera, las culturas más eficientes en el uso del agua producen más materia seca por gramo del agua transpirado. En plantas que presentan metabolismo C_3 o C_4 , el uso más eficiente del agua está directamente correlacionado con el tiempo de apertura estomática y resistencia estomática, ya que mientras la planta absorbe el CO_2 para la fotosíntesis, el agua se pierde por transpiración, con intensidad variable en función de la conductancia estomática y del gradiente de potencial entre la superficie foliar y la atmósfera, siguiendo una corriente de potenciales hídricos (Pereira-Netto et al., 2002).

Varios son los factores que influyen directa o indirectamente en la fotosíntesis; déficit hídrico, estrés térmico (Loreto & Bonggi, 1989), concentración interna y externa de gases (Kirschbaum & Pearcy, 1988) y composición e intensidad de la luz (Sharkey & Raschke, 1981). Aunque la capacidad de conducción e intercambio gaseoso por estomas se considera como la principal limitación de la asimilación de CO_2 para el proceso fotosintético (Hutmacher & Krieg, 1983), es poco probable que el intercambio de los gases por sí solo pueda limitar la tasa de fotosíntesis cuando en interacción con otros factores. La tasa fotosintética está directamente relacionada con la radiación fotosintéticamente activa (composición de la luz), a los factores de disponibilidad del agua, y al intercambio de los gases (Naves-Barbiero et al., 2000).

El objetivo de este trabajo fue evaluar las características asociadas a la eficiencia fotosintética y de uso del agua de las malezas

Bidens pilosa, *Commelina benghalensis* y *Brachiaria plantaginea*.

MATERIAL Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo en un ambiente abierto al final de la temporada de lluvias, en la Universidad Federal de Viçosa, en el campo experimental Diogo Alves de Mello. Las unidades experimentales consistieron de recipientes de fibra de vidrio con una capacidad de 150 dm^3 , rellenos con el suelo clasificado como Haplustox, previamente fertilizado según Novais et al. (2007).

Los tratamientos fueron compuestos por las especies *Bidens pilosa*, *Commelina benghalensis* y *Brachiaria plantaginea* cultivadas individualmente en las unidades experimentales. Fueron sembradas en cada parcela experimental, tal como el tratamiento especificado, las malezas *Bidens pilosa* (3 plantas m^{-2}) o *Brachiaria plantaginea* (6 plantas m^{-2}), donde la *Commelina benghalensis* trasplantada por plantones (3 plantas m^{-2}). Durante todo el periodo de realización del experimento se mantuvo la humedad del suelo en torno a $2/3$ de capacidad de campo por medio riego regular de acuerdo con la necesidad.

A los 60 días después de la emergencia de *Bidens pilosa* y *Brachiaria plantaginea* y trasplante de *Commelina benghalensis*, las evaluaciones se llevaron a cabo en las tres especies con un analizador de los gases infrarrojo (IRGA), modelo ADC-LCA 4 (Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, UK), entre 8 y 10 h de la mañana, siendo evaluadas las características asociadas con el uso del agua - tasa transpiratoria ($E - \text{H}_2\text{O mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), conductancia estomática ($G_s - \text{mol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$), presión de vapor en la cavidad subestomatal ($E_{\text{an}} - \text{mbar}$), eficiencia del uso del agua ($\text{EUA} - \text{mol de CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$), bien como las asociadas a la fotosíntesis - concentración interna de CO_2 en la hoja ($C_i \text{ mol mol}^{-1}$), CO_2 consumido durante la evaluación ($\Delta C - \text{mol mol}^{-1}$), temperatura media de las hojas en el momento de la evaluación ($T_{\text{leaf}} - ^\circ\text{C}$) y tasa fotosintética ($A - \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Las evaluaciones se llevaron a cabo en el tercio medio de la primera hoja completamente expandida del vástago

principal de *B. plantaginea*, en el trifolio central de la primera hoja completamente expandida de *B. pilosa*, y en la primera hoja completamente expandida de *C. benghalensis*.

Los datos fueron sometidos a análisis de varianza por el test F y, en caso de significancia, se compararon las medias a los pares ($p < 0.05$) por el test de la mínima diferencia significativa (LSD). Todos los análisis fueron ejecutadas en el software estadístico SAEG.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La conductancia foliar (G_s) no fue diferente ($P > 0,05$) entre las especies evaluadas, con valores alrededor de $0,06 \text{ mol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$. La conductancia foliar es compuesta en parte por la pequeña conductancia cuticular de la epidermis y, cuando los estomas están abiertos, ocurre control de esta por sus células guarda. Por eso, la G_s es proporcional al número y tamaño de estomas y a su diámetro de apertura, características que dependen de otros factores endógenos y ambientales (Brodrigg & Holbrook, 2003). La capacidad de intercambio de vapor del agua entre las superficies interior y exterior de la hoja fue

similar para todas las especies evaluadas (Tabla 1). El control de apertura y el cierre de estomas depende de varios factores tales como radiación solar, niveles de CO_2 en el mesófilo, humedad relativa (déficit de presión de vapor del aire), potencial hídrico, y otros de menor magnitud como el viento, sustancias de crecimiento y ritmos endógenos propios de cada especie.

De manera similar a la G_s , la E_{an} tampoco fue alterada ($P > 0,05$) en función de la especie evaluada. La E_{an} está directamente relacionada al estatus hídrico de la planta y a la dinámica del flujo de vapor del agua. Mesmo en una hoja con alta tasa transpiratoria, la humedad relativa en la cavidad subestomatal podrá superar un 95 % y el potencial hídrico resultante puede estar cerca de un 0% (cero), incrementando los intercambios con el ambiente, que tiene potencial hídrico muy negativo. Bajo estas condiciones, la presión de vapor es la presión de vapor de la saturación a la temperatura de la hoja. De esta forma, la E_{an} es controlada por el nivel de humedad y temperatura de la hoja, y actúa sobre la conductancia estomática de vapor del agua (G_s) y la transpiración (E).

Tabla 1 - Variables asociadas a la fotosíntesis e al uso del agua, en función de la especie de maleza

Uso del agua*				
Especie Maleza	G_s ($\text{mol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	E_{an} (mBar)	E ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	EUA ($\text{mol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$)
<i>Bidens pilosa</i>	0,08 a ^{1/}	19,90 a	2,17 a	0,98 b
<i>Commelina benghalensis</i>	0,07 a	21,57 a	2,40 a	1,26 b
<i>Brachiaria plantaginea</i>	0,04 a	20,30 a	1,71 b	4,85 a
CV (%)	32,9	4,2	16,8	91,3
Fotosíntesis*				
Especie Maleza	C_i (mol mol^{-1})	C (mol mol^{-1})	T_{leaf} (°C)	A ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>Bidens pilosa</i>	303,6 a	8,30 b	30,9 b	2,26 b
<i>Commelina. benghalensis</i>	282,1 b	8,17 b	34,3 a	3,07 b
<i>Brachiaria plantaginea</i>	31,2 c	21,83 a	35,1 a	8,44 a
CV (%)	73,6	61,5	7,4	73,2

^{1/} Medias seguidas por la misma letra, en la columna, no difieren entre si por el test LSD ($P > 0,05$). * Conductancia estomática de vapores de agua (G_s), presión de vapor en la cavidad subestomática (E_{an}), tasa transpiratoria (E), eficiencia del uso del agua (EUA), concentración interna de CO_2 en la hoja (C_i), CO_2 consumido (ΔC), temperatura de la hoja (T_{leaf}) y tasa fotosintética (A).



La especie *B. pilosa* es ampliamente conocida por su alta capacidad de extracción del agua del suelo, aunque no sea muy eficiente en el uso de la misma. Esta especie es capaz de mantener su crecimiento en valores de potencial hídrico en que la mayoría de las malezas atingió el punto de marchitamiento permanente, y, en algunos casos, se beneficia por la ocurrencia de estrés hídrico moderado (Procópio, 2004). La especie *B. plantaginea*, por otro lado, tiene distinta estrategia de *B. pilosa* para sobrevivir bajo el estrés hídrico. Mientras *B. pilosa* es muy eficiente en la extracción del recurso, *B. plantaginea* es eficiente en su uso, por presentar fisiología C_4 del metabolismo del carbono. Como *B. plantaginea* es capaz de continuar incorporando carbono mismo en concentraciones cerca de un cero ppm, puede pasar más tiempo con los estomas cerrados y aumentar la eficiencia del uso del recurso agua.

La disminución de la transpiración (E) está asociada al cierre de los estomas, y cambios en la apertura estomática causan alteraciones potenciales en el potencial hídrico, por actuar sobre la E (Brodribb & Hill, 2000). La planta tiende a cerrar sus estomas cuando los niveles de luz están bajo la radiación fotosintéticamente activa, o para evitar el estrés hídrico (Cochard et al., 2002). La planta de *B. plantaginea* fue superior ($P < 0,05$) a las demás cerca la pérdida del agua por transpiración. Presumiblemente, esto se debe al hecho de esta planta presentar metabolismo C_4 , y tener más bajo punto de compensación de CO_2 . Luego, es capaz de reducir la apertura de los estomas por mayor período de tiempo, lo que resulta en reducción de la pérdida del agua por transpiración. Las características G_s , E_{an} , y E están vinculadas en una relación costo-beneficio, pues los procesos de transpiración y de captura de CO_2 sólo ocurren cuando los estomas están abiertos, bien como la G_s . Además, E_{an} normalmente es muy reducida en los períodos de apertura estomática.

La eficiencia del uso del agua (EUA) representa la cantidad de CO_2 fijado para la producción de materia seca en función de la cantidad del agua transpirada. La mayor EUA ($P < 0,05$) observada para *B. plantaginea* sobre

las demás especies está directamente relacionada a la menor transpiración observada para esta especie, ya que, como las plantas C_4 son capaces de capturar el CO_2 bajo menores concentraciones en el mesófilo que las plantas C_3 , pasan menos tiempo con estomas abiertos (Tabla 1).

La C_i de la hoja diferio entre especies, de las que la *B. pilosa* mostró mayores ($P < 0,05$) niveles de CO_2 , seguida de *C. benghalensis* y *B. plantaginea* (Tabla 1). Esta es considerada una característica fisiológica influenciada por factores ambientales como la disponibilidad del agua, de la luz y de la energía, entre otros (Ometto et al., 2003). Cuanto más alta sea la tasa fotosintética de las especies, más rápido se consume el CO_2 , y menor es su concentración en el interior de la hoja, suponiéndose que los estomas estén cerrados (Corniani et al., 2006). El consumo de CO_2 aumenta las diferencias en la concentración de este gas entre el interior de la hoja y el ambiente externo, y que, por lo general, cuanto mayor sea el gradiente (ΔC), más rápidamente el CO_2 entrará en la hoja después de la apertura estomática en función de un mayor gradiente de concentración. Por eso, se constató también que la menor concentración interna de CO_2 (C_i) ocasionó mayor gradiente de gas entre el interior y el exterior de la hoja (ΔC).

En función del metabolismo de la planta, la temperatura de la hoja es, por lo general, superior a la del aire a su alrededor. Así, los cambios en el metabolismo pueden ser medidos indirectamente en función de la temperatura de la hoja mientras el mismo permanezca activo (Atkin et al., 2000). De acuerdo con lo visto para C_i y ΔC , la temperatura de la hoja fue menor ($P < 0,05$) para *B. pilosa*, pues esta mostró un menor consumo de CO_2 que las demás especies, con mayor C_i y menor ΔC que *B. plantaginea* (Tabla 1).

Similarmente a lo encontrado para las variables C_i , ΔC y T_{leaf} , la fotosíntesis fue mayor para *B. plantaginea* en comparación con otras especies (Tabla 1), probablemente en función de que esta presenta metabolismo C_4 , con un menor punto de saturación de CO_2 , mayor punto de compensación luminosa y mayor eficiencia del uso del agua que las plantas C_3 .

(Taiz & Zeiger, 2006). La fotosíntesis, y consecuentemente la respiración, dependen del flujo constante de CO_2 y O_2 entrando y saliendo de la célula; este libre flujo ocurre en función de la concentración de esos gases en los espacios intercelulares dependientes de la apertura estomática, controladora mayoritaria del flujo de estos (Messinger et al., 2006). Esta, a su vez, es en gran parte controlada por la turgescencia tanto de las células de guarda (que controlan la apertura de los estomas) como de las células epidérmicas de los estomas (Taiz & Zeiger, 2006). Un bajo potencial hídrico, que induce el cierre de los estomas y reduce la conductancia foliar, inhibe la fotosíntesis y también la respiración.

La luz afecta la apertura estomática indirectamente por su efecto en la asimilación de CO_2 (Sharkey & Raschke, 1981; Nishio et al., 1994). Sin embargo, la apertura estomática es menos dependiente de la C_i , respondiendo directamente a la luz (Radosevich, 1997). Así pues, en condiciones de competencia y sombreado, el balance de la luz que participa en el control de la apertura estomática y en el balance de los gases entre el interior de la hoja y el ambiente externo (Loreto & Bonggi, 1989; Tallman & Zeiger, 1988). En estudios con plantas de girasol sometidas a estrés hídrico, la concentración de CO_2 dentro de la hoja (C_i) aumentó, mientras que la tasa de fotosíntesis (A) se redujo. Al quitar el agente causante del estrés, la planta recuperó la capacidad fotosintética y normalizó el C_i (Corniani et al., 2006). Los mismos resultados se obtuvieron en este trabajo en función de las especies evaluadas (Tabla 1).

Por lo general, es posible inferir que, en condiciones de menor disponibilidad hídrica, *B. plantaginea* tiende a sobrepasar *B. pilosa* y *C. benghalensis* en relación con la competitividad debido a su menor tasa transpiratoria, alta eficiencia en el uso del agua, metabolismo más acurado (medido por la temperatura de la hoja, menor C_i y mayor ΔC) y mayor tasa fotosintética. Sin embargo, en condiciones de estrés hídrico, *B. pilosa* puede ganar la competencia, ya que esta especie puede extraer el agua del suelo en condiciones de muy bajo potencial, lo que no ocurre con *B. plantaginea*. Esta, a su vez, fue inferior a *C. benghalensis* cuanto al consumo de CO_2 y

temperatura de la hoja, lo que indica menor tasa metabólica. No obstante, esta especie puede tener ventajas sobre *C. benghalensis*, principalmente en función de la alta capacidad para extraer el agua del suelo, lo que puede compensar, al menos en parte, su menor eficiencia en el uso de este recurso.

LITERATURA CITADA

ATKIN, O. K. et al. Leaf respiration of Snow Gum in the light and dark. Interactions between temperature and irradiance.

Plant Physiol., v. 122, n. 3, p. 915-923, 2000.

BRODRIBB, T. J.; HOLBROOK, N. M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. **Plant Physiol.**, v. 132, n. 4, p. 2166-2173, 2003.

COCHARD, H. et al. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut.

Plant Physiol., v. 128, p. 282-290, 2002.

CORNIANI, N. et al. Determinação das trocas gasosas e de potencial hídrico através do uso de sistemas portáteis na avaliação do estresse. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO, 14., 2006, Piracicaba. **Anais...** São Paulo: USP, 2006. CD ROM.

HUTMACHER, R. B.; KRIEG, D. R. Photosynthetic rate control in cotton. **Plant Physiol.**, v. 73, n. 3, p. 658-661, 1983.

KIRSCHBAUM, M. U. F.; PEARCY, R. W. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*.

Plant Physiol., v. 86, n. 3, p. 782-785, 1988.

LORETO, F.; BONGGI, G. Combined low temperature-high light effects on gas exchange properties of jojoba leaves. **Plant Physiol.**, v. 91, n. 4, p. 1580-1585, 1989.

MESSINGER, S. M. et al. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO_2 .

Plant Physiol., v. 140, n. 2, p. 771-778, 2006.

NAVES-BARBIERO, C. C. et al. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. **R. Bras. Fisiol. Veg.**, v. 12, n. 1, p. 119-134, 2000.

NISHIO, J. N.; SUN, J.; VOGELMANN, T. C. Photoinhibition and the light environment within leaves. In: BAKER, N. R.; BOWYER, J. R. (Eds.). **Photoinhibition of photosynthesis**. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1994. p. 1-24.

NOVAIS, R. F. et al. **Fertilidade do solo**. Viçosa-MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2007. 1017 p.



OMETTO, J. P. H. B. et al. Variação temporal do isótopo estável do carbono em material arbóreo em florestas da região Amazônica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ECOLOGIA, 4., 2003, Fortaleza. **Anais...** Rio Claro: Sociedade de Ecologia do Brasil, 2003. CD ROM.

PEREIRA-NETTO, A. B. Crescimento e desenvolvimento. In: WACHOWICZ, C. M.; CARVALHO, R. I. N. (Eds.). **Fisiologia vegetal** - produção e pós-colheita. Curitiba: Champagnat, 2002. p. 17-42.

PROCÓPIO, S. O. et al. Características fisiológicas das culturas de soja e feijão e de três espécies de plantas daninhas. **Planta Daninha**, v. 22, n. 2, p. 211-216, 2004.

RADOSEVICH, S. R.; HOLT, J.; GHERSA, C. **Weed ecology**: implication for managements. New York: John Wiley & Sons, 1997. 589 p.

SHARKEY, T. D.; RASCHKE, K. Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. **Plant Physiol.**, v. 68, n. 5, p. 1170-1174, 1981.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. Sunderland: Sinauer, 2006. 705 p.

TALLMAN, G.; ZEIGER, E. Light quality and osmoregulation in *Vicia* guard cells. **Plant Physiol.**, v. 88, p. 887-895, 1988.