

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**LINHAGENS DE MILHO CONTRASTANTES PARA TOLERÂNCIA À
SECA E EFICIÊNCIA DE UTILIZAÇÃO DE NITROGÊNIO**

ROGÉRIO ALESSANDRO FARIA MACHADO

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Câmpus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia – Área de concentração
em Agricultura

BOTUCATU – SP
Abril - 2003

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”.
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CÂMPUS DE BOTUCATU

**LINHAGENS DE MILHO CONTRASTANTES PARA TOLERÂNCIA À
SECA E EFICIÊNCIA DE UTILIZAÇÃO DE NITROGÊNIO**

ROGÉRIO ALESSANDRO FARIA MACHADO

Orientador: Prof. Dr. João Domingos Rodrigues

Co-orientador: Dr. Frederico Ozanan Machado Durães

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Câmpus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia – Área de concentração
em Agricultura

BOTUCATU – SP
Abril - 2003

*À minha mãe Cacilda, minha tia Apolônia e
meus irmãos, Alisson e Franceni, pelo amor,
incentivo e carinho.*

DEDICO

Aos meus tios, tias e primos.

OFEREÇO

***À memória de meu pai José Machado, e
de meus avós, Francisco José Machado
e Tereza Maria de Jesus, José Faria
Batista e Josefina Rezende.***

AGRADECIMENTOS

DEUS, sempre presente em minha vida, que me dá forças para seguir sempre em frente.

À Coordenação de Aperfeiçoamento e Pesquisa do Ensino Superior - CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

À Universidade Estadual Paulista – UNESP e ao Departamento de Agricultura, pela acolhida e possibilidade de realização deste trabalho .

Ao professor João Domingos Rodrigues, pela amizade, ensinamentos, orientação e apoio na realização deste trabalho.

Aos professores Antônio Evaldo Klar, Silvio José Bicudo, Ricardo de Oliveira Ferraz e ao Dr. Paulo César Magalhães, membros da banca examinadora, pela avaliação, críticas e sugestões apresentadas que muito engrandeceram este trabalho.

A Embrapa Milho e Sorgo e seus funcionários, pela oportunidade de realização deste estudo em suas dependências e pelas facilidades na utilização de materiais, equipamentos e pela prestativa colaboração de seus funcionários.

Ao graduando Fernando Rodrigo O. Cantão pelo valioso auxílio na coleta dos dados e pela sincera amizade.

Aos amigos e companheiros de estudo na Embrapa, Eliane, Juliana, Celuta, Leonardo, Edilson, Cristiane e Anderson, pelo alegre convívio.

Aos colegas da pós-graduação, Celsinho, José Salvador, José Esteves, Edwin, Max, Rosa, Bárbara, Carlos Aragão e J.C. Feltran, pela amizade e alegre convívio.

Aos amigos e companheiros de residência, Salvatore, Hélio Minoru, César, Laerte, Toninho e Tiago, pelo alegre convívio e companheirismo.

Em especial, ao amigo Dr. Federico Ozanan Machado Durães, pela amizade, incentivo, apoio e valiosos ensinamentos.

Os meus mais sinceros agradecimentos aos colegas, professores, funcionários e todas as pessoas que direta ou indiretamente, contribuíram durante esta caminhada.

SUMÁRIO

	Página
1 RESUMO	1
2 SUMMARY	3
3 INTRODUÇÃO	5
4 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	7
4.1 A cultura do milho	7
4.2 O milho no Brasil	7
4.3 A seca na cultura do milho	8
4.4 Influência do estresse de seca nos órgãos reprodutivos masculino e feminino....	9
4.5 Parâmetros fenotípicos relacionados ao estresse de seca	12
4.5.1 Ajustamento Osmótico.....	13
4.5.2 Particionamento de Assimilados	14
4.5.3 Prolifividade	15
4.5.4 Fluorescência da clorofila	16
4.5.5 Potássio	19
4.6 - Nitrogênio na cultura do milho	20
4.6.1 Estresse de Nitrogênio e o desenvolvimento da cultura do milho	21
5 MATERIAL E MÉTODOS	22
5.1 Experimento 1: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos	22
5.1.1 Instalação e condução do experimento.....	22
5.1.2 Tratamentos e Delineamento Experimental	23
5.1.3 Imposição do déficit hídrico	24
5.1.4 Características ambientais	24
5.1.5 Características morfológicas	24
5.1.6 Características fisiológicas	25
5.1.7 Análise estatística	26
5.2 Experimento 2: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à secas submetidas a dois níveis de nitrogênio.....	26

5.2.1 Instalação e condução do experimento	26
5.2.2 Tratamentos e Delineamento Experimental	27
5.2.3 Imposição do déficit hídrico	27
5.2.4 Características ambientais	27
5.2.5 Características morfológicas	27
5.2.6 Características fisiológicas	28
5.2.7 Análise estatística	29
6 RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
6.1. Experimento 1: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca submetidas a diferentes regimes hídricos	30
6.1.1 Características ambientais	30
6.1.2 Evapotranspiração e disponibilidade de água no solo	31
6.1.3 Florescimento	36
6.1.4 Características fisiológicas	38
6.1.5 Área foliar	43
6.1.6 Produção de fitomassa	44
6.1.7 Potássio	49
6.1.8 Açúcar solúvel	53
6.2 Experimento 2: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca submetidas a dois níveis de nitrogênio.	55
6.1.1 Características ambientais	55
6.1.2 Evapotranspiração e disponibilidade de água no solo	56
6.1.3 Florescimento	58
6.1.4 Características fisiológicas	61
6.1.5 Produção de fitomassa	65
6.1.6 Clorofila	70
6.1.7 Fluorescência da Clorofila	74
7 CONCLUSÕES	79
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	80
9 APÊNDICE	89

LISTA DE TABELAS

Tabela		Página
1	Características químicas do solo utilizado no experimento 1 (camada 0 – 20cm).	23
2	Valores de potencial matricial (y_m), conteúdo volumétrico de água (θ) do solo utilizado nos experimentos. Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, Minas Gerais, 2002.	23
3	Características químicas do solo utilizado no experimento 2 (camada 0 – 20cm).	26
4	Florescimento masculino, feminino (dias após o plantio) e intervalo de dias entre estes florescimentos (IFMF) de quatro linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes estádios fenológicos da planta.	36
5	Temperatura da folha, Umidade relativa da Folha, Resistência Estomática e Transpiração de linhagens de milho antes da imposição dos tratamentos.	38
6	Teor Relativo de Clorofila, Resistência Estomática, Transpiração e Potencial hídrico de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante o florescimento	39
7	Temperatura, Umidade relativa da Folha, Resistência Estomática e Transpiração de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos (final do florescimento).	41
8	Matéria seca das folhas, colmo, pendão e total de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição do déficit hídrico.	44
9	Número de Espigas, Matéria seca das espigas e grãos e particionamento de matéria seca para grãos em linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição do déficit hídrico.	46
10	Teores de potássio nas folhas, colmo pendão e espiga de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição dos tratamentos.	50

11	Acúmulo de potássio nas folhas, colmo pendão e espiga de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição dos tratamentos.	50
12	Teor de açúcar solúvel no colmo e nas folhas de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição dos tratamentos.	53
13	Florescimentos masculino, feminino e intervalo entre eles (IFMF) de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de nitrogênio.	58
14	Temperatura da folha, Umidade Relativa, Resistência Estomática, Transpiração, Conteúdo Relativo de Água (CRA) e Área Foliar de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de Nitrogênio.	61
15	Matéria seca de folhas, colmo, bonecas, espigas e número de espigas de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de Nitrogênio.	66
16	Teor de Clorofila, Teor Relativo de Clorofila inicial e final de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de Nitrogênio.	71
17	Fluorescência inicial, máxima, variável e relação Fv/Fm de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de Nitrogênio.	74

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Curva de indução da fluorescência “ Efeito Kautsky”.	17
2	Esquema Z de conversão da energia e transporte de elétrons na fotossíntese (Larry e Govindjee, 2000).	18
3	Temperaturas máxima, mínima e Umidade relativa do ar no período de 15 a 22 de agosto de 2001.	30
4	Evapotranspiração (mL água/vaso) de 4 linhagens de milho submetidas á diferentes regimes de umidade no solo no período de 15 a 21 de agosto de 2001.	32
5	Potencial de água no solo (MPa) de 4 linhagens de milho submetidas á diferentes regimes de umidade no solo durante o período de 15 a 21 de agosto de 2001.	33
6	Evapotranspiração de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes de umidade do solo no período de 15 de setembro a 04 de outubro de 2001.	34
7	Potencial de água no solo (MPa) de 4 linhagens de milho submetidas á diferentes regimes de umidade do solo no período de 15 de setembro a 04 de outubro de 2001.	35
8	Umidade relativa e Resistência estomática de linhagens de milho com tolerância diferencial á seca.	39
9	Teor relativo de clorofila de linhagens de milho com tolerância diferencial á seca.	40
10	(A) Resistência estomática, Transpiração e (B) Potencial hídrico foliar em linhagens de milho com tolerância diferencial á seca.	41
11	Temperatura da folha (A) e Umidade Relativa (B) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos.	42
12	Resistência estomática (A) Transpiração (B) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos.	42
13	Área foliar (cm ²) de 4 linhagens de milho submetidas á diferentes regimes de umidade no solo. A) estágio V6 e B) pleno florescimento.	44

14	Produção de matéria seca de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. A) Folhas; B) Colmo; C) Pendão e D) Matéria seca total.	45
15	Número de espigas de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos.	47
16	Matéria seca de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. A) Espigas; B) Grãos.	49
17	Coeficiente de particionamento de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos (A) e épocas de imposição do estresse (B).	49
18	Teor e acúmulo de potássio nas folhas de 4 linhagens de milho.	51
19	Teor e acúmulo de potássio no colmo de 4 linhagens de milho.	52
20	Teor e acúmulo de potássio no pendão de 4 linhagens de milho.	52
21	Teor e acúmulo de potássio nas espigas de 4 linhagens de milho.	53
22	Teor de açúcar solúvel nas folhas e no colmo de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos.	54
23	Temperaturas máxima e mínima no período de 09 a 30 de agosto de 2001.	55
24	Evapotranspiração (mL água/vaso) de 2 linhagens de milho submetidas a diferentes doses de nitrogênio e regimes de umidade no solo no período de 09 a 30 de agosto de 2001.	56
25	Potencial da água no solo (MPa) de 2 linhagens de milho submetidas a diferentes doses de nitrogênio e regimes de umidade no solo no período de 09 a 30 de agosto de 2002.	57
26	Florescimentos masculino (A) e Florescimento feminino (B) de linhagens de milho.	59
27	Intervalo entre os Florescimentos Masculino e Feminino (IFMF) de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e diferentes regimes hídricos (B).	59
28	- (A) Temperatura da folha e (B) Umidade relativa de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos.	62
29	Resistência Estomática da folha de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos (A) e doses de nitrogênio (B).	63

30	Transpiração da folha de linhagens de milho submetidas diferentes regimes (A) hídricos e doses de nitrogênio (B).	64
31	Conteúdo relativo de água (CRA) de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos.	64
32	Área foliar de linhagens de milho influenciadas por doses de nitrogênio.	65
33	Produção de matéria seca das folhas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B).	66
34	Produção de matéria seca do colmo de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos diferenciados (B).	67
35	Produção de matéria seca das bonecas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio e regimes hídricos diferenciados.	68
36	Produção de matéria seca das espigas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio e regimes hídricos diferenciados.	69
37	Número de espigas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio e regimes hídricos diferenciados.	70
38	Teor de clorofila de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio.	71
39	Avaliação inicial do teor relativo de clorofila de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B).	72
40	Avaliação final do teor relativo de clorofila de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B).	73
41	Fluorescência inicial da clorofila de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de nitrogênio e regimes hídricos.	75
42	Fluorescência máxima da clorofila de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B).	75
43	Fluorescência variável da clorofila de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B).	76
44	Eficiência quântica do Fotossistema II de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de Nitrogênio (A) e regimes hídricos (B).	78

1 RESUMO

O presente trabalho teve por objetivo avaliar parâmetros fisiológicos e acúmulo diferencial de matéria seca e nutrientes em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca e eficiência de utilização do nitrogênio. Foram desenvolvidos 2 experimentos em casa de vegetação da Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas – MG. No primeiro se foram avaliadas 4 linhagens de milho, 2 tolerantes (L6.1.1 e L13.1.2) e 2 sensíveis à seca (L1147 e L1170) submetidas a 2 regimes hídricos (controle e estresse) e fases da cultura (estádio V6, florescimento e ambas). O estresse no estágio V6 não influenciou nas características avaliadas, porém o déficit hídrico durante o florescimento resultou em retardamento no florescimento das linhagens sensíveis com elevada resistência estomática e potencial hídrico resultando em significativa redução na transpiração. A produção de matéria seca das linhagens foi influenciada pelo déficit hídrico. A produção de espigas e grãos das linhagens tolerantes foi muito superior às linhagens sensíveis. No segundo experimento as linhagens L13.1.2 e L1170 foram submetidas a 2 regimes hídricos (controle e estresse) e duas doses de nitrogênio (20 e 80 mg dm⁻³ solo) durante o florescimento. O déficit hídrico e a menor dose de nitrogênio aumentaram o intervalo entre os florescimentos masculino e feminino. As linhagens exibiram redução na resistência estomática quando se aplicaram 80 mg N dm⁻³ solo. A adição de maior dose de N propiciou acréscimos significativos na matéria seca das folhas e espigas, enquanto o déficit hídrico reduziu a matéria seca do colmo. A adição de N promoveu aumentos nos teores de clorofila das folhas. O déficit hídrico não influenciou a L1170, enquanto que a L13.1.2 apresentou maiores teores relativos de clorofila sob déficit hídrico. Na análise da fluorescência da clorofila não foram detectadas diferenças nos valores da fluorescência inicial (F_0) entre os tratamentos. A adição da máxima dose de N incrementou os valores da fluorescência máxima

(F_m), fluorescência variável (F_v), e a relação F_v/F_m das linhagens. Destes resultados pode-se concluir que; a) linhagens tolerantes à seca apresentam baixa resistência estomática e maiores potenciais hídricos sob seca, resultando em maiores produções de matéria seca e grãos, b) o déficit hídrico e a menor dose de N aumentam o intervalo entre os florescimentos masculino e feminino, c) a aplicação da máxima dose de N incrementa a produção de matéria seca das folhas, espigas e o teor de clorofila, d) a linhagem L13.1.2 apresenta maiores valores para os parâmetros da fluorescência que a L1170.

Palavras chave: *Zea mays* L., ecofisiologia, fluorescência da clorofila, déficit hídrico, nitrogênio, matéria seca.

CONTRASTING INBRED LINES OF MAIZE FOR TOLERANCE TO DROUGHT AND EFFICIENCY OF NITROGEN USE. Botucatu, 2003. 90 p. Tese (Doutorado em Agronomia/Agricultura) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Author: ROGÉRIO ALESSANDRO FARIA MACHADO

Adviser: JOÃO DOMINGO RODRIGUES

Co-adviser: FREDERICO OZANAN MACHADO DURÃES

2 SUMMARY

The study had for objectives to evaluate physiological parameters and accumulation of dry matter and nutrients in contrasting inbred lines for drought tolerance and nitrogen efficiency use. Two experiments were carried out greenhouse of Embrapa Maize and Sorghum, Sete Lagoas, MG – Brazil. In the first were evaluated two tolerant corns (L6.1.1 and L13.1.2) and two sensitive to drought (L1147 and L1170) submitted to two water regimes (control and stress) and of crop growth (V6 stage, flowering and both). The water stress at V6 stage didn't have influence in the characteristics evaluated. The water stress at flowering resulted in delayed flowering, high stomatic resistance and water potential with significant reduction in evapotranspiration in sensitive corns. The dry matter production of inbred lines was influenced by the water stress. The ears and grains production of tolerant corn were greater than sensitive. In the second experiment, inbred lines L13.1.2 and L1170 were submitted to two water regimes (control and stress) and two level of nitrogen (20 and 80 mg N dm⁻³ soil) during flowering. The water deficit and the low level of N increased the anthesis silking interval. The application of 80 mg N dm⁻³ soil resulted in reduction in the stomatic resistance of inbred lines. The addition of high level of N increased the dry matter of the leaves and ears, while the water deficit reduced the dry matter of stem. The addition of N promoted increases in chlorophyll content of leaves. The water deficit didn't have effect in L1170, however L13.1.2 presented higher chlorophyll relative content under water stress. In chlorophyll fluorescence analyzes were not observed differences in the initial fluorescence

(F_0) among the treatments. The high level of N and water stress increased the values of maximum fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v) and F_v/F_m relation of inbred lines. Of these results it concluded; a) tolerant corn present low stomatic resistance and high water potentials under drought stress and greater production of dry matter and grains, b) the water deficit and low level of N increased anthesis silking interval, c) the maxim level of N promoted increments chlorophyll content and dry matter of leaves and ears, d) the inbred line L13.1.2 presented larger values for fluorescence parameters than inbred line L1170.

Keywords: *Zea mays* L., ecophysiology, chlorophyll fluorescence, water deficit, nitrogen, dry matter.

3 INTRODUÇÃO

As respostas das plantas aos estresses abióticos dependem da atividade metabólica, morfologia e estágio de desenvolvimento. Em áreas tropicais, a seca e as carências nutricionais são as principais causas da instabilidade no rendimento de grãos.

O milho pode ser cultivado com sucesso em regiões cuja precipitação varie de 500 a 2500 mm ao ano, sendo que o consumo médio da cultura durante seu ciclo de vida situa-se ao redor de 600 mm.

A cultura do milho é influenciada pelo déficit hídrico durante todos seus estágios de desenvolvimento, porém a planta é mais sensível durante o florescimento, devido às características de suas estruturas reprodutivas. As perdas em produção podem ocorrer em épocas distintas; na fase vegetativa (diferenciação das inflorescências), durante o florescimento e no início do desenvolvimento dos grãos, sendo estas perdas resultantes de falhas na polinização e/ou fertilização, aborto de embriões e deficiências na translocação de assimilados para o grão em desenvolvimento.

Tem sido observado que alguns genótipos de milho quando submetidos à seca, apresentam redução no intervalo entre os florescimentos masculino e feminino – IFMF, o que demonstra um sincronismo nos eventos reprodutivos. Reduzido IFMF é parcialmente consequência de um maior potencial hídrico da planta durante o florescimento, o qual está associado a uma maior atividade fotossintética durante o florescimento, estando associado à aumentos ou estabilidade no rendimento de grãos.

Um maior acúmulo de assimilados em determinado órgão da planta, como o colmo, deverá possibilitar a mesma manter uma turgescência celular favorável à manifestação desse mecanismo interno de adaptação às condições de déficit hídrico.

Por outro lado, o acúmulo e partição de assimilados – orgânicos e minerais, no interior da planta poderá constituir-se em uma estratégia de adaptação ao déficit hídrico, possibilitando a rápida formação de estruturas vegetais, notadamente as reprodutivas, e ainda influenciar no processo de enchimento dos grãos.

O nitrogênio é um componente essencial das proteínas, enzimas e ácidos nucléicos, sendo indispensável ao crescimento e desenvolvimento das plantas. Ele está presente nas folhas, levando sua carência à redução da fotossíntese, devido ao menor desenvolvimento das folhas e por acelerar a senescência das mesmas.

A carência deste nutriente antes do florescimento reduz a área foliar, taxa de fotossíntese e a viabilidade dos grãos de pólen, e durante o florescimento resulta em aborto de espigas e grãos, enquanto que sua deficiência durante o enchimento de grãos acelera a senescência das folhas, reduzindo a fotossíntese, resultando em menor fluxo de assimilados para os grãos, propiciando redução na sua massa final.

O estresse de seca pode se associar ao de nitrogênio, sendo que plantas melhoradas para tolerância à seca poderiam apresentar maior eficiência na utilização do nitrogênio. Desta forma, a seleção de genótipos para tolerância à seca seria mais eficiente se for associada a estudos de eficiência para o nitrogênio.

O presente estudo teve como objetivos; avaliar as relações hídricas, a fisiologia e a produção de fitomassa em linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos, e acúmulo diferencial de matéria seca e particionamento de assimilados em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca sob diferentes níveis de nitrogênio.

4 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

4.1 A cultura do milho

O milho é uma das plantas cultivadas de maior interesse, sendo somente conhecido o seu cultivo na forma atual, não apresentando evidências de que possa subsistir sem os cuidados do homem. A importância desta cultura aumenta ainda mais, devido ao seu alto potencial produtivo em relação aos demais cereais e sua ampla adaptabilidade ambiental. A pesquisa desenvolveu tipos tão diferentes de milho, que hoje é possível o seu cultivo desde o Equador até o limite das terras temperadas, e do nível do mar até 3600 metros de altitude (EMBRAPA, 1996).

Fatores de estresse ambiental como seca, temperaturas extremas e deficiência de nutrientes são particularmente importantes na transição do crescimento vegetativo para o reprodutivo ou na indução de órgãos de armazenamento e na restrição do dreno ou da fonte na produção de milho (Marschner, 1995).

4.2 O milho no Brasil

A cultura do milho no Brasil abrange uma área de aproximadamente 12 milhões de hectares e apresentou no ano de 2002 produção superior a 36 milhões de toneladas, sendo um dos mais importantes produtos do agronegócio brasileiro (Agrianual, 2003). Há uma grande diversidade de condições de cultivo, desde a agricultura de subsistência, praticamente sem adoção de insumos, cuja produção é destinada quase exclusivamente ao consumo na propriedade e se existirem excedentes, estes podem ser comercializados. Por outro lado, no outro extremo há agricultores que utilizam ao máximo a tecnologia disponível e obtém produtividades equivalentes às obtidas em países de agricultura mais avançada.

Na última década ocorreu um aumento expressivo no cultivo do milho de safrinha, plantio nos meses de janeiro a março. Na safra 2001/2002 este tipo de cultivo foi realizado em 2,8 milhões de ha que produziram 6,8 milhões de toneladas correspondendo a 16,8% da produção nacional de 35,74 milhões de toneladas (Agrianual, 2003).

4.3 A seca na cultura do milho

Nas áreas tropicais onde é maior a ocorrência de estresses abióticos e há grande diversidade climática, o risco da atividade agrícola é mais elevado. Estima-se que 40% do milho cultivado nestas áreas sofra de redução na produção devido à seca (Edmeades et al., 1989).

No Brasil, cerca de 14% da área cultivada com milho é afetada pela seca. Periodicamente estas áreas são submetidas a condições de seca, que reduzem significativamente a produção e em algumas circunstâncias pode chegar até a perda total da produção. Estas perdas equivalem a 1.9 milhões de ha, resultando em uma perda na produção de 3,7 milhões de toneladas.

De acordo com Damptney & Aspinall (1976) em milho, as consequências econômicas do déficit hídrico dependem, sobretudo do estágio de desenvolvimento da planta em que este ocorre, cujo baixo potencial hídrico durante o desenvolvimento vegetativo e iniciação do pendão pode inibir temporariamente o crescimento longitudinal, contudo estes efeitos podem ser revertidos pela rehidratação, resultando em pouca ou nenhuma redução na produção de grãos.

Segundo Bruce et al. (2002) quando a cultura encontra-se sob déficit hídrico há um declínio na taxa fotossintética das plantas. Isto pode ser devido a diferentes fatores; redução na interceptação de luz com uma menor área foliar, ou com a senescência das folhas, e reduções na fixação de C por unidade de área foliar devido ao fechamento estomático ou a danos fotooxidativos no mecanismo fotossintético. Ainda, segundo Day et al. (1981) a seca restringe a disponibilidade de assimilados da fotossíntese para o crescimento vegetativo e o enchimento de grãos devido a uma menor condutância estomática, a qual não somente decresce a fotossíntese por reduzir a entrada de CO₂ na folha, mas também reduz a taxa de transpiração e a perda de água por unidade de área foliar. Assim, a produção total de assimilados e o uso da água são diminuídos pela combinação de menor Índice de Área Foliar (IAF), menor fotossíntese e superfície de área evaporativa e maior resistência à absorção de dióxido de carbono e a perda de água. Segundo Tardieu et al. (1991) todos processos fisiológicos são afetados pelo Índice de Área Foliar (IAF) e a condutância estomática, existindo interações complexas entre eles.

Os estudos de épocas de ocorrência de estresse hídrico, durante o ciclo da cultura do milho, revelaram que o florescimento é a época mais sensível para a definição do rendimento de grãos e as perdas podem exceder 50% quando a seca coincide com esta época (Bolaños & Edmeades, 1993a). A falta de água por um período de dois a três dias durante o florescimento masculino ou durante a polinização pode causar redução de até 22% da produção (Robins & Domingo, 1953). As perdas na produção resultam primeiramente da redução no número de grãos por planta, devido à inibição do florescimento, falhas na fertilização, e aborto dos embriões (Westgate, 1994).

De acordo com Magalhães et al. (1995), a ocorrência de um período de seca na cultura do milho poderá ter influência distinta em três fases: a) iniciação floral e desenvolvimento das inflorescências, afetando diretamente o número potencial de grãos; b) período de fertilização, onde é fixado o potencial de produção, cujos efeitos são a desidratação do grão de pólen e dificuldade de penetração e crescimento do tubo polínico e; c) enchimento de grãos, através da redução na translocação de assimilados para o grão e também pela influência direta na fotossíntese.

Grandes perdas em produção são resultantes da seca no florescimento e no início do desenvolvimento dos grãos (Claassen & Shaw, 1970; Grant et al., 1989; Sinclair et al., 1990). Estas são devidas primariamente ao decréscimo no número de grãos por planta (Boyle et al., 1991; Westgate & Boyer, 1985b), inibição do desenvolvimento das flores, falhas na fertilização e aborto dos zigotos, os quais contribuem para redução no número de grãos (Schoper et al., 1987; Westgate & Boyer, 1986b; Zinselmeier et al., 1991).

4.4 Influência do estresse de seca nos órgãos reprodutivos masculino e feminino

O déficit hídrico afeta diretamente o potencial hídrico das flores em desenvolvimento (Schussler & Westgate, 1991; Westgate & Boyer, 1986a; Westgate & Thomson Grant, 1989). Isto se torna problemático para a produção de grãos, pois uma relativa redução no potencial hídrico pode inibir o desenvolvimento das flores (masculinas e femininas) e a fecundação (Schussler & Westgate, 1991; Westgate & Boyer, 1986b; Zinselmeier et al., 1990). Na polinização, por exemplo, podem ocorrer falhas na receptividade dos tecidos da flor feminina ao grão de pólen (adesividade) após sua liberação pelas anteras.

A exposição das plantas de milho ao estresse de seca, durante o início do desenvolvimento do saco embrionário e no período de extrusão do cabelo resultou na inibição da formação da flor feminina, em atraso na emergência do cabelo, e em grande redução na produção de grãos (Denmead & Shaw, 1960; Moss & Downey, 1971).

O estilo-estigma do milho apresenta uma área receptiva ao grão de pólen, os tricomas que são cobertos por uma película descontínua composta por proteínas (Heslop-Harrison, 1979; Heslop et al., 1984; Mattson et al., 1974). À medida que o estilo-estigma vai perdendo umidade, a cutícula torna-se mais densamente fechada inibindo a perda de água, porém observações indicam que este adensamento da cutícula pode impedir a germinação do grão de pólen (perda da adesividade) e o crescimento do tubo polínico no interior do estilo-estigma (Heslop-Harrison, 1979).

A emergência do estilo-estigma resulta principalmente do crescimento em expansão (Herrero & Johnson, 1981, Westgate & Boyer, 1985a), sendo este completamente inibido por um pequeno decréscimo ($< 0,3$ MPa) no potencial hídrico. Entretanto, a elongação do colmo necessária à emergência do pendão é menos sensível ao déficit hídrico. Segundo Westgate & Boyer, (1985a), os estilo-estigmas falham ao tentarem manter a turgescência à baixos potenciais hídricos via ajustamento osmótico, se comparados às zonas de crescimento do colmo e das raízes.

As perdas de grãos resultam de um desenvolvimento assíncrono das inflorescências, e as falhas na formação destas podem evoluir se ocorrer a polinização (Schussler & Westgate, 1991; Schoper et al., 1987; Westgate & Bassetti, 1991; Westgate & Boyer, 1986b). As altas temperaturas e os menores potenciais hídricos que acompanham a “seca” tem efeitos marcadamente diferentes nas funções do pólen e do estilo-estigma. Testes “in vitro” confirmam que temperaturas acima de 35°C são certamente letais para o pólen (Herrero & Johnson, 1980). O déficit hídrico da planta por si só não afetou, o potencial hídrico do grão de pólen (Schoper et al., 1987; Westgate & Boyer, 1986a), a viabilidade do grão de pólen (Schoper et al., 1986) e a fecundidade do grão de pólen (Schoper et al., 1987; Westgate & Boyer, 1986a). Todavia, a perda de viabilidade do pólen a altas temperaturas poderá causar um decréscimo na formação dos grãos, mas somente se a quantidade de pólen fosse limitante, ou seja, se houver uma redução de 80% na liberação de pólen viável durante o período de florescimento (Grant et al., 1989).

Por outro lado, as altas temperaturas exercem pouca influência nas flores femininas. Ovários de milho cultivados “in vitro” e pré-tratados com temperaturas acima de 40°C produziram sementes, quando polinizadas com pólen viável (Dupuis & Dunas, 1990). Contudo, a redução do potencial hídrico durante o desenvolvimento dos ovários de plantas estressadas, pode causar uma completa falha na formação dos grãos (Boyle, Boyer & Morgan, 1991; Westgate & Boyer, 1986b). As falhas no número de sementes ocorrem a baixos potenciais hídricos, porque os novos embriões zigóticos formados são abortados em poucos dias (Westgate & Boyer, 1986b).

Segundo Westgate & Boyer (1986), o baixo potencial hídrico do ovário pode acelerar a senescência (envelhecimento) dos tecidos do estilo-estigma, o que normalmente ocorre se o intervalo entre a polinização e a emergência do estilo estigma for maior do que 6 ou 7 dias. Neste caso, a fertilização não ocorre mesmo se os estigmas foram polinizados, porque o tubo polínico não consegue atingir o ovário. O baixo potencial hídrico do ovário detectado na polinização após a emergência do estilo-estigma da espiga limita a formação dos grãos, primariamente causando falhas dentro ovário, e não por perda da função do estigma. Contrariamente, um baixo potencial hídrico imposto por mais de 4 dias após o aparecimento dos estigmas limita a formação dos grãos pelo adiantamento na senescência do estilo-estigma o que impede a fertilização. No campo a polinização dos estigmas por polens viáveis ocorre dentro de 48 horas após eles terem emergido das espigas. Todavia, as falhas na formação de grãos durante a polinização sob condições de seca resultam mais comumente de abortos dos zigotos do que da senescência das flores. Estes autores propuseram que o aborto dos zigotos a um baixo potencial hídrico era causado pela ausência de substrato, uma vez que o déficit hídrico inibiria a fotossíntese e as reservas de carboidratos tornar-se-iam insuficientes para a polinização.

Através da inibição da fotossíntese em plantas bem hidratadas e em déficit hídrico durante a polinização, Schussler & Westgate (1991) provaram que muitas das perdas de grãos a um baixo potencial hídrico estão relacionadas à carência de suprimento de assimilados. De modo similar, Boyle et al. (1991) observaram que sensibilidade da formação de grãos a baixos potenciais hídricos poderia ser diminuída pelo suprimento de uma solução contendo açúcares via infusão no colmo. Estes estudos confirmam que o início do desenvolvimento dos grãos milho é altamente dependente de um contínuo suprimento de assimilados oriundos da fotossíntese vigente, os quais seriam armazenados em um órgão de reserva – o colmo.

Um fenômeno comumente observado nos períodos de seca imposta no florescimento é o aumento do intervalo entre a polinização e a emissão do estilo-estigma, denominado Intervalo entre os Florescimentos Masculino e Feminino (IFMF). Este é causado normalmente por um atraso na extrusão do estilo-estigma em relação à liberação do grão de pólen pela antera (antese masculina), sendo esta última pouco afetada pelo déficit hídrico. Segundo Ribaut et al. (1995) esta é uma característica singular e de alta herdabilidade, e é mais bem selecionada sob condições de cuidadoso manejo da seca. Isto implica na necessidade de tipificação da seca, ou seja, caracterizando o conteúdo de água no solo e na planta para um dado estágio fenológico. De acordo com Durães (1998), um baixo valor de IFMF indica um sincronismo no florescimento, que reflete uma adaptação a um dado estresse e está associado ao rendimento de grãos sob condições adversas. Reduzido IFMF é parcialmente consequência de um maior potencial hídrico da planta durante o florescimento.

Neste contexto, o IFMF, pode ser considerado uma ferramenta de diagnose mais valiosa na performance de uma cultivar que a data de emissão do estilo-estigma em si, uma vez que o mesmo é totalmente independente das diferenças de maturação entre as cultivares (Bolaños & Edmeades, 1993b).

Estes fatos sugerem que adaptações fisiológicas que possibilitam a planta manter o desenvolvimento da espiga a um baixo valor de potencial hídrico poderiam promover a formação dos grãos sob condições de seca (Westgate, 1994). Deste modo, a seleção de genótipos capazes de manter o suprimento de assimilados e a força de dreno do ovário a baixos potenciais hídricos poderá seguramente resultar em cultivares mais promissoras, que garantam a formação de grãos sob condições de seca.

4.5 Parâmetros fenotípicos relacionados ao estresse de seca

Segundo Pimentel & Rossiello (1995) não existe um único parâmetro que por si só possa ser indicativo da tolerância à seca, sendo o ideal se avaliar parâmetros que possam ser avaliados em diferentes fases da cultura, e em condições de casa de vegetação e à campo. A seleção de genótipos de milho tolerantes à seca e com elevados rendimentos de grãos seria mais eficiente se os atributos que propiciam os mesmos, sob condições limitantes de água pudessem ser identificados e utilizados como critérios de seleção (Durães, 1997).

O ajustamento osmótico (Bolaños & Edmeades, 1991; Morgan et al., 1986); o particionamento de assimilados (Schussler & Westgate, 1991), a poliflicidade (Palmer et al., 1973; Nakaseko & Gotoh, 1976; Tollenaar, 1977; Motto & Moll, 1983), a Fluorescência da clorofila (Cerovic et al., 1996; Maxwell & Johnson, 2000; Bolhár-Nordenkamp & Öquist, 1993) e o Potássio (Lindhauer, 1985; Marschner, 1997) dentre outras características são citados na literatura como participantes dos mecanismos de tolerância à seca apresentados pela cultura.

4.5.1 Ajustamento Osmótico

Entende-se por ajustamento osmótico, a redução ocorrida no potencial hídrico via acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos na célula sem ser acompanhada de um decréscimo na turgescência celular (potencial de pressão). As mudanças no potencial hídrico do tecido resultam de alterações na pressão osmótica celular, cujos acréscimos variam entre 0,2 a 0,8MPa, exceto em plantas adaptadas a extremas condições de seca (Taiz & Zeiger, 1991).

O ajustamento osmótico tem sido extensivamente estudado e seu valor pode ser considerado como suficientemente estabelecido para os fisiologistas e melhoristas de plantas. Ele permite a planta agir contra os decréscimos no seu potencial hídrico através do acúmulo de vários tipos de solutos, (Morgan, 1984). Ludlow & Muchow (1990) consideram que, o ajustamento osmótico deve ser uma característica adaptativa de baixo custo fisiológico e não prejudicar a produtividade durante e após o estresse hídrico.

Boa parte do ajustamento osmótico pode ser normalmente relacionada ao aumento na concentração de uma variedade de solutos, incluindo açúcares, ácidos orgânicos e íons (especialmente K^+). Enzimas extraídas do citosol de células de certas plantas mostraram ser sensivelmente inibidas por altas concentrações de íons. O acúmulo de íons durante o ajustamento osmótico parece ocorrer principalmente dentro dos vacúolos, onde os íons são mantidos fora do contato com as enzimas do citosol ou organelas subcelulares. Estes outros solutos chamados solutos compatíveis (ou osmólitos compatíveis) são compostos orgânicos que não interferem nas funções das enzimas. A prolina é o soluto compatível comumente acumulado, os outros são um açúcar álcool - sorbitol, e uma enzima quaternária – glicina betamina (Taiz & Zeiger, 1995).

Segundo Bolaños & Edmeades (1991), o ajustamento osmótico é desejável desde que este componente da tolerância à seca se mostre capaz de manter a turgescência, crescimento e fotossíntese a baixos valores de potencial hídrico. Todavia em seus estudos do valor de seleção do ajustamento osmótico a baixo potencial hídrico sob condições de seca para o milho tropical, eles concluíram que a seleção para o aumento da capacidade de ajustamento osmótico sob condições de seca não representava vantagens para o milho tropical.

4.5.2 *Particionamento de Assimilados*

A síntese, translocação, particionamento e acúmulo de assimilados na planta são controlados geneticamente e influenciados pelo ambiente. A translocação e particionamento dos produtos da fotossíntese envolvem um número de processos complexos que necessitam ser completamente elucidados.

Segundo Taiz & Zeiger (1995), os processos celulares envolvidos na metabolização dos assimilados determinam em grande parte a força relativa dos vários drenos, ou seja, a maior habilidade de um dreno de armazenar ou metabolizar os açúcares importados será tão grande quanto à capacidade de competir pelos assimilados, que são produzidos pelas fontes. Desta maneira a competição determina a distribuição do transporte de açúcares entre os tecidos dos vários drenos da planta (partição de assimilados), ao menos no curto prazo. Naturalmente, os eventos nas fontes e drenos devem ser sincronizados. Ainda segundo estes autores, a pressão de turgor no xilema poderia ser um importante meio de comunicação entre as fontes e os drenos, atuando na coordenação das taxas de carregamento e descarregamento. Mensageiros químicos são também importantes na sinalização do status de um órgão para o outro. Esses mensageiros químicos incluem reguladores de crescimento das plantas (fitohormônios) e nutrientes como a sacarose, potássio e fosfato.

Os efeitos do estresse hídrico na acumulação de matéria seca pelos cereais dependem, sobretudo da época e da intensidade do estresse durante o desenvolvimento do grão (Donald & Hamblin, 1976).

A inibição da fotossíntese em plantas de milho bem hidratadas e em déficit hídrico durante a polinização realizada por Schussler & Westgate (1991) mostrou que, muitas das perdas de sementes a um baixo potencial hídrico podem ser relacionadas à carência

de suprimento de assimilados. Boyle et al. (1991), observaram que a sensibilidade da formação dos grãos a baixo potencial hídrico poderia ser diminuída injetando-se uma solução contendo açúcares no colmo. Estes estudos confirmam que o desenvolvimento inicial dos grãos de milho é altamente dependente do contínuo suprimento de assimilados da fotossíntese vigente.

De acordo com Taiz & Zeiger (1995), um sucinto entendimento do particionamento de assimilados poderia capacitar os melhoristas de plantas e os biólogos moleculares a selecionar e desenvolver variedades com aperfeiçoado transporte de assimilados para as porções úteis da planta. Todavia os processos de alocação e particionamento na planta devem ser coordenados, e o acréscimo no transporte para os tecidos úteis, não deveria ocorrer às expensas de outros processos essenciais ou estruturas.

4.5.3 Prolificidade

Em seu trabalho de revisão sobre a prolificidade em milho, Motto & Moll (1983) relataram que dentre os critérios de seleção que podem identificar genótipos mais eficientes de milho, o número de espigas por planta parece ser o mais promissor, devido à facilidade de medição e a herdabilidade desta característica. Além disso, os híbridos prolíficos têm mostrado a capacidade de se adaptarem a diferentes ambientes. A prolificidade está geralmente correlacionada com a produção de grãos. Ainda de acordo com estes autores, os resultados de estudos comparando-se genótipos prolíficos e não prolíficos em várias densidades de plantas, revelaram em geral que o decréscimo da área por planta em função do incremento na densidade de plantas tem um efeito negativo no número e tamanho das espigas por planta em híbridos prolíficos e decresce o tamanho da espiga em híbridos não prolíficos, quando as plantas crescem sob condições favoráveis de campo.

O tamanho dos drenos reprodutivos durante o período de enchimento dos grãos é uma das principais limitações para a eficiente conversão de assimilados para o grão e pode conseqüentemente limitar a produção (Tollenaar, 1977). O efeito do tamanho do dreno representado pelo número de espigas por planta tem se mostrado estar associado com atributos morfológicos e fisiológicos relacionados à eficiência de produção de grãos pelo milho (Tollenaar, 1977; Nakaseko & Gotoh, 1976).

Palmer et al., (1963) estudaram o mecanismo de translocação, perda respiratória e a distribuição do ^{14}C marcado em milho tropical durante o período de enchimento do grão. Os resultados mostraram que a assimilação pelas folhas excede a capacidade do grão de demandar carbono (fotoassimilados). A partir disto especula-se que esta prolificidade potencial possa incrementar a produção pelo aumento no número de drenos para as reservas disponíveis.

4.5.4 Fluorescência da clorofila

A técnica da fluorescência da clorofila tem sido muito utilizada em estudos de ecofisiologia das plantas, graças ao desenvolvimento de equipamentos portáteis de medição para sua medição – os fluorômetros. Contudo, a teoria envolvida é complexa e a interpretação dos dados é ainda controversa em alguns casos.

A luz que incide sobre as folhas das plantas é utilizada pelas moléculas de clorofila para realizar a fotossíntese, no entanto, a capacidade de absorver a energia luminosa é limitada e depende de vários fatores, incluindo estresses causados pelas condições ambientais, como água, nutrientes, temperatura etc. Cada quantum de energia absorvido pela clorofila eleva um elétron de um estado basal a um estado excitado. No retorno ao estado normal, os elétrons liberam uma pequena quantidade de energia que é efetivamente dissipada como calor ou re-emissão de luz de maior comprimento de onda (vermelho e vermelho extremo) denominada fluorescência. Embora a fluorescência seja emitida em pequenas quantidades (1 a 2% da energia total absorvida), sua mensuração é muito fácil, pois a fluorescência é emitida em comprimento de onda maior que o da absorção. Desta forma, a produção de fluorescência pode ser quantificada expondo-se a folha a luz de um determinado comprimento de onda e medindo a quantidade de luz re-emitida em maiores comprimentos de energia. Nos sistemas atuais a técnica de fluorescência se tornou tão refinada, sendo as medições após a adaptação no escuro combinada com as feitas com uma fonte de luz, permitindo análises extremamente detalhadas (Maxwell & Johnson, 2000).

As mudanças na produção de fluorescência da clorofila foram primeiro relatadas por Kautsky e colaboradores no início da década dos anos 60 do século 20. Eles verificaram que transferindo plantas adaptadas ao escuro para a luz, após um período de tempo ocorria um aumento na produção de fluorescência da clorofila, e este fenômeno ficou conhecido como efeito Kautsky. (Figura 1).

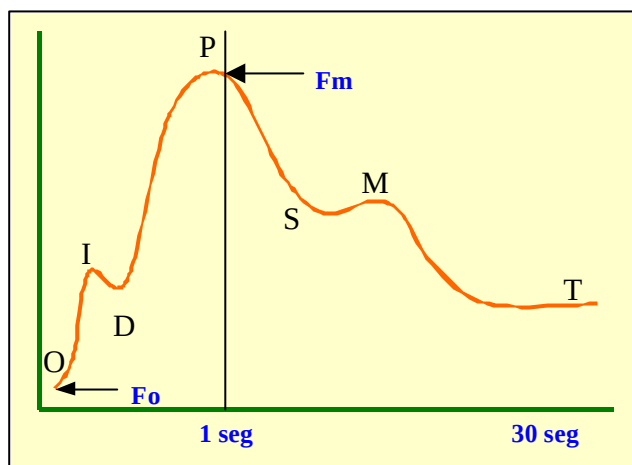


Figura 1 – Curva de indução da fluorescência – “Efeito Kautsky”.

Observa-se na Figura 1, que inicialmente há uma rápida elevação da fluorescência de um nível mínimo (O) a um nível intermediário (I) seguido por uma elevação muito rápida até um nível máximo ou Pico (P). Este fenômeno tem sido explicado como uma consequência da redução nos aceptores de elétrons da fotossíntese, o Fotossistema II, notavelmente a plastoquinona e em particular a Q_A . Uma vez que o FS II absorve a luz e a Q_A tenha recebido um elétron, esta não é capaz de receber outro até que o tenha passado para um subsequente carregador de elétrons (Q_B), e durante este período o centro de reação é considerado ‘fechado’ (Maxwell & Johnson, 2000). A fase I-P reflete a acumulação de Q_A^- no centro ativo de reação com eficiente transferência de elétrons ao agrupamento das plastoquinonas.

Na nomenclatura atual, o nível original da fluorescência (O) tornou-se F_0 e pico da fluorescência (P) é denominado F_m . A diferença entre estes dois níveis é expressa como fluorescência variável ($F_v = F_m - F_0$). A relação F_v/F_m é considerada um indicativo da eficiência fotossintética, sendo um bom indicador dos danos fotoinibitórios em plantas submetidas ao estresse.

Segundo Plaut (1999) quando uma folha adaptada ao escuro é exposta à luz, a fluorescência da clorofila exibe uma série de mudanças, sendo a fluorescência mínima (F_0) induzida pela pré-iluminação com luz vermelho-extremo. F_0 é considerado representar a emissão pela excitação das moléculas de clorofila *a* ocorrida antes das excitações terem migrado dos centros de reação, ou seja, é o nível de fluorescência quando a plastoquinona

Segundo Durães et al. (2002), o desenvolvimento e funcionamento do aparato fotossintético são dependentes do nitrogênio, sendo que sob condições naturais há uma relação estável entre a fotossíntese máxima e o teor de N nas folhas. Desta forma, condições de deficiência ou excesso de N ocasionam estresse nas plantas e reduzem a utilização do N. A estreita relação entre a capacidade fotossintética de uma folha e o conteúdo de N é devida ao fato da fotossíntese necessitar de uma quantidade substancial de proteínas para o complexo de pigmentos absorver luz e ser capaz de realizar os processos fotoquímicos e reduzir esquematicamente o CO₂ a carboidratos. Portanto, para se avaliar a eficiência a N pode-se utilizar a fluorescência da clorofila, que permite estimar os parâmetros da eficiência fotossintética e também o potencial máximo da eficiência quântica (F_v/F_m).

Lu & Zhang (1999), analisando os resultados dos estudos da influência da deficiência de Nitrogênio na fluorescência, verificaram que estes têm sido contraditórios. Em alguns estudos foi demonstrado que a deficiência de N reduz o transporte de elétrons e a máxima eficiência fotoquímica do FS II, sugerindo que a deficiência deste nutriente causa algum dano a este fotossistema, enquanto que outros verificaram que a deficiência de N não tem efeito no transporte de elétrons não ocasionando danos ao FS II. Ainda segundo estes autores, o decréscimo na capacidade de assimilação de CO₂ induzida pela deficiência de N pode potencialmente levar a uma super redução no transporte de elétrons na fotossíntese e desta forma a fotoinibição.

4.5.5 Potássio

Quando o suprimento de água no solo é limitado, a perda de turgescência e o murchamento são sintomas típicos da deficiência de potássio. Segundo Lindhauer, (1985), a menor sensibilidade das plantas potássio-eficientes ao estresse de seca está relacionado a fatores como; (a) o papel do K⁺ na regulação estomática, que é o principal mecanismo que controla o regime hídrico nas grandes culturas, e (b) a importância do K⁺ para o potencial osmótico nos vacúolos, mantendo altos conteúdos de água nos tecidos mesmo sob condições de seca. A menor sensibilidade ao estresse de seca em termos de produção e rendimento de biomassa pode também ser resultado de altas concentrações de K⁺ no estroma e altas taxas de fotossíntese.

A maturação prematura de frutos ou de grãos imposta pela deficiência de água ou nutrientes é outro fator limitante da produção. Neste caso não é o número de grãos, mas o peso (tamanho) do grão ou do fruto que é baixo. Existe uma substancial evidência de que elevados níveis de ABA também estão envolvidos na maturação precoce. Haeder & Beringer (1981) verificaram que em plantas de trigo deficientes em potássio, sobretudo após 46 semanas da antese, os níveis de ABA nos grãos foram maiores que aqueles encontrados nos grãos de plantas bem supridas com este nutriente. Assim, o período de enchimento de grãos nas plantas deficientes em potássio é muito menor e o peso de um simples grão na maturidade é menor que nas plantas controle.

4.6 - Nitrogênio na cultura do milho

O nitrogênio é o componente essencial de todas as enzimas, sendo desta forma necessário para o crescimento e desenvolvimento das plantas.

Este é abundante nas folhas, encontrado principalmente nas enzimas da fotossíntese, onde pode ser superior a 4% do peso seco das mesmas. A absorção de N, a produção de biomassa das plantas e a produção de grãos são fortemente correlacionados.

O N é um dos mais importantes nutrientes, responsável em grande parte pelas maiores produtividades obtidas na agricultura tecnificada (Latiri-Souki, 1998). Segundo Lawlor et al. (1988), o adequado suprimento de N atua no aumento da produção total de biomassa e de grãos de diferentes modos, em nível celular, este aumenta o número e o volume celular, nas folhas ele incrementa a taxa e a eficiência fotossintética. O fertilizante nitrogenado aumenta a quantidade de componentes metabólicos (ex: proteínas), demonstrado por um acréscimo no teor de N no tecido (Greenwood et al., 1991). Os acréscimos na taxa de crescimento da cultura são produzidos através de aumentos no IAF, e também por acréscimos na eficiência de uso da radiação (EUR; matéria seca produzida por unidade de radiação incidente ou interceptada (Lawlor, 1995).

Este nutriente interfere na fotossíntese da cultura, reduzindo também o crescimento da área foliar e acelerando a senescência das mesmas. Cerca de 50% de todo o elemento na folha está diretamente envolvido na fotossíntese, seja nas enzimas ou na molécula de clorofila. A taxa de fotossíntese apresenta forte dependência do conteúdo de N na folha,

resultando em relação curvilínea entre este e a eficiência de uso da radiação (EUR), a qual apresenta saturação para o milho de cerca de 2% de N na folha. Quando o nutriente torna-se escasso, a planta o transloca dos tecidos mais velhos (folhas e colmo) para os mais novos (folhas e grãos) ocasionando a senescência dos tecidos mais velhos (Bänziger, et al., 2000).

Segundo estes autores, plantas deficientes em N apresentam aumento no crescimento das raízes em detrimento da parte aérea e elevada relação raiz/parte aérea. Entretanto, a quantidade total de raízes é normalmente menor para as plantas crescidas sob estresse de nitrogênio do que sob condições normais de fertilização com o nutriente.

4.6.1 Estresse de Nitrogênio e o desenvolvimento da cultura do milho

No início do ciclo e principalmente quando se aplica o nutriente, o seu suprimento normalmente excede a demanda da cultura. À medida que a planta se desenvolve, o N é absorvido do solo, no qual a mineralização do mesmo é menor que $1 \text{ Kg N ha}^{-1}\text{dia}^{-1}$, enquanto que uma cultura de milho saudável é capaz de absorver 4 a $5 \text{ Kg N ha}^{-1}\text{dia}^{-1}$. Isto equivale a dizer que com o decorrer do ciclo da cultura haverá esgotamento do N do solo e conseqüentemente a planta estará sob estresse de N (Bänziger, et al., 2000). Estes autores afirmam que, dependendo do tempo de duração do estresse deste nutriente nas regiões de crescimento da planta, diferentes fatores determinantes da produção são afetados. O estresse de N antes do florescimento reduz o desenvolvimento da área foliar, a taxa de fotossíntese, e o número de grãos potenciais. O estresse deste nutriente durante o florescimento resulta em aborto de grãos e espigas, enquanto que sua carência durante o enchimento dos grãos acelera a senescência das folhas, reduzindo a fotossíntese da cultura e o peso dos grãos.

Chapman & Edmeades (1999) afirmam que, para o milho cultivado nos trópicos, onde normalmente há deficiência de N, a seleção natural tem favorecido genótipos capazes da absorção precoce do N do solo e seu armazenamento nas folhas pelas enzimas fotossintéticas, e sua re-mobilização para o grão em desenvolvimento durante seu enchimento.

A seleção para estresses múltiplos como seca e nitrogênio tem-se mostrado mais eficiente em promover ganhos em produção de grãos quando comparada com a seleção realizada para um único fator de estresse (Bänziger et al., 1999; 2002).

5 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram realizados na Embrapa Milho e Sorgo em Sete Lagoas, Minas Gerais, no período de junho de 2001 a agosto de 2002. No primeiro foram utilizadas linhagens endogâmicas contrastantes para tolerância a seca, de propriedade da Embrapa Milho e Sorgo, obtidas do seu programa de melhoramento genético de milho. No segundo ensaio procurou-se estudar a interação Seca x N nas duas linhagens contrastantes que se destacaram no primeiro ensaio.

5.1 Experimento 1: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca submetidas a diferentes regimes hídricos.

5.1.1 Instalação e condução do experimento

O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação da Embrapa Milho e Sorgo, no período de junho a outubro de 2001. O solo utilizado como substrato foi retirado da camada superficial (0 a 20 cm) de um Latossolo vermelho distroférico, cuja análise química foi realizada no laboratório de Fertilidade do Solo da Embrapa Milho e Sorgo (Tabela 1). Antes da semeadura, cada vaso contendo 20 Kg de solo recebeu adubação que foi de 10g de sulfato de amônio, 27g de superfosfato simples, 5g de cloreto de potássio, 20g de sulfato de magnésio e 0,6g de sulfato de zinco.

A adubação de cobertura constou de 2 g de sulfato de amônio aplicado em cada vaso semanalmente, a partir do estágio V6 (Ritchie et al., 1989) até o florescimento. Foram semeadas manualmente 8 sementes por vaso e aos 15 dias após a emergência foi realizado um desbaste deixando-se 4 plantas por vaso.

Tabela 1. Características químicas do solo utilizado no experimento 1 (camada 0 – 20cm).

PH	H + Al	Al	Ca	Mg	K	P	M. O.	m	V
		cmol _c dm ⁻³			mg. dm ⁻³		g. Kg ⁻¹	%	
5,9	4,08	0,05	3,63	0,78	111	10	33	1	53

5.1.2 Tratamentos e Delineamento Experimental

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados em esquema fatorial, constando de 4 linhagens, sendo duas tolerantes (L 6.1.1 e L 13.1.2) e duas sensíveis (L 1147 e L 1170) à seca, contrastantes para o IFMF, 2 regimes hídricos e 3 épocas (estádio V6, florescimento, e ambos) com 3 repetições, totalizando 72 parcelas. Após a coleta das plantas nos estádios V6 e florescimento para determinação da fitomassa, a parcela experimental ficou constituída de 2 plantas por vaso, nas quais se avaliou a produção final.

Nas plantas do tratamento controle (TC), o potencial de água do solo dos vasos foi mantido próximo à capacidade de campo (-0,015 MPa) e no tratamento de estresse hídrico (EH), o potencial mínimo do solo foi de -0,30 MPa. Na manhã seguinte, as plantas receberam reposição da irrigação para os potenciais utilizados nos tratamentos. Estes pontos foram determinados pela curva característica de umidade do solo (Tabela 2). O controle da umidade do solo foi efetuado diariamente utilizando-se balança eletrônica com capacidade máxima de 32000g e sensibilidade de 5g.

Tabela 2. Valores de potencial matricial (y_m), conteúdo volumétrico de água (θ %) do solo utilizado nos experimentos. Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, Minas Gerais, 2002.

Potencial matricial (MPa)	- 0,015	- 0,100	- 0,300	- 0,500	- 1,500
Conteúdo de água no solo (θ %)	34,74	31,00	29,02	28,15	26,35

5.1.3 Imposição do déficit hídrico

O déficit hídrico foi imposto às plantas via supressão da irrigação até a umidade dos vasos atingir a o potencial mínimo de água no solo de -0,30 MPa, ou seja, 80% da Água Disponível Total (ADT). Os ciclos de estresse foram impostos às plantas no início do estágio V6 (EH1), no pleno florescimento (EH2) e em ambas as fases fenológicas (EH12).

5.1.4 Características ambientais

Durante o período de imposição dos tratamentos, as temperaturas e umidades relativas foram monitoradas com o auxílio de um termohigrógrafo colocado em abrigo meteorológico dentro da casa de vegetação, com o qual se obtiveram os dados da temperatura máxima e mínima e a umidade relativa.

Os dados de evapotranspiração diária foram obtidos dos resultados da pesagem dos vasos, sendo empregada para cálculo a fórmula proposta por Viana (2002).

$$ETc = P_n - P_{n-1}$$

onde: ETc = Evapotranspiração da cultura;

P_n = Peso do vaso no dia (g)

P_{n-1} = Peso do vaso no dia anterior

Foi confeccionada uma planilha eletrônica para controle das pesagens dos vasos, a qual também possibilitava o cálculo do potencial de água no solo. Para o cálculo do potencial da água no solo foram necessários, a curva característica de umidade do solo, a umidade do solo e o volume de solo dentro do vaso (Apêndice).

5.1.5 Características morfológicas

- a) Área foliar (cm²): utilizou-se um integrador da área foliar da LICOR, modelo LI – 3100.
- b) Florescimentos masculino e feminino e IFMF (dias): definiu-se o florescimento masculino como a data de extrusão das anteras e conseqüente liberação do pólen e o florescimento feminino quando os estilo-estigmas atingiram cerca de 1 cm de comprimento. O valor do IFMF foi calculado pela diferença entre as datas dos florescimentos masculino e feminino.

- c) Fitomassa (g m.s.): no estágio V6 foram cortadas plantas na região do colo, identificadas e colocadas em sacos de papel, e no pleno florescimento foram coletadas plantas inteiras que foram separadas em folhas, colmo, pendão e espigas. Todo o material vegetal foi seco em estufa com ventilação forçada de ar à 75°C até atingir peso constante e, em seguida, pesado em balança analítica (precisão de 0,01 g) para obtenção da massa de matéria seca.

5.1.6 Características fisiológicas

- a) Teor Relativo de Clorofila: as leituras foram efetuadas com medidor portátil de clorofila da MINOLTA modelo SPAD 502, cujos valores foram calculados com base na quantidade de luz transmitida pela folha, em dois comprimentos de onda, com diferentes absorbâncias.
- b) Potencial hídrico (MPa): foi cortada a porção apical da primeira folha completamente expandida, abaixo da folha bandeira, a qual foi inserida na câmara da bomba de pressão de Scholander. O potencial hídrico foliar foi determinado como sendo referente à pressão indicada no manômetro quando ocorreu a exsudação da primeira gota de seiva.
- c) Porometria: utilizou-se um porômetro da LICOR, modelo LI 1600, realizando-se as medidas nas plantas de todos tratamentos durante os dois estádios fenológicos. Avaliou-se a temperatura da folha (°C), umidade relativa do ar (%), resistência estomática ($s\ cm^{-1}$) e a transpiração ($\mu g\ cm^{-2}\ s^{-1}$), sendo as leituras realizadas no período de 9 às 10 hs da manhã.
- d) Potássio: o teor deste nutriente nos diferentes órgãos da planta foi determinado empregando-se a metodologia proposta pela EMBRAPA (1999) com modificações.
- e) Açúcares solúveis totais (%): os teores de açúcares solúveis totais presentes nas folhas e no colmo foram determinados empregando-se a metodologia de Yemm & Willis (1954) utilizando o método de Antrona.
- f) Coeficiente de particionamento: ao final do experimento foram colhidas espigas de cada tratamento, em seguida separado os grãos do restante (palha e sabugo), e então se obteve o coeficiente de particionamento da matéria seca das espigas para os grãos, dividindo-se a matéria seca dos grãos pela das espigas.

5.1.7 Análise estatística

Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância, sendo as médias dos tratamentos comparadas pelo teste da DMS. Para se estudar os efeitos das interações entre os fatores, as médias foram comparadas pelo teste da DMS.

5.2 Experimento 2: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca submetidas à dois níveis de nitrogênio.

5.2.1 Instalação e condução do experimento

O experimento foi conduzido em casa-de-vegetação da Embrapa Milho e Sorgo, no período de maio a setembro de 2002. O solo utilizado como substrato foi retirado da camada superficial (0 a 20 cm) de um Latossolo vermelho distroférrico, cuja análise química foi realizada no laboratório de Fertilidade do Solo da Embrapa Milho e Sorgo (Tabela 3).

Tabela 3. Características químicas do solo utilizado no experimento 2 (camada 0 – 20cm).

PH	H + Al	Al	Ca	Mg	K	P	M. O.	m	V
		cmol _c dm ⁻³			mg. dm ⁻³		g. Kg ⁻¹	%	
6,0	3,43	0,0	4,60	0,57	161	19	33,9	0	62

Antes da semeadura, cada vaso contendo 18 Kg de solo recebeu uma adubação de plantio contendo 27 g de superfosfato simples e 10 g de FTE BR 12. Os níveis de nitrogênio foram aplicados como adubação de cobertura na forma solução a partir do estágio V6 até o florescimento. Foram semeadas manualmente 6 sementes por vaso e aos 20 dias após a emergência foi realizado um desbaste deixando-se 4 plantas por vaso, das quais colheram-se 2 plantas para determinação da fitomassa durante o período de avaliação dos tratamentos.

5.2.2 Tratamentos e Delineamento Experimental

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados em esquema fatorial, constando de 2 linhagens contrastantes para tolerância à seca (L13.1.2 e L1170), 2 doses de nitrogênio (20 e 80 mg N dm⁻³ solo) e 2 regimes hídricos em 6 repetições,

totalizando 48 parcelas, sendo cada unidade experimental (parcela) constituída de 2 plantas por vaso. Os regimes hídricos avaliados foram; tratamento controle ou sem estresse – TC (-0,01MPa a -0,10 MPa) e estresse hídrico – EH (-0,10 a -0,30 MPa), definidos pelos valores da curva característica de umidade do solo (Tabela 2). O controle da umidade dos vasos durante o período de estresse foi efetuado diariamente utilizando-se balança de precisão.

5.2.3 Imposição do déficit hídrico

O tratamento de déficit hídrico foi imposto às plantas via supressão da irrigação até a umidade nos vasos atingir a tensão de -0,30 MPa (80% Água Disponível Total – ADT), sendo irrigados na manhã seguinte até atingirem umidade equivalente ao potencial de água no solo de -0,10 MPa. Após o início do florescimento masculino (surgimento do pendão), as plantas foram submetidas aos tratamentos de défices hídricos por um período de 20 dias.

5.2.4 Características ambientais

Durante o período de imposição dos tratamentos, as temperaturas máximas e mínimas foram monitoradas com o auxílio de um conjunto de termômetros de máxima e mínima colocado em abrigo meteorológico dentro da casa de vegetação. Os valores da evapotranspiração e do potencial de água no solo foram obtidos conforme descrito para o primeiro experimento.

5.2.5 Características morfológicas

- a) Florescimentos masculino e feminino e IFMF (dias): definiu-se o florescimento como a data de extrusão das anteras e conseqüente liberação do pólen e o florescimento feminino quando os estilo-estigmas atingiram cerca de 1 cm de comprimento. O valor do IFMF foi calculado como sendo a diferença entre as datas dos florescimentos masculino e feminino.
- b) Fitomassa (g m.s.): No pleno florescimento plantas inteiras foram cortadas na região do colo e a seguir separadas em folhas, colmo, e espigas, em seguida colocadas em sacos de papel identificados com os tratamentos. Todo o material vegetal foi seco em estufa com ventilação forçada de ar à 75°C até atingir peso constante, e em seguida pesado em balança analítica (precisão de 0,01 g) para obtenção da massa de matéria seca.

- c) Área foliar (cm^2): antes das folhas verdes serem colocadas para secar em estufas, estas tiveram sua área foliar determinada, utilizando-se um integrador da área foliar da LICOR modelo LI – 3100.
- d) Número de espigas

5.2.6 Características fisiológicas

- a) Porometria: utilizou-se um porômetro da LICOR, modelo LI 1600, realizando-se as medidas nas plantas de todos tratamentos durante os dois estádios fenológicos. Avaliou-se a temperatura da folha ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar (%), resistência estomática (s cm^{-1}) e a transpiração ($\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$), sendo as leituras realizadas no período de 9 às 10 hs da manhã.
- b) Teor de clorofila total: utilizou-se o método de Arnon (1949) com adaptações.
- c) Teor Relativo de Clorofila: as leituras foram efetuadas com o medidor portátil de clorofila da MINOLTA modelo SPAD 502, cujos valores são calculados com base na quantidade de luz transmitida pela folha, em 2 comprimentos de onda, com diferentes absorbâncias.
- d) Fluorescência da clorofila *a*: foram efetuadas utilizando-se o fluorômetro portátil, PEA (*Plant Efficiency Analyzer*) da New Hansatech Instruments Ltda. Nesse aparelho, a fonte de luz utilizada para excitação das moléculas de clorofila é obtida de um conjunto de seis diodos (LEDs) que emitem luz de alta intensidade (máxima $3000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) com baixa emissão de calor. Esta característica é de suma importância na detecção da fluorescência inicial (F_0). A luz emitida pelo aparelho localiza-se na faixa do vermelho, entre 580 e 700nm, com pico de 650nm, o que permite a sua absorção pelos cloroplastos. A luz de excitação empregada neste ensaio foi de $1500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ na superfície da folha, correspondendo a 50% da intensidade máxima propiciada pelo aparelho. Antes das leituras, a região onde será efetuada a leitura é pré-condicionada no escuro por 30 minutos. São empregados cliques foliares ‘leaf clips’, com um sistema de janela que permite sua abertura e fechamento. A janela corresponde a uma abertura circular de limbo foliar de 4 mm de diâmetro e é utilizada para adaptação no escuro e para as leituras. O tempo de adaptação no escuro de 30 minutos é considerado como suficiente para que ocorra o “relaxamento” do sistema transportador de elétrons, assegurando o estado oxidado dos receptores de elétrons. A partir do uso da luz saturante e do completo relaxamento do sistema, o pico de

fluorescência pode ser considerado como a fluorescência máxima (F_m). Neste estudo foram avaliados os seguintes parâmetros: Fluorescência inicial (F_0), Fluorescência máxima (F_m), Fluorescência variável ($F_v = F_m - F_0$) e a eficiência quântica do fotossistema - FSII (relação F_v/F_m).

- e) **Conteúdo Relativo de Água:** coletaram-se discos foliares (cerca de 1 cm de diâmetro) de plantas de cada tratamento, em seguida pesados em balança analítica, obtendo-se a massa de matéria fresca. Em seguida, os discos foram colocados em placas de Petri preenchidas com água deionizada permanecendo durante 24 horas em câmara de crescimento. Após este período, os discos foliares foram retirados das placas e o excesso de água foi eliminado com auxílio de guardanapos de papel, sendo então pesados para obtenção da massa túrgida. A seguir as amostras foram colocadas para secar em estufa a 75°C durante 72 horas, visando a obtenção da massa de matéria seca. A partir destes dados foi calculado Conteúdo Relativo de Água (CRA) de acordo com a metodologia de Barrs & Weatherley (1962), empregando-se a seguinte fórmula:

$$\text{CRA} = \frac{\text{Massa fresca} - \text{Massa seca}}{\text{Massa túrgida} - \text{Massa seca}} \times 100$$

5.2.7 Análise estatística

Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância, sendo as médias dos tratamentos comparadas pelo teste da DMS. Para estudo dos efeitos das interações entre os diferentes fatores também se empregaram comparações pelo teste da DMS.

6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1. Experimento 1: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca submetidas a diferentes regimes hídricos.

6.1.1. Características ambientais

Os valores obtidos para as temperaturas máximas e mínimas e a umidade relativa, na casa de vegetação durante o primeiro período de estresse encontram-se na Figura 3. A temperatura média neste período foi de 23°C, sendo que as amplitudes para máxima e mínima foram de 30 a 36°C e 9,5 a 15,5°C, respectivamente. A umidade relativa média foi de 68% e a sua amplitude de 52 a 78°C.

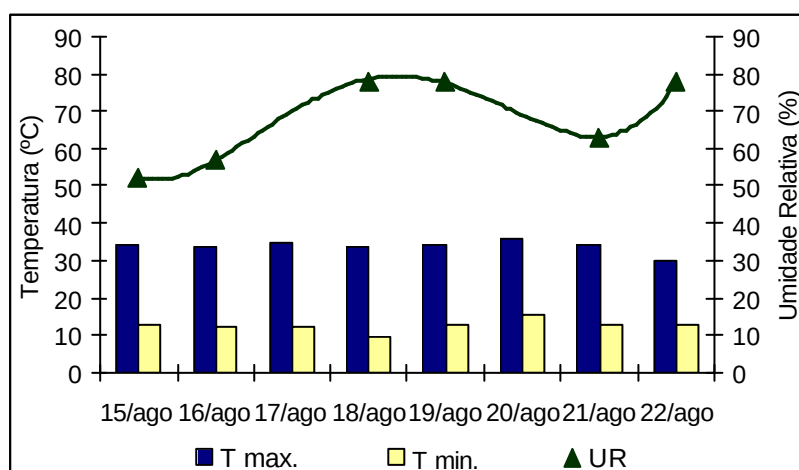


Figura 3 – Temperaturas máxima, mínima e Umidade relativa do ar no período de 15 a 22 de agosto de 2001.

De acordo com Fancelli & Dourado Neto (2000), a temperatura afeta o desenvolvimento da cultura desde a germinação até o enchimento dos grãos. Temperaturas entre 25 a 30°C propiciam melhores condições para germinação e emergência das plântulas. No florescimento e maturação dos grãos, temperaturas médias diárias acima de 26°C causam aceleração destas fases, sendo que temperaturas médias diárias inferiores a 15°C podem retardar estes processos. Segundo estes autores, resultados experimentais demonstraram que a cada grau de temperatura média acima de 21,1°C nos primeiros 60 dias após a semeadura, o florescimento poderá ser adiantado em 2 a 3 dias.

6.1.2. *Evapotranspiração e disponibilidade de água no solo*

Na Figura 4 são apresentados para o período de 15 a 21 de agosto de 2001 (plantas entre os estádios V6 a V8), os valores médios da evapotranspiração nas quatro linhagens nas diferentes condições de umidade no solo (TC = sem estresse; EH = estresse hídrico). Comparando-se as linhagens L13.1.2 e L6.1.1, verifica-se que a primeira mostra-se mais adaptada à seca, apresentando elevada evapotranspiração mesmo sob déficit hídrico. Observa-se ainda que a L6.1.1 exibe clara diferenciação nos valores medidos, quando se comparam plantas bem hidratadas com plantas sob estresse. Por outro lado, dentre as linhagens sensíveis à seca, a L1147 apresenta grande diferença entre o tratamento controle e o de estresse; já a L1170 apresenta comportamento semelhante à linhagem L13.1.2, exibindo certa adaptação à seca com pequenas diferenças na evapotranspiração entre o tratamento controle e o de estresse. Nos períodos de maior demanda atmosférica (maior transpiração) são notadas as maiores diferenças entre plantas bem hidratadas e sob estresse, que resultaram em menores valores de potencial de água no solo (Figura 5). O comportamento do potencial de água no solo foi similar entre as linhagens, cujo adequado suprimento de água revelou valores muito baixos em relação aos do estresse. Bänziger et al (2000) afirmam que cerca de 65 a 55% da água disponível no solo encontram-se entre -0,03 MPa a -0,50 MPa, estando facilmente disponível às plantas; o restante está contido entre -0,5 e -1,5 MPa, e planta apresentando dificuldade na absorção da água do solo, e poderá apresentar sintomas de murchamento.

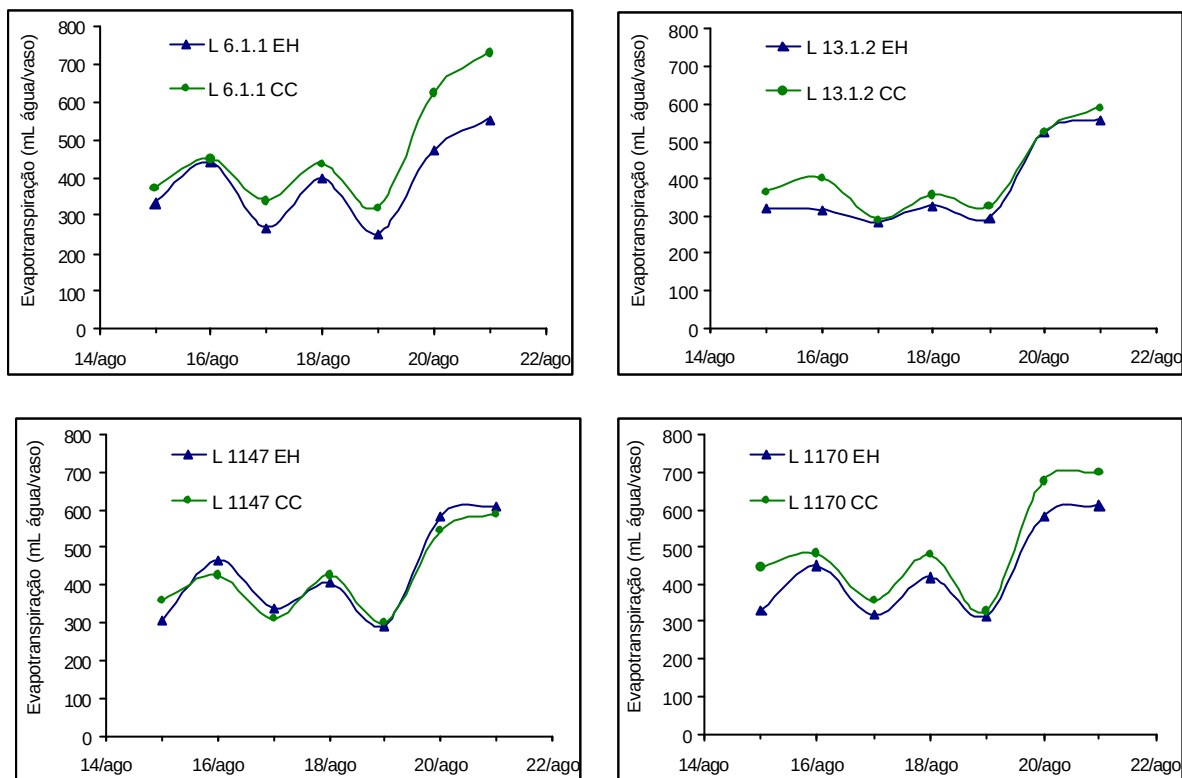


Figura 4 – Evapotranspiração (mL água/vaso) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes de umidade no solo no período de 15 a 21 de agosto de 2001.

O comportamento do potencial de água no solo sob condições de déficit hídrico mostra-se muito similar aos detectados para a evapotranspiração (Figura 4). Este fato evidencia que nesta fase (estádio V6 a V8), o estresse inicial de $-0,30$ MPa, apesar de ser considerado severo, praticamente não influencia na absorção de água pelas plantas, o que poderia ser explicado pelo menor desenvolvimento da planta (menor área foliar), que demandaria menor quantidade de água para o seu desenvolvimento. Diferentemente da evapotranspiração, o potencial da água no solo exibe diferenças entre as linhagens, sendo que nos momentos de maior demanda atmosférica, L6.1.1 apresentou o valor mais elevado e a L1170 o menor valor (Figura 5). Os acréscimos detectados na evapotranspiração ao final do período de imposição dos tratamentos (20 e 21 de agosto) podem ser explicados pela mudança no estágio fenológico, sendo que as plantas passaram a ter 8 folhas completamente expandidas (estádio V8) e com isto houve aumento na área foliar elevando a transpiração e agravando ainda mais o problema da carência de água no solo (Figura 5).

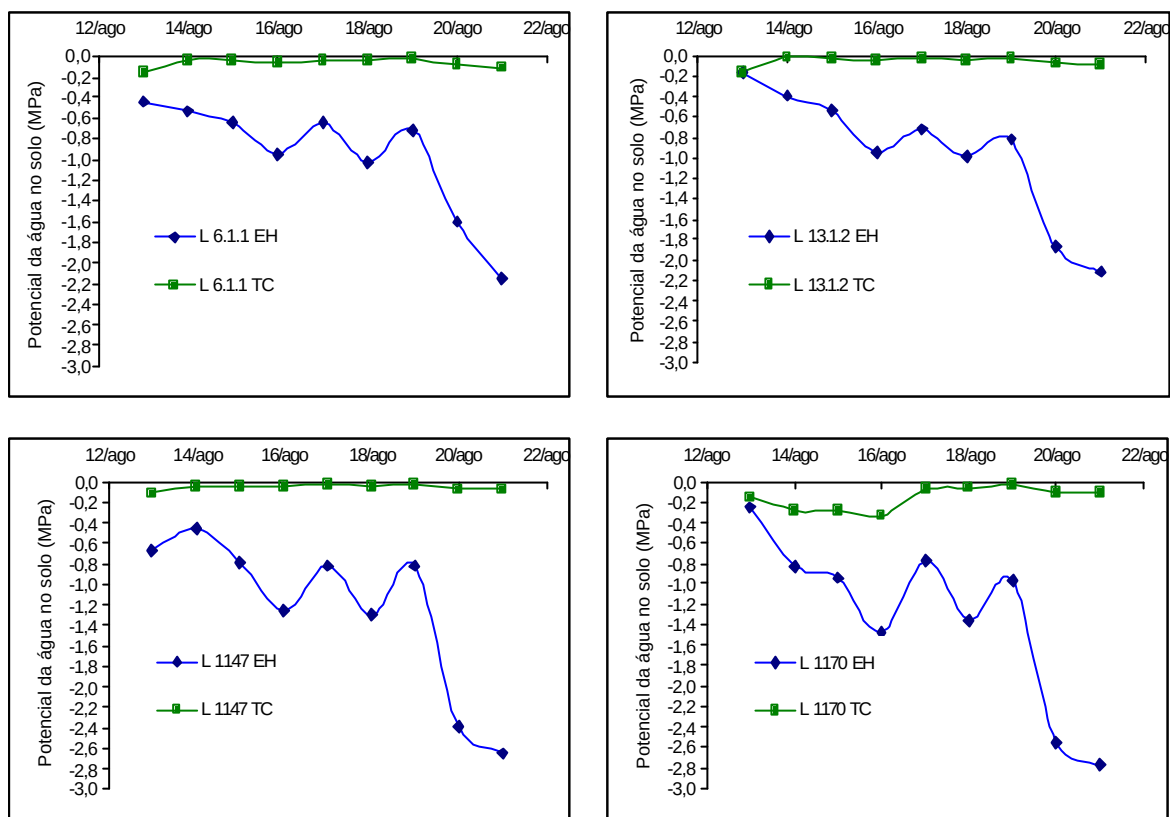


Figura 5 – Potencial de água no solo (MPa) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes de umidade no solo durante o período de 15 a 21 de agosto de 2001.

Ray et al. (1997) relatam que o híbrido 3165 (tolerante á seca) era mais ativo fisiologicamente durante os períodos de déficit hídrico, fato que poderia ser explicado pela extração de água no início do ciclo (menor área foliar) e uma maior ou equivalente absorção de água ao final do ciclo quando comparado ao híbrido 3192 (sensível ao déficit hídrico). A transpiração corresponde à cerca de 60 a 70% da evapotranspiração e está relacionada à condutância estomática e ao potencial hídrico (Khang et al., 1994).

Pimentel & Rossiello (1995) comentam que o consumo de água nas fases iniciais da cultura é baixo, sendo a maior parte da água perdida por evaporação, e aumenta posteriormente com o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos.

Os valores da evapotranspiração durante o florescimento são exibidos na Figura 6, onde se nota que o comportamento das linhagens foi muito semelhante, com pequenas diferenças nos momentos de maior demanda atmosférica.

No início do florescimento, por ocasião do pendoamento, ocorreram baixas temperaturas e alta umidade relativa, que contribuíram para redução na perda de água (evapotranspiração) detectada no início do florescimento (dados não apresentados).

Os valores mais elevados da evapotranspiração durante o florescimento evidenciam que esta é uma fase de intensa atividade metabólica, que se caracteriza pela importância do adequado status hídrico interno para manutenção dos eventos reprodutivos e em seguida pelo crescimento das espigas, acompanhados por um maior fluxo transpiratório visando a translocação de assimilado para os grãos.

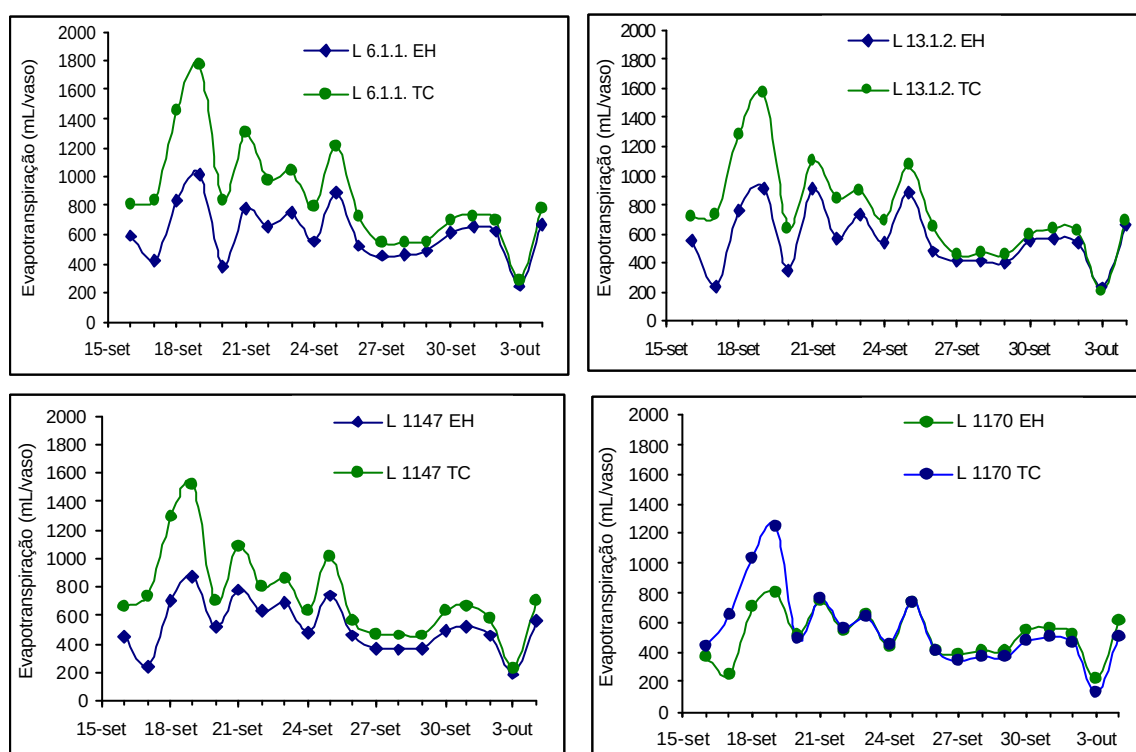


Figura 6 – Estimativa da evapotranspiração de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes de umidade do solo no período de 15 de setembro a 04 de outubro de 2001.

De acordo com Bolaños & Edmeades (1993a), os estudos das épocas de ocorrência de estresse hídrico, durante o ciclo da cultura do milho revelaram que o florescimento é a época mais sensível para a definição do rendimento de grãos e as perdas podem exceder 50% quando a seca coincide com esta época. A falta de água por um período de dois a três dias durante o florescimento masculino ou durante a polinização pode causar redução de até 22% na

produção (Robins & Domingo, 1953). As perdas na produção resultam primeiramente em redução no número de grãos por planta, devido à inibição do florescimento, falhas na fertilização e aborto dos embriões. (Westgate, 1994).

A emergência do estilo-estigma resulta principalmente do crescimento em extensão (Herrero & Johnson, 1981, Westgate & Boyer, 1985a), sendo este completamente inibido por um pequeno decréscimo ($< 0,3$ MPa) no seu potencial hídrico.

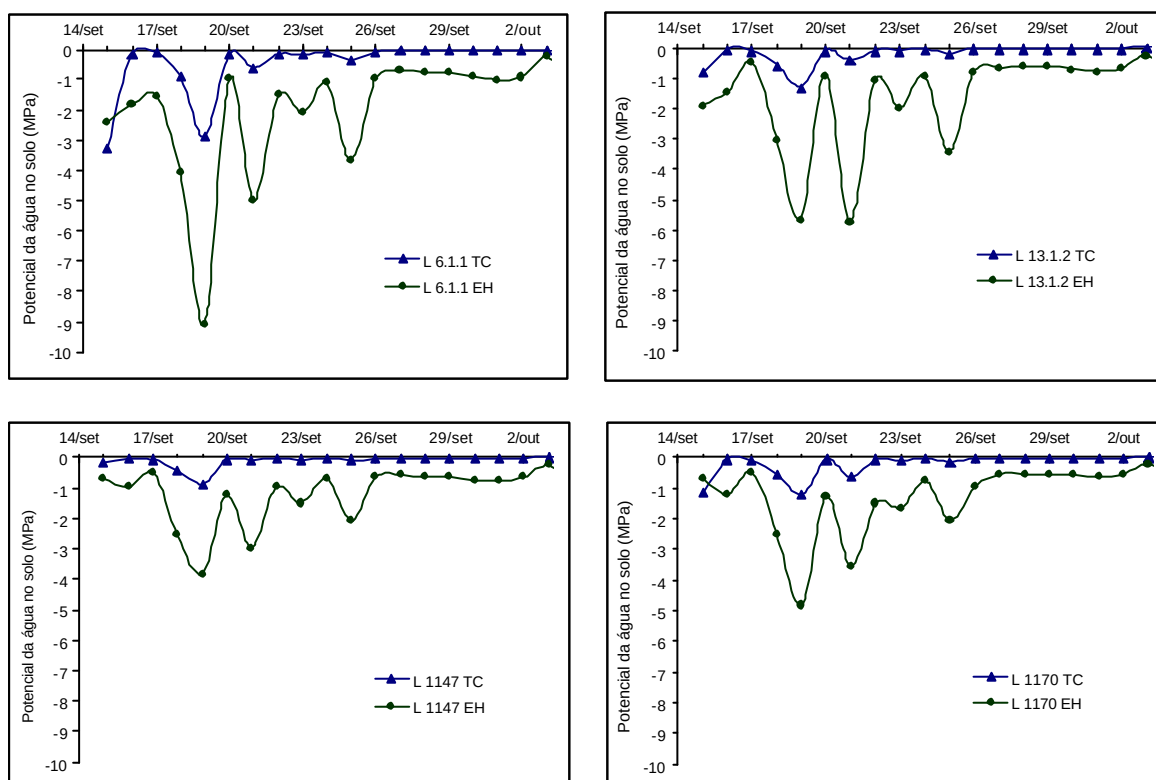


Figura 7 – Potencial da água no solo (MPa) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes de umidade do solo no período de 15 de setembro a 04 de outubro de 2001.

A ocorrência de um período de seca na cultura do milho pode exercer influência distinta em três fases: a) iniciação floral e desenvolvimento das inflorescências, afetando diretamente o número potencial de grãos; b) período de fertilização, onde é fixado o potencial de produção, cujos efeitos desta são a desidratação do grão de pólen e dificuldade de penetração e crescimento do tubo polínico e; c) enchimento de grãos, através da redução na

translocação de assimilados para o grão e também pela influência direta na fotossíntese (Magalhães et al., 1995).

6.1.3 Florescimento

Na Tabela 4 são mostradas as datas dos florescimentos masculinos, femininos e os valores de IFMF (dias) para cada linhagem com seus respectivos tratamentos.

Tabela 4. Florescimento masculino, feminino (dias após o plantio) e intervalo de dias entre estes florescimentos (IFMF) de quatro linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes estádios fenológicos da planta.

Linhagem	Fenologia	Flor. Masculino		Flor. Feminino		IFMF	
		T.C. ²	EH ³	T.C.	EH	T.C.	EH
L 6.1.1	<i>Estádio V6</i> ¹ (a)	63 ⁴	64	61	62	-2	-2
	<i>Florescimento</i> (b)	63	65	61	65	-2	0
	(a) e (b)	63	64	61	66	-2	+2
L 13.1.2	<i>Estádio V6</i> (a)	61	61	60	61	-1	0
	<i>Florescimento</i> (b)	60	60	60	62	0	+2
	(a) e (b)	61	60	60	60	-1	0
L 1147	<i>Estádio V6</i> (a)	67	68	70	70	+3	+2
	<i>Florescimento</i> (b)	66	69	69	71	+3	+2
	(a) e (b)	68	68	70	71	+2	+3
L 1170	<i>Estádio V6</i> (a)	60	60	64	64	+4	+4
	<i>Florescimento</i> (b)	62	60	65	65	+3	+5
	(a) e (b)	60	62	63	68	+3	+6

1) Plantas submetidas ao estresse hídrico durante o estágio V6; 2) Planta não estressada com umidade inicial do solo próxima à capacidade de campo; 3) Estresse hídrico equivalente à umidade inicial de água no solo de -0.30 MPa; 4) Dias após o plantio.

Observa-se na Tabela 4, que as plantas da linhagem L13.1.2 mesmo sob condições de estresse hídrico apresentaram certo sincronismo nos eventos reprodutivos exibindo baixos valores para o IFMF. Durães et al. (1997) afirmam que um menor valor de IFMF indica um sincronismo no florescimento, que reflete uma adaptação a um dado estresse e está associado ao rendimento de grãos, sob condições adversas, sendo este reduzido IFMF em parte consequência de um maior potencial hídrico da planta durante o florescimento. Por outro lado, as linhagens L1147 e L1170 exibem retardamento nos eventos reprodutivos, havendo destaque para a L1170 que, sob deficiência hídrica, exibe maiores atrasos no surgimento do

estilo-estigma, que certamente interferirá de negativamente na produção de grãos. Estas linhagens apresentaram protândria acentuada, exibindo falta de sincronia nos eventos reprodutivos.

A falta de sincronismo nos eventos reprodutivos e as falhas na formação das estruturas reprodutivas têm sido apontadas como responsáveis pelas perdas na produção de grãos (Schussler & Westgate, 1991; Schoper et al., 1987; Westgate & Bassetti, 1991; Westgate & Boyer, 1986b). As altas temperaturas e os baixos potenciais hídricos que acompanham a “seca” apresentam efeitos marcadamente diferentes nas estruturas reprodutivas. Testes realizados “in vitro” confirmaram que temperaturas acima de 35°C são certamente letais para o pólen (Herrero & Johnson, 1980). Por outro lado, o baixo potencial hídrico do ovário após a emergência do estilo-estigma da espiga limita a formação dos grãos, primariamente por falhas dentro ovário, que levam ao abortamento dos zigotos (Westgate & Boyer, 1986b) e não pela perda da função do estigma, devido aos efeitos da dissecação. Estes autores propuseram que o aborto dos zigotos a um baixo potencial hídrico seria causado pela ausência de substrato, uma vez que o déficit hídrico inibiria a fotossíntese e as reservas de carboidratos seriam insuficientes para polinização.

Schussler & Westgate (1991) inibindo a fotossíntese em plantas bem hidratadas e sob déficit hídrico durante a polinização, provaram que muitas das perdas de grãos a um baixo potencial hídrico estão relacionadas à carência de suprimento de assimilados. De modo similar, Boyle et al. (1991) relataram que sensibilidade da formação de grãos ao baixo potencial hídrico poderia ser diminuída pela infusão de uma solução de açúcares no colmo. Estes estudos confirmam que o início do desenvolvimento dos grãos é dependente do contínuo suprimento de assimilados oriundos da fotossíntese, os quais seriam armazenados no colmo.

Herrero & Johnson (1981) comparando plantas do tratamento controle com aquelas sob estresse, verificaram que a seca aumentou o intervalo entre a liberação do pólen e a extrusão do estilo-estigma. Nestas condições, o pólen que chegar ao cabelo, poderá ter sofrido dessecação, ou os estilo-estigmas poderão estar murchos ou senescentes (Bassetti & Westgate, 1993a,b) ou após o ovário ter exaurido suas reservas de carboidratos (Saini & Westgate, 2000; Zinselmeier et al., 2000), o que pode resultar em falta de fertilização, aborto de embriões e conseqüente redução na produção de grãos.

A redução do potencial hídrico do ovário pode acelerar a senescência dos tecidos do estilo-estigma, o que normalmente ocorrerá se o intervalo entre a polinização e a emergência do estilo estigma for maior do que 6 ou 7 dias (Westgate & Boyer, 1986). Desta

forma, verifica-se que o intervalo entre os florescimentos masculino e feminino (IFMF) está altamente correlacionado com a fixação dos grãos (Edmeades et al., 2000).

6.1.4 Características fisiológicas

Antes e durante os períodos de imposição dos tratamentos foram realizadas avaliações porométricas nas linhagens sob as diferentes condições de umidade do solo. Na Tabela 5 é apresentado o resultado da análise de variância para avaliação antes da aplicação dos tratamentos, onde se verifica que as linhagens apresentam diferenças significativas nos valores de Umidade Relativa (UR) do ar e na Resistência Estomática (RE), características estas que podem ser de auxílio na explicação dos resultados obtidos.

Tabela 5. Temperatura da folha, Umidade Relativa do Ar, Resistência Estomática e Transpiração de linhagens de milho antes da imposição dos tratamentos.

Fontes de Variação	GL	Temp. Folha	UR do Ar	Res. Estomática	Transpiração
BLOCO	2	1,4808	10,360	0,1556	0,1020
LINHAGEM (L)	3	4,7656ns	179,996*	4,3533 *	3,0250 ns
Erro	6	2,4264	37,276	0,6732	1,3164
CV (%)		5,83	17,30	21,81	25,84

* significativo ao nível de 5% de probabilidade pelo teste da DMS;
ns não significativo pelo teste da DMS.

Embora, as linhagens estivessem sob mesma condição de umidade no solo (não estressadas), as linhagens tolerantes L6.1.1 e L13.1.2 apresentaram maiores valores de UR do ar e resistência estomática (Figuras 8A e 8B), o que pode ser considerado como indício de sua melhor adaptação ao ambiente, caracterizado por suas temperaturas elevadas (Figura 3).

Segundo Lorens et al. (1987a), o híbrido 3165, tido como tolerante a seca apresentava maior potencial hídrico e baixa resistência estomática no período de estresse. Neste período, o híbrido manteve maior potencial hídrico foliar e maior turgor em relação ao híbrido 3192, sensível à seca. Ray (1997) sugere que a superioridade do híbrido 3165 em relação ao 3192 é devido a uma menor taxa inicial de extração da água do solo.

Teare et al. (1973), sugerem que sob condições de estresse hídrico, a regulação da transpiração através do fechamento estomático pode atuar como um importante mecanismo de tolerância à seca.

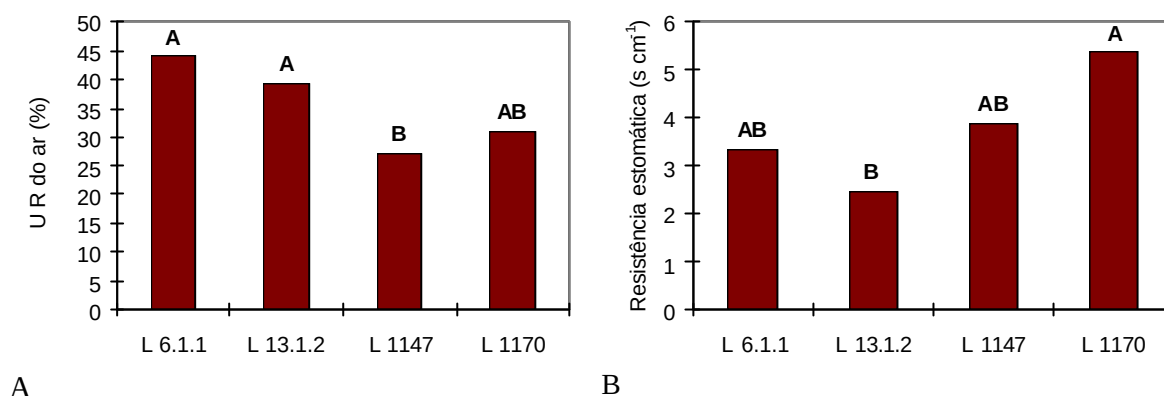


Figura 8 – (A) Umididade relativa e (B) Resistência estomática de linhagens de milho com tolerância diferencial à seca. Letras diferentes diferem ao nível de 5% pelo teste da DMS

Durante o florescimento realizou-se a avaliação do teor relativo de clorofila, da resistência estomática, da transpiração e também do potencial hídrico foliar, cuja análise de variância é apresentada no Tabela 6, onde se nota que as linhagens diferiram entre si em relação à todas as características.

Tabela 6. Teor Relativo de Clorofila, Resistência Estomática, Transpiração e Potencial hídrico de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante o florescimento.

Fontes de Variação	GL	TR Clorofila	Res. Estomática	Transpiração	Potencial hídrico
BLOCO	2	6,5417	0,5258	6,1251	45,500
LINHAGEM (L)	3	61,7083**	1,6687 *	6,1799 *	10,819**
REG. HID. (RH)	1	3,3750	0,3082	0,1507	0,375
L x RH	3	0,2639	7,7489	1,1228	0,153
Erro	14	3,2559	5,4220	1,6885	2,309
CV (%)		4,69	26,53	27,60	17,12

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

As leituras do teor relativo de clorofila obtidas com o medidor portátil (SPAD 502), antes da imposição do estresse hídrico encontram-se na Figura 9, na qual se verifica que a L13.1.2 apresenta os maiores teores de clorofila na folha e a L1170, os menores teores. Devido a grande importância da clorofila para atividade fotossintética, poder-se-ia supor que plantas com maiores teores deste pigmento devam apresentar maior fotossíntese, contudo uma maior eficiência fotossintética relaciona-se a outros fatores e não somente ao teor

deste pigmento. Se compararmos este resultado aos da porometria aliada a área foliar detecta-se que a linhagem L13.1.2, tida como tolerante à seca, apresenta menor área foliar, porém com elevada transpiração, indicando que esta linhagem se adapta ao estresse reduzindo sua área foliar, mas elevando a atividade fotossintética por meio de maior absorção de CO₂. Assim, a redução da área foliar, porém com alta atividade fotossintética mediada por uma maior duração da área foliar aliada a maiores teores de clorofila seria um importante mecanismo de tolerância à seca.

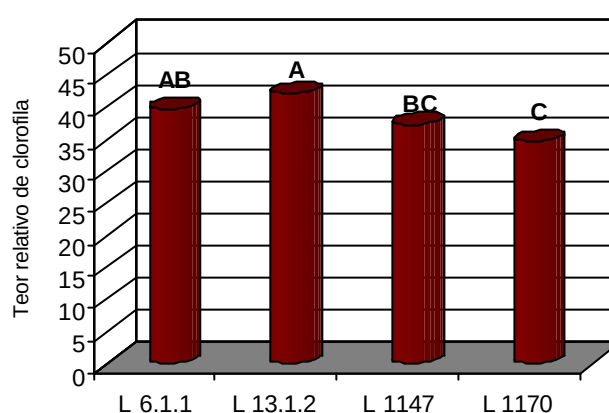


Figura 9 – Teor relativo de clorofila de linhagens de milho com tolerância diferencial à seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

As clorofilas desempenham importante papel na fotossíntese, sendo estes pigmentos os principais responsáveis pela captação da energia luminosa. Assim, menores teores destes pigmentos nos tecidos foliares poderão resultar em reduções significativas na atividade fotossintética. Bänziger et al. (1999) relataram que a seleção para tolerância à seca aumentou a concentração de clorofila nas folhas das populações melhoradas, o que vem a corroborar os resultados apresentados.

Comparando-se os resultados da Figura 10, nota-se que a linhagem L13.1.2 mostrou-se superior às demais com relação à tolerância ao déficit hídrico, exibindo baixa resistência estomática, alta transpiração (Figura 10A) e também um menor potencial hídrico foliar (Figura 10B), o que certamente lhe permitiu manter um estado hídrico interno melhor que as outras linhagens.

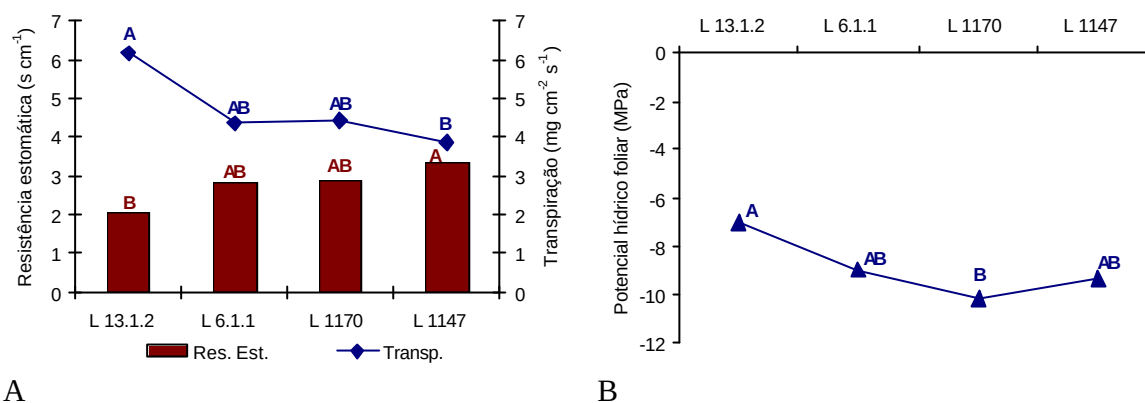


Figura 10 – (A) Resistência estomática, Transpiração e (B) Potencial hídrico foliar em linhagens de milho com tolerância diferencial à seca. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Resultados semelhantes foram encontrados por Lorens et al. (1987a,b) e Ray et al. (1997) trabalhando com os híbridos 3962 (sensível à seca) e 3165 (tolerante à seca). O híbrido tolerante evitava a dissecação exibindo maiores valores de potencial hídrico e turgescência e menor resistência difusiva da folha, os quais contribuíram para uma maior taxa de crescimento e produção final de biomassa e grãos durante o período de estresse.

Ao final do florescimento realizou-se uma nova avaliação porométrica, cuja análise de variância é apresentada no Tabela 7, na qual se notam diferenças entre as linhagens para as características avaliadas, exceto para temperatura da folha que respondeu aos regimes hídricos, que apresentaram interação com as linhagens.

Tabela 7. Temperatura, Umidade relativa do ar, Resistência Estomática e Transpiração de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos (final do florescimento).

Fontes de Variação	GL	Temp. Folha	UR do ar	Res. Estomática	Transpiração
BLOCO	2	2,345	0,365	0,7630	1,0226
LINHAGEM (L)	3	0,608	11,658*	1,4881**	1,3809*
REG. HID. (RH)	1	3,760**	0,060	2,1600	0,1010
L x RH	3	3,269**	4,553	3,3374	8,4145
Erro	14	0,506	3,876	1,1285	3,7679
CV (%)		2,12	3,75	26,43	38,71

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Analisando-se os resultados da Figura 11A, verifica-se que a linhagem L13.1.2 destaca-se das demais por apresentar maiores valores da temperatura da folha quando submetida ao déficit hídrico. Aa linhagem L6.1.1 apresentou elevados valores de UR (Figura 11B) do ar e resistência estomática (Figura 12A), o que resultou em redução na transpiração (Figura 12B) e na absorção de CO_2 , refletindo negativamente na fotossíntese com prejuízos diretos para produção de fitomassa. Por outro lado, a L13.1.2, que apresentou baixa resistência estomática e elevada transpiração evidenciando sua melhor adaptação à condição de seca, que pode ser mais bem visualizado analisando-se a produção de espigas e grãos (Figuras 16A e 16B).

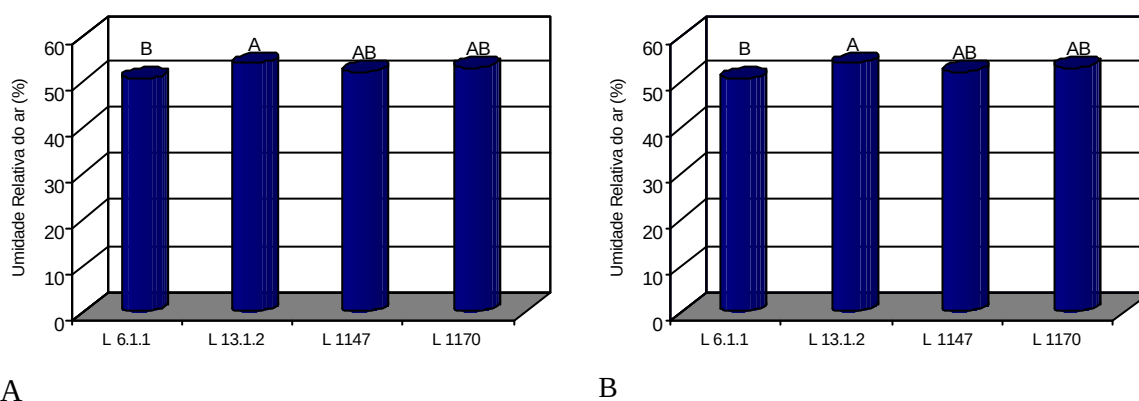


Figura 11 – Temperatura da folha (A) e Umidade Relativa (B) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

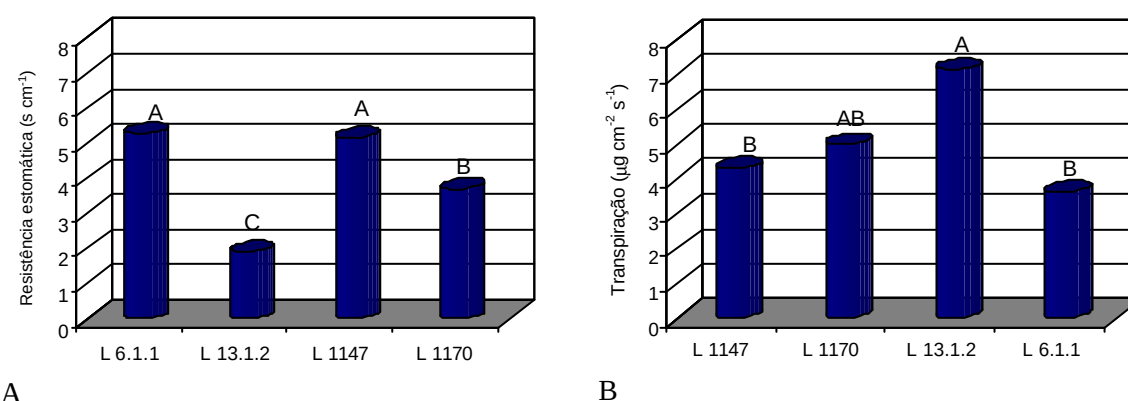


Figura 12 – Resistência estomática (A) e Transpiração (B) de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Segundo Chaves (1991), o fechamento estomático se constitui em uma das linhas de defesa da planta contra a dissecação, havendo diferenças entre genótipos no papel desempenhado pelo fechamento estomático em assegurar o sucesso sob deficiência hídrica. Um elevado grau de controle do fechamento estomático capacita genótipos superiores em manter adequado potencial hídrico por um maior período durante a deficiência hídrica. Por outro lado, o fechamento dos estômatos, considerado o primeiro efeito do déficit hídrico interfere negativamente na fotossíntese por limitar a absorção de CO₂ (Boyer, 1976).

Osmond et al. (1980) afirmam que o controle estomático representa a principal fração da limitação da fotossíntese e, que em genótipos tolerantes à seca observa-se alta eficiência de utilização da água.

6.1.5 Área foliar

As folhas são de extrema importância para a produção vegetal, sendo importantes na captação da energia luminosa utilizada na fotossíntese, processo pelo qual a planta produz parte das substâncias necessárias ao seu crescimento e desenvolvimento. Desta forma, qualquer fator que venha a afeta-las, interferirá diretamente na sua atividade fisiológica, principalmente na fotossíntese. Na Figura 13A são apresentados os valores médios da área foliar das plantas no estágio V6, onde se verifica que a linhagem L6.1.1 apresentou área foliar superior às demais. No florescimento (Figura 13B), as linhagens L6.1.1 e L1147 apresentaram as maiores áreas foliares e as linhagens L13.1.2 e L1170 as menores. A redução da área foliar, aliada a uma maior eficiência fotossintética propiciada por uma maior duração da área foliar são citadas como importante mecanismo de tolerância à seca (Bänziger et al., 2000; 2002).

Hsiao (1982) discutindo a extrema sensibilidade do crescimento foliar ao déficit hídrico concluiu que a restrição do crescimento foliar durante os estádios iniciais do ciclo da planta representa a primeira linha de defesa contra a intensificação do estresse. Todavia, Steduto & Hsiao (1998) afirmam que em situações onde o déficit hídrico desenvolve-se rapidamente, o fechamento estomático poderia ser o principal mecanismo protetor.

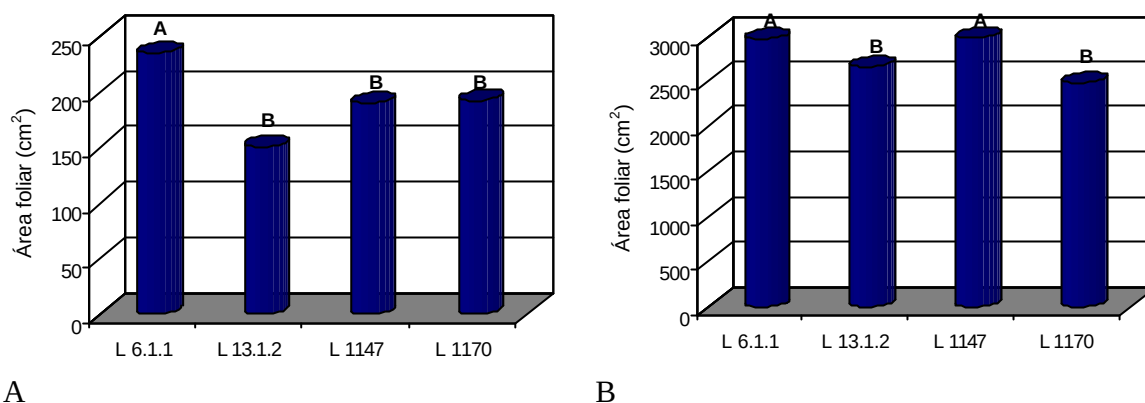


Figura 13 – Área foliar (cm²) de 4 linhagens de milho submetidas á diferentes regimes de umidade no solo. A) estágio V6 e B) pleno florescimento. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5% de probabilidade.

6.1.6 Produção de fitomassa

A análise de variância para a produção de matéria seca das plantas de milho é mostrada na Tabela 8. Nota-se, que as linhagens apresentaram respostas significativas à todas características, sendo que a matéria seca do pendão e a total exibiram interação entre as linhagens e os regimes hídricos.

Tabela 8. Matéria seca das folhas, colmo, pendão e total de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição do déficit hídrico.

Fontes de Variação	GL	MSFOLHAS	MSCOLMO	MSPENDÃO	MSTOTAL
BLOCO	2	1,418	14,009	0,209	5,920
LINHAGEM (L)	3	26,027**	687,929**	5,575**	475,470**
REG. HID. (RH)	1	7,887	1,098	0,048	7,98
ÉPOCAS (E)	2	14,051	5,845	0,058	137,428*
L x RH	3	6,304	25,980	0,323*	114,220*
L x E	6	7,531	11,413	0,137	29,380
RH x E	2	8,486	10,567	0,024	60,799
L x RH X E	6	8,524	17,448	0,090	58,195
Erro	46	4,484	12,050	0,109	40,550
CV (%)		15,45	8,74	39,92	30,50

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

A exposição das plantas ao déficit hídrico durante o florescimento resultou em diferenças na produção de matéria seca dos diferentes órgãos da planta. Observa-se na Figura 14A que, na ausência de déficit hídrico não existem diferenças entre as linhagens, porém na presença da deficiência hídrica, a L1147 apresentou a maior produção de matéria seca das folhas. Nota-se na Figura 14B, que houve reduções significativas na matéria seca do colmo tanto na presença quanto na ausência do déficit hídrico. Pode-se observar que a L1170 apresentou a maior produção de matéria seca nas duas condições de umidade do solo. As linhagens L6.1.1 e L13.1.2 quando submetidas à deficiência hídrica apresentaram redução na matéria seca do colmo. Hsiao (1990) afirma que a produção de fitomassa é diretamente proporcional à disponibilidade de água e à sua eficiência de uso pelas plantas. O déficit hídrico afeta praticamente todos os processos fisiológicos, inclusive o acúmulo de matéria seca, que é o principal responsável pela produção (Boyer, 1976).

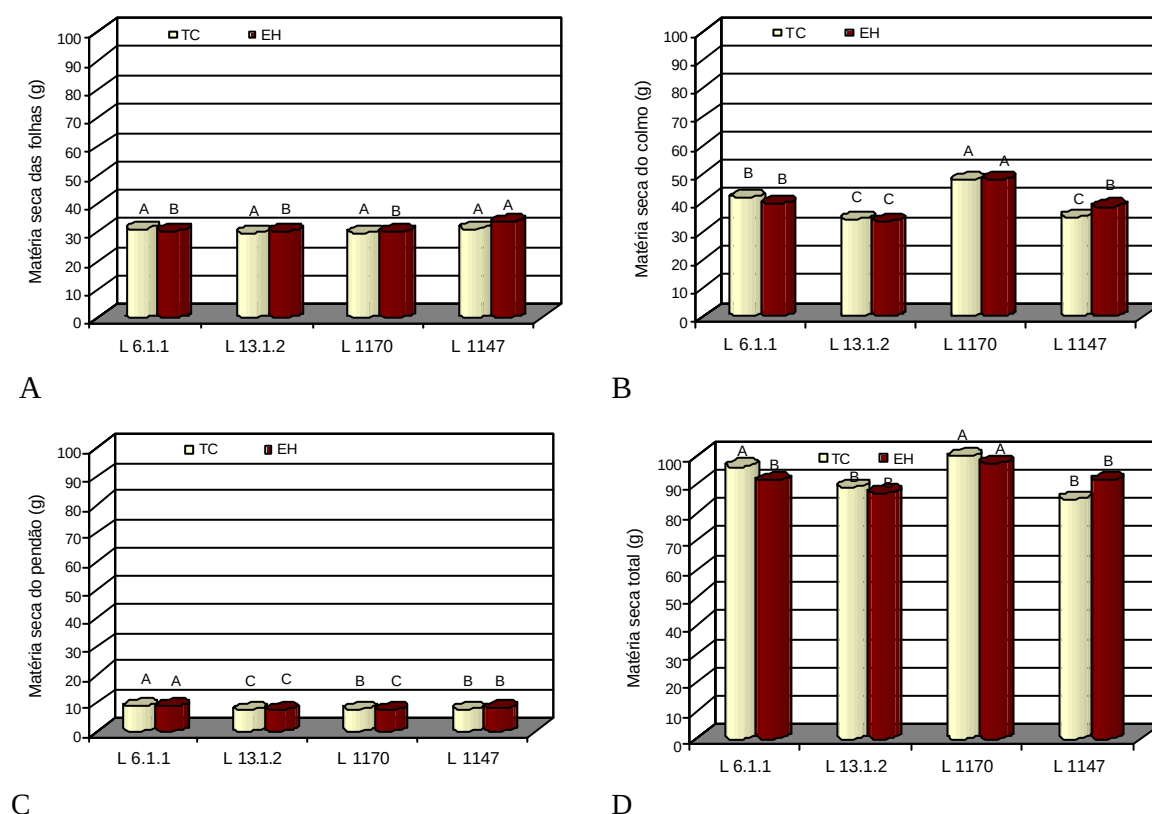


Figura 14– Produção de matéria seca de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. A) Folhas; B) Colmo; C) Pendão e D) Matéria seca total. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Chaves (1991) relatou reduções na produção de fitomassa de plantas submetidas ao déficit hídrico devido ao fechamento de estômatos, o qual refletiu diretamente na fotossíntese. Viana (2002) avaliando linhagens de milho com tolerância diferencial à seca verificou reduções significativas na fitomassa seca das linhagens L13.1.2 e L1147, sendo o efeito do déficit hídrico mais acentuado nesta última, enquanto a L13.1.2 mostrou-se tolerante ao estresse até o potencial hídrico de -0,048 MPa.

A análise de variância para a produção final e seus componentes é apresentada na Tabela 9. As linhagens apresentaram diferenças significativas em todas as características. Os regimes hídricos influenciaram significativamente a produção de matéria seca das espigas e grãos, apresentando para estas interações significativas com as linhagens e com as épocas de imposição dos tratamentos. O número de espigas e o particionamento não apresentaram diferenças entre as linhagens, mas responderam às épocas de imposição dos estresses, e mostraram interação destas com as linhagens, sendo que o particionamento também apresentou interação das linhagens com os regimes hídricos.

Tabela 9. Número de Espigas, Matéria seca das espigas e grãos e particionamento de matéria seca para grãos em linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição do déficit hídrico.

Fontes de Variação	GL	Nº ESPIGAS	MSESPIGAS	MSGRAOS	PARTIÇÃO.
BLOCO	2	1,2639	586,80	407,52	0,0068
LINHAGEM (L)	3	0,7778**	2677,72**	2770,04**	0,3623**
REG. HID. (RH)	1	0,2222	882,77**	404,42*	0,0125
ÉPOCAS (E)	2	0,4306*	145,69	91,69	0,0198*
L x RH	3	0,1111	324,67*	216,69*	0,0555**
L x E	6	0,2639*	283,31*	180,75*	0,0395**
RH x E	2	0,0972	845,27**	436,26**	0,0162
L x RH X E	6	0,2639	68,52	42,34	0,0137
Erro	46	0,1045	107,50	72,81	0,0059
CV (%)		18,77	26,93	30,75	11,29

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Na Figura 15 visualizam-se as respostas da característica número de espigas à interação entre linhagens e época de imposição do estresse, onde se nota que as linhagens L13.1.2 e L1147 não foram influenciadas pela época de ocorrência do déficit hídrico. Por outro lado, a L6.1.1 sofreu redução nesta característica quando o estresse foi

imposto no estágio V6 e no florescimento (EH12), já a L1170 foi afetada negativamente durante o florescimento (EH12) e em ambas as épocas de imposição do déficit hídrico (EH12).

O efeito do tamanho do dreno representado pelo número de espigas por planta tem se mostrado estar associado com atributos morfológicos e fisiológicos da eficiência de produção de grãos em milho (Tollenar, 1977; Nakaseko & Gotoh, 1976). Palmer et al. (1963) estudando o mecanismo de translocação, perda respiratória e distribuição do ^{14}C em genótipos de milho tropical durante o período de enchimento dos grãos verificaram que a assimilação de CO_2 pelas folhas excede a demanda de fotoassimilados do grão. Deste modo, especula-se que a prolificidade potencial possa incrementar a produção pelo aumento no número de drenos para as reservas disponíveis.

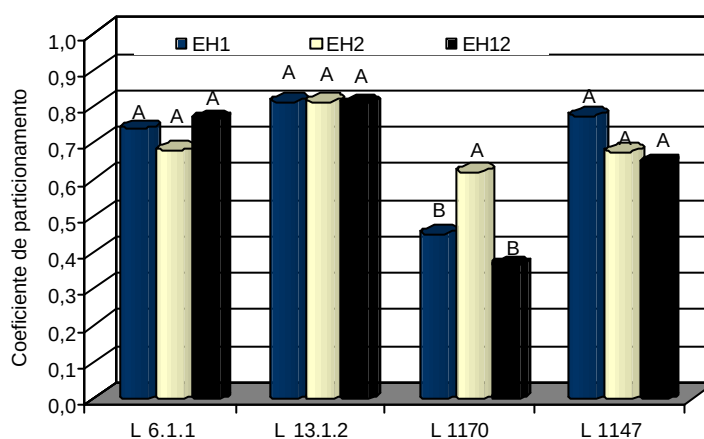


Figura 15 – Número de espigas de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Desta forma, depreende-se que os tratamentos de déficit hídrico exercem influência distinta nas linhagens e que estas se comportam de modo diferenciado em relação aos mesmos, sendo que a linhagem L6.1.1, tolerante à seca somente foi afetada por este tratamento quando o estresse se tornou mais severo (EH12). Analisando-se os efeitos das épocas de ocorrência do estresse hídrico na linhagem L1170 detecta-se que estes efeitos são os mesmos em ambas condições, indicando que somente estresse no florescimento foi efetivo.

Segundo Jampatong et al. (2000), a prolificidade é uma característica atrativa para o melhoramento visando o aumento da produção de grãos. As plantas prolíficas quando comparadas as não prolíficas apresentam potencial para aumento da produção de grãos devido: a) aumento da força de dreno das espigas; b) maior produção de grãos em baixas densidades de plantio; c) em alta densidade de plantio elas podem resistir mais a ocorrência de plantas estéreis. Todavia a seleção para a prolificidade isoladamente pode resultar em efeitos indesejáveis em outras características, especialmente as raízes e ao colmo, sendo necessário realizar o melhoramento para produção aliando estas características, o que permitiria melhor aproveitamento dos reais benefícios da prolificidade.

Observa-se na Figura 16A, que o déficit hídrico promoveu reduções na matéria seca das espigas das linhagens L6.1.1 e L1170, sendo o efeito mais pronunciado nesta última, possivelmente devido ao atraso na extrusão do cabelo em relação à liberação dos grãos de pólen (Tabela 4), o que certamente resultou numa menor taxa de formação de grãos (Figura 16B). Embora, as linhagens L13.1.2 e L1147 não tenham sido afetadas pelo regime hídrico, a L13.1.2 destacou-se por sua superioridade em produção, demonstrando que esta apresenta alta tolerância à seca, sendo este resultado confirmado pelos dados das Figuras 17A e 17B.

Analisando-se a Figura 16B, verifica-se que novamente a L13.1.2 mostra-se superior às demais exibindo elevada produção de grãos independentemente de estar sob estresse ou não. Por outro lado, os resultados de produção de grãos da L1170 corroboram com os anteriores demonstrando que esta linhagem é extremamente sensível ao déficit hídrico.

Um das maneiras de se estudar a produção é avaliar a capacidade da planta em translocar matéria seca de um órgão para outro. Assim, se determinou o coeficiente de partição de matéria seca das espigas para os grãos, dividindo-se a produção de matéria seca das espigas pela dos grãos, o que demonstra a capacidade da planta de alocar reservas para a formação dos grãos. O coeficiente de partição das linhagens foi afetado pelo déficit hídrico e sua época de ocorrência. Na Figura 17A, nota-se que o particionamento não foi afetado nas linhagens L6.1.1 e L13.1.2, mas as linhagens sensíveis exibiram comportamentos diferenciados, cujo déficit hídrico diminuiu o particionamento na L1170 e o aumenta na L1147. A ocorrência do estresse durante o estágio V6 (EH1) e no florescimento (EH2) reduziu o particionamento na L1170, ao passo que o estresse no estágio V6 ou em ambas fases fenológicas (EH12) decresceu o particionamento de matéria seca para os grãos na L1147 (Figura 17 B).

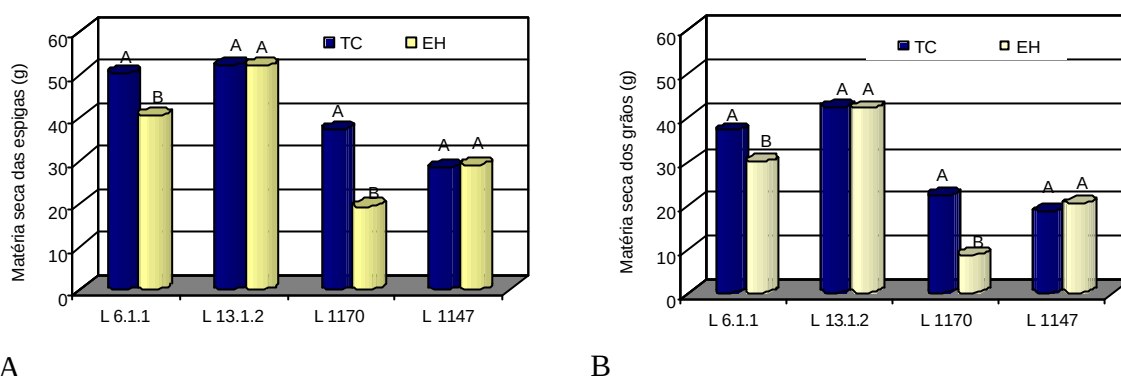


Figura 16 – Matéria seca de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. A) Espigas; B) Grãos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Segundo Donald & Hamblin (1976), os efeitos do déficit hídrico na produção e acúmulo de matéria seca pelos cereais dependem, sobretudo da época e da intensidade do estresse.

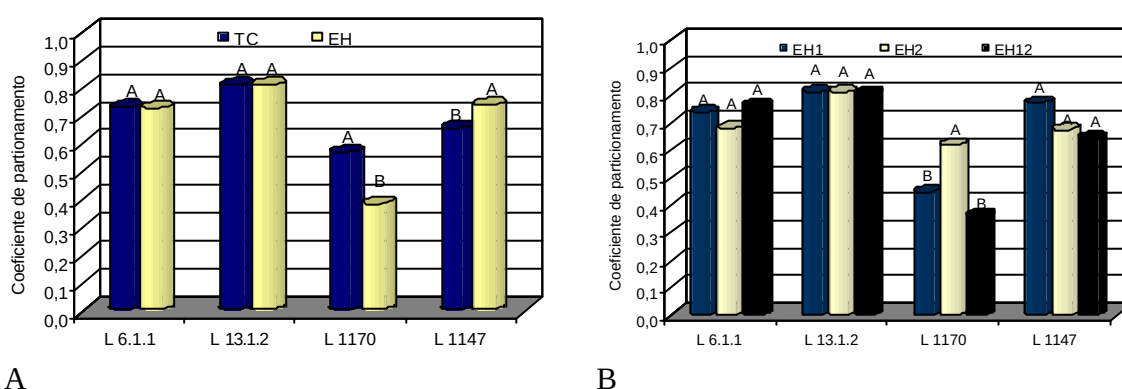


Figura 17 – Coeficientes de particionamento de 4 linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos (A) e épocas de imposição do estresse (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

6.1.7 Potássio

Nota-se nos resultados das análises de variância para os teores (Tabela 10) e quantidades acumuladas (Tabela 11) de potássio nos diferentes órgãos das plantas de milho que as características não foram influenciadas pela fase de ocorrência do estresse bem como pelos regimes hídricos, mas apresentam diferenças significativas entre as linhagens.

Segundo Lindhauer (1985), um limitado suprimento de água no solo ocasiona perda de turgescência e murchamento, que são sintomas típicos da deficiência de potássio, cuja menor sensibilidade das plantas eficientes no uso de potássio ao estresse de seca estaria relacionado a vários fatores: (a) papel do K^+ na regulação estomática, que é o principal mecanismo que controla o regime hídrico nas grandes culturas, e (b) importância do K^+ para o potencial osmótico nos vacúolos, mantendo altos teores de água nos tecidos mesmo em condições de seca. A menor sensibilidade ao estresse de seca em termos de produção e rendimento de biomassa pode também ser resultado de altas concentrações de K^+ no estroma e correspondentemente altas de taxas de fotossíntese.

Tabela10. Teores de potássio nas folhas, colmo pendão e espiga de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição dos tratamentos.

Fontes de Variação	GL	K FOLHAS	K COLMO	K PENDÃO	K ESPIGA
BLOCO	2	0,011	0,338	0,020	0,032
LINHAGEM (L)	3	0,991**	2,394**	4,054**	1,291**
REG. HID. (RH)	1	0,018	0,014	0,001	0,211
ÉPOCAS (E)	2	0,064	0,0148	0,080	0,114
L x RH	3	0,075	0,115	0,117	0,065
L x E	6	0,069	0,120	0,052	0,172
RH x E	2	0,018	0,264	0,024	0,416
L x RH X E	6	0,044	0,105	0,045	0,053
Erro	46	0,052	0,17	0,044	0,059
CV (%)		10,81	21,84	13,34	15,79

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Tabela11. Acúmulo de potássio nas folhas, colmo pendão e espiga de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição dos tratamentos.

Fontes de Variação	GL	K FOLHAS	K COLMO	K PENDÃO	K ESPIGA
BLOCO	2	0,00025	0,01491	0,00003	0,0012
LINHAGEM (L)	3	0,20280**	0,05925*	0,03052**	0,0308**
REG. HID. (RH)	1	0,01145	0,01029	0,00003	0,0023
ÉPOCAS (E)	2	0,00599	0,01878	0,00055	0,0032
L x RH	3	0,00488	0,01634	0,00031	0,0005
L x E	6	0,01167	0,03209	0,00029	0,0010
RH x E	2	0,00249	0,01783	0,00009	0,0017
L x RH X E	6	0,00519	0,01739	0,00043	0,0018
Erro	46	0,00715	0,02535	0,00027	0,0016
CV (%)		13,04	20,22	13,29	19,62

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

As linhagens não exibiram diferenças em relação aos regimes hídricos (Figura 18A), mas entre estas existe clara diferenciação nos teores de K^+ nas folhas. Por outro lado, somente a linhagem L6.1.1 mostrou diferença nos acúmulos de K^+ (Figura 18B).

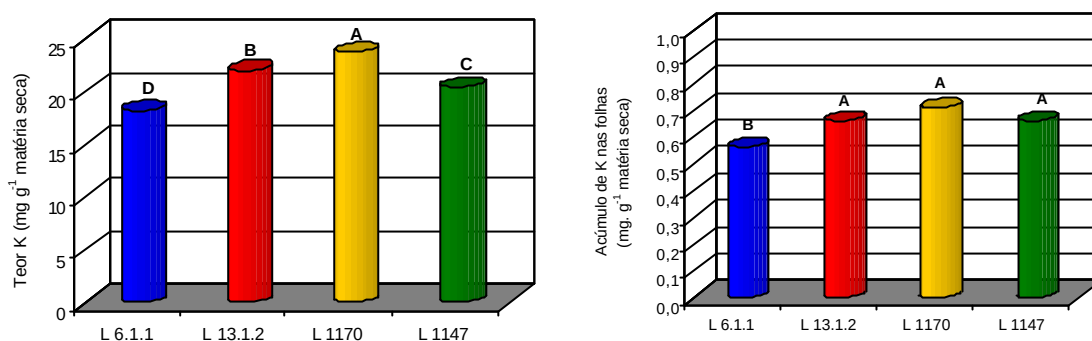


Figura 18 – Teor e acúmulo de potássio nas folhas de 4 linhagens de milho. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Visualiza-se na Figura 19, que os teores e as quantidades acumuladas de K no colmo apresentaram comportamentos distintos. Nota-se que a L1147 apresentou os maiores teores e acúmulos de K, e a L1170 os menores teores. As linhagens L13.1.2 e a L1170 apresentaram os menores acúmulos de K na matéria seca do colmo. Embora a linhagem L1170 tenha apresentado a maior produção de matéria seca (Figura 14B), seus baixos teores de K fizeram com que as quantidades acumuladas fossem reduzidas.

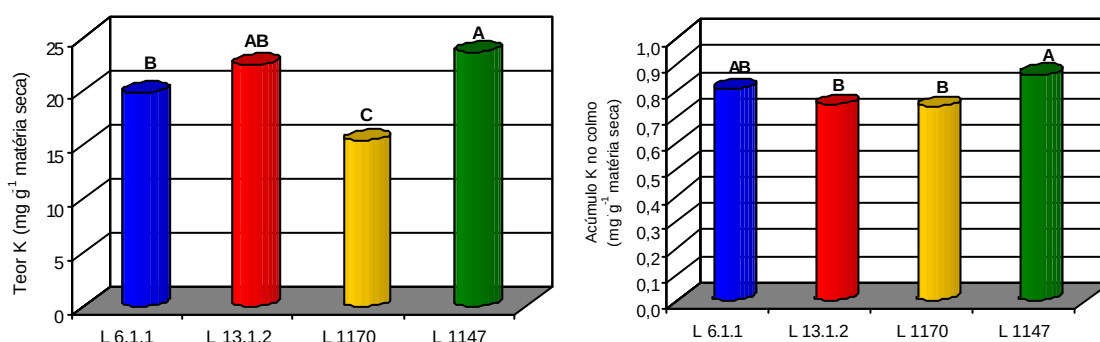


Figura 19 – Teor e acúmulo de potássio no colmo de 4 linhagens de milho. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Visualiza-se na Figura 20, que os teores e acúmulos de K no pendão apresentaram comportamento semelhante havendo completa distinção entre as linhagens. Embora, a linhagem L6.1.1 tenha apresentado menores teores K, as quantidades acumuladas foram superiores assemelhando-se a linhagem L1170. Estes resultados podem ser explicados quando analisamos a Figura 14C, onde se verifica que a linhagem L6.1.1 apresentou a maior produção de matéria seca do pendão.

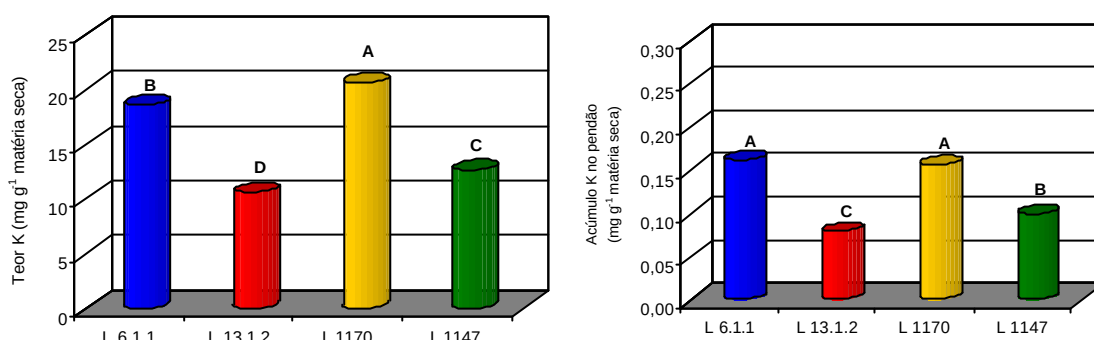


Figura 20 – Teor e acúmulo de potássio no pendão de 4 linhagens de milho. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Observa-se na Figura 21, que a linhagem L6.1.1 apresenta os maiores teores K na matéria seca da espiga. Assim, sua superioridade em acumular K seria o resultado de teores mais e levados e de uma grande produção de matéria seca das espigas (Figura 16A).

Por outro lado, a linhagem L13.1.2 apresentou os menores teores de K, porém as quantidades acumuladas de K na espiga foram intermediárias devido a sua alta produção de matéria seca (Figura 16A). E os menores acúmulos exibidos pela linhagem L1147 são frutos de menor produção de matéria seca (Figura 16A) e teores intermediários de K.

Ao se analisar os resultados obtidos, nota-se que as linhagens apresentam diferentes maneiras de utilização do potássio, as quais podem estar relacionadas a maiores demandas vigentes em determinado órgão ou ainda dificuldades na redistribuição deste. No caso da L6.1.1 nota-se que o nutriente se encontra em maiores proporções no colmo pendão e espigas, já a L13.1.2 o apresenta em maiores proporções nas folhas e no colmo, a L1170 os apresenta em maior quantidade nas folhas e pendão e para a L1147 os teores são elevados somente no colmo.

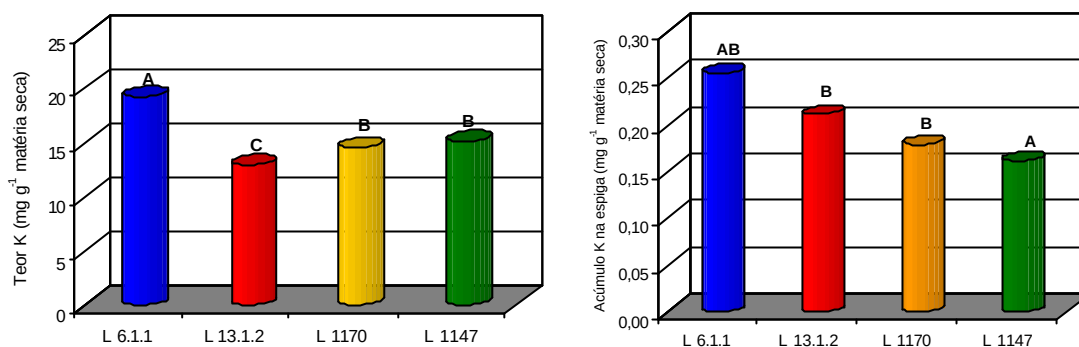


Figura 21 – Teor e acúmulo de potássio nas espigas de 4 linhagens de milho. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

6.1.8 Açúcar solúvel

Na análise de variância apresentada na Tabela 12, são detectadas diferenças significativas entre os teores de açúcar solúvel no colmo e folhas das linhagens, sendo que os regimes hídricos tiveram influência somente no colmo.

Os teores de açúcar solúvel no colmo e nas folhas das plantas de milho submetidas a diferentes regimes hídricos são mostrados nas Figura 22A e 22B.

Tabela 12. Teor de açúcar solúvel no colmo e nas folhas de linhagens de milho submetidas a dois regimes hídricos durante diferentes épocas de imposição dos tratamentos.

Fontes de Variação	GL	Açúcar solúvel no colmo	Açúcar solúvel nas folhas
BLOCO	2	538,6736	58,4092
LINHAGEM (L)	3	107,7719**	4,0019**
REG. HID. (RH)	1	95,5054**	1,4221
ÉPOCAS (E)	2	17,3134	0,6063
L x RH	3	0,6746	1,475
L x E	6	5,9209	1,0306
RH x E	2	2,0249	0,4343
L x RH X E	6	5,1060	0,1625
Erro	46	15,9977	1,0391
CV (%)		16,58	22,89

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Verifica-se nas Figuras 22A e 22B, que existe uma clara diferenciação nos teores de açúcar solúvel nas folhas e colmo da linhagem L13.1.2 em relação as demais. O fato de serem encontrados menores teores de açúcar solúvel nas folhas e no colmo da L13.1.2 pode ser considerado como evidência de que esta seria capaz de translocar maior quantidade de reservas do colmo e folhas para a espiga e conseqüentemente os grãos, o que indica que estes atuam como fortes drenos nesta linhagem, o que pode ser visto na Figura 18A.

Comparando-se os teores de açúcar solúvel no colmo e nas folhas fica evidente que o colmo é o principal órgão de armazenagem das reservas na planta, as quais são utilizadas para tolerar determinados estresses e também como reservas a serem translocadas para os drenos reprodutivos.

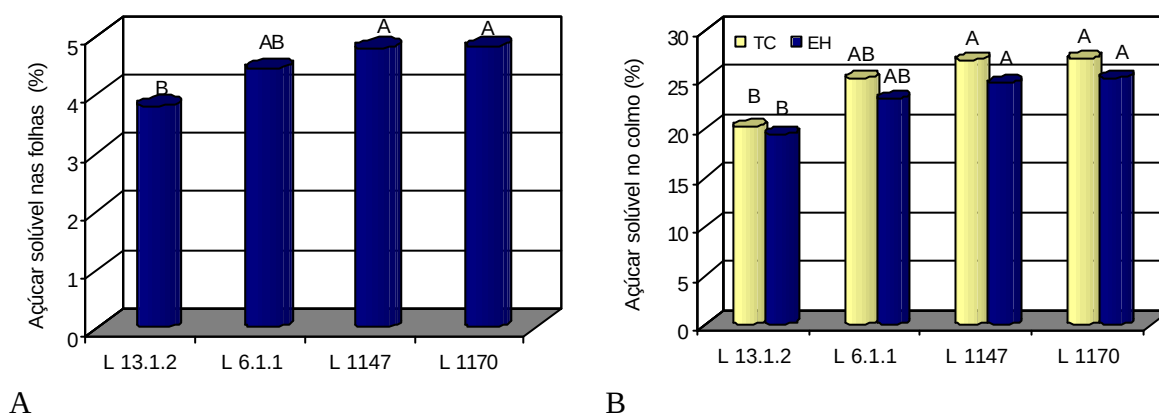


Figura 22 – Teor de açúcar solúvel nas folhas (A) e no colmo (B) de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS

Para Evans (1975), a maior quantidade de reservas de açúcares no colmo dos genótipos tropicais, pode ser considerada evolutivamente como resultado da tolerância á seca e/ou necessidade de auxílio efetivo no enchimento de grãos.

Redução no rendimento da cultura está associada à duração do período de enchimento dos grãos, que é afetado pela temperatura, poderá também ser encurtado pela diminuição no suprimento de sacarose das folhas, provocado pela desfolha ou pela elevação do nível de estresse imposto às plantas (Fancelli & Dourado Neto, 2000).

6.2 Experimento 2: Relações hídricas, fisiologia e produção de fitomassa em linhagens de milho contrastantes para tolerância à seca submetidas a dois níveis de nitrogênio.

6.2.1 Características ambientais

Os valores das temperaturas máximas e mínimas na casa de vegetação durante o período de estresse são exibidos na Figura 23. A temperatura média foi de 22,1 °C, e as amplitudes para máxima e mínima foram respectivamente de 27 a 32°C e 12,5 a 17,0 °C.

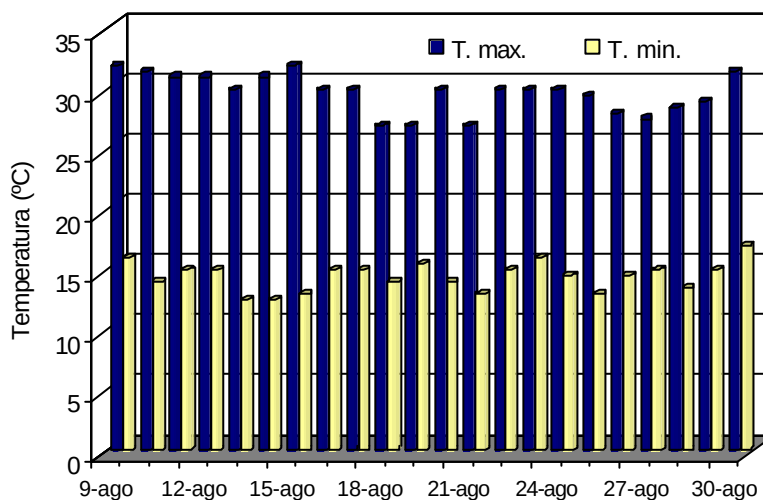


Figura 23 – Temperaturas máxima e mínima no período de 09 a 30 de agosto de 2001.

Observa-se na Figura 23, que o ambiente da casa de vegetação atingiu temperaturas elevadas durante o período de imposição do déficit hídrico, o que fez com os efeitos deste fossem intensificados, elevando a transpiração e reduzindo a disponibilidade de água no solo conforme demonstram as Figuras 24 e 25.

6.2.2. Evapotranspiração e disponibilidade de água no solo

Na Figura 24 são apresentados para o período de 09 a 30 de agosto de 2002, os valores da evapotranspiração nas duas linhagens submetidas a diferentes regimes hídricos (TC = sem estresse e EH = estresse hídrico) e doses de Nitrogênio (N20 = 20 mg N dm^{-3} solo; N80 = 80 mg N dm^{-3} solo). Sob condições de adequada disponibilidade de água no solo (TC) e alta dose de N (N80), as linhagens apresentaram alta evapotranspiração, porém a menor disponibilidade de nitrogênio (N20) resultou em decréscimos na evapotranspiração. Por outro lado, a baixa disponibilidade de água (EH) reduziu severamente a evapotranspiração.

Comparando-se as linhagens sob condições de reduzido suprimento de água e diferentes níveis de N, nota-se que a linhagem L13.1.2 demonstrou estar mais adaptada ao estresse hídrico exibindo menores diferenças na evapotranspiração nos dois níveis de N.

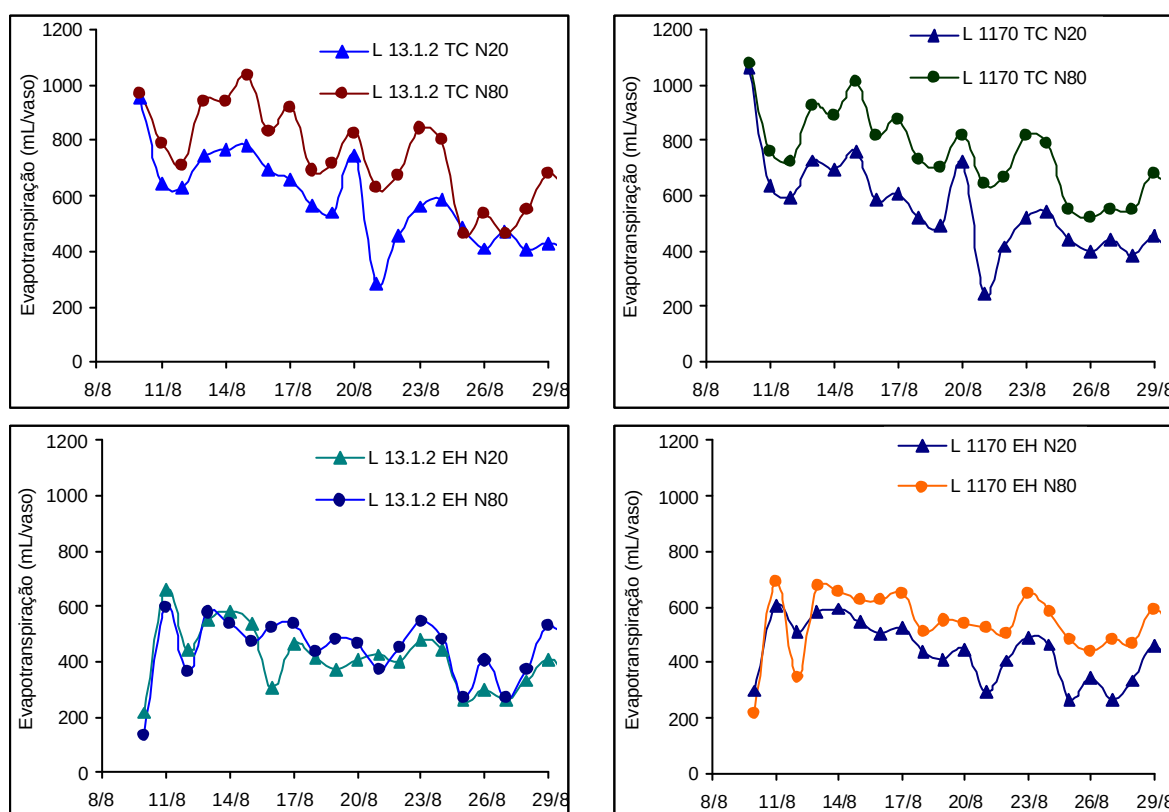


Figura 24 – Evapotranspiração (mL água/vaso) de 2 linhagens de milho submetidas a diferentes doses de nitrogênio e regimes de umidade no solo no período de 09 a 30 de agosto de 2001.

Os valores do potencial de água no solo durante o período de aplicação dos tratamentos são exibidos na Figura 26. Sob condições de adequado suprimento de água, os valores do potencial hídrico do solo são muito semelhantes entre as linhagens. Nesta condição quando se comparam os níveis de N nota-se que a maior dose de nitrogênio (N80) ocasionou menores valores de potencial hídrico do solo, devido a maior evapotranspiração (Figura 24). Por outro lado, condições de baixo suprimento de água no solo (EH) e níveis diferenciados de N resultaram em comportamentos distintos entre as linhagens. A L1170 quando submetida ao baixo suprimento de N (N20) no solo apresentou grandes diferenças no potencial de água no solo quando comparada a L13.1.2, que praticamente não apresentou diferenças no potencial hídrico do solo. Este fato pode ser considerado um indício da maior eficiência da L13.1.2 no aproveitamento do N do solo, demonstrando que há uma forte interação entre a disponibilidade de água e suprimento de nitrogênio, cuja absorção é altamente dependente da transpiração.

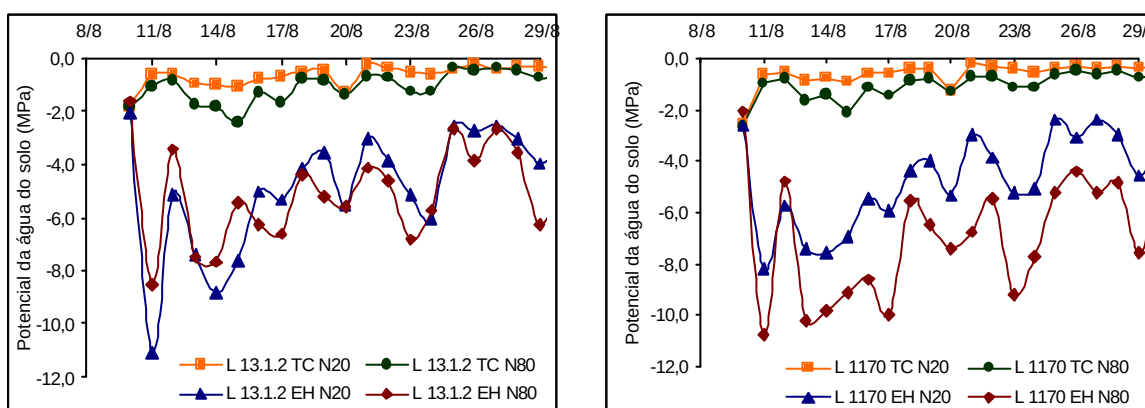


Figura 25 – Potencial da água no solo (MPa) de 2 linhagens de milho submetidas a diferentes doses de nitrogênio e regimes de umidade no solo no período de 09 a 30 de agosto de 2002.

Analizando-se as Figuras 24 e 25, nota-se que existem duas situações distintas. A primeira, considerada ideal, onde se tem alta disponibilidade de água e nutrientes, o que favorece maior atividade fotossintética e a manutenção da área foliar, resultando em maior crescimento e desenvolvimento das plantas. Esta maior atividade fotossintética certamente proporcionou maior acúmulo de reservas e, portanto maior produção. No outro extremo, têm-se baixa disponibilidade de água e carência de N, as quais limitam o crescimento das plantas,

pois tanto déficit hídrico e a carência de nitrogênio interferem no desenvolvimento da área foliar, reduzindo a fotossíntese, com reflexos diretos na produção e no acúmulo de reservas resultando em queda na produção.

Deste modo, a seleção de genótipos capazes de uma maior eficiência no uso do nitrogênio sob condições de seca, permitindo a manutenção da área foliar verde com elevada fotossíntese aliada a um maior período de enchimento dos grãos devido ao atraso na senescência foliar poderia garantir ou incrementar a produção nos trópicos.

6.2.3. Florescimento

Na Tabela 13 são apresentados os resultados da análise de variância para o florescimento masculino, feminino e o intervalo entre ambos (IFMF). O florescimento masculino nas duas linhagens não foi influenciado pelos fatores estudados (Figura 26A). Todavia, o florescimento feminino sofreu grande interferência do estresse hídrico (Figura 26 B), o que resultou em diferenças significativas no valor do IFMF (Figura 27).

Tabela 13 – Florescimentos masculino, feminino e intervalo entre eles (IFMF) de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de nitrogênio.

Fontes de Variação	GL	Floresc. Masculino	Floresc. Feminio	IFMF
BLOCOS	2	0,666667	11,541667	16,541667
LINHAGEM (L)	1	0,166667	2,041667	1,041667
NITROGÊNIO (N)	1	1,500000	92,041667**	117,041667**
R. HÍDRICO (RH)	1	8,166667	18,375000	51,041667**
L x N	1	1,500000	7,041667	2,041667
L x RH	1	8,166667	1,041667	3,375000
N x RH	1	0,166667	0,041667	0,041667
L x N x RH	1	1,500000	7,041667	2,041667
Erro	14	3,238095	6,446429	3,017857
CV (%)		2,41	3,17	31,83

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste da DMS.

O atraso no florescimento feminino devido a menor disponibilidade de N (N20), poder ser resultante do fato de sua carência deste nutriente reduzir a produção de clorofila, limitando a atividade fotossintética e conseqüentemente a produção de assimilados, reduzindo o crescimento de diferentes órgãos da planta, entre eles o estilo-estigma, que é altamente dependente do potencial hídrico para seu crescimento.

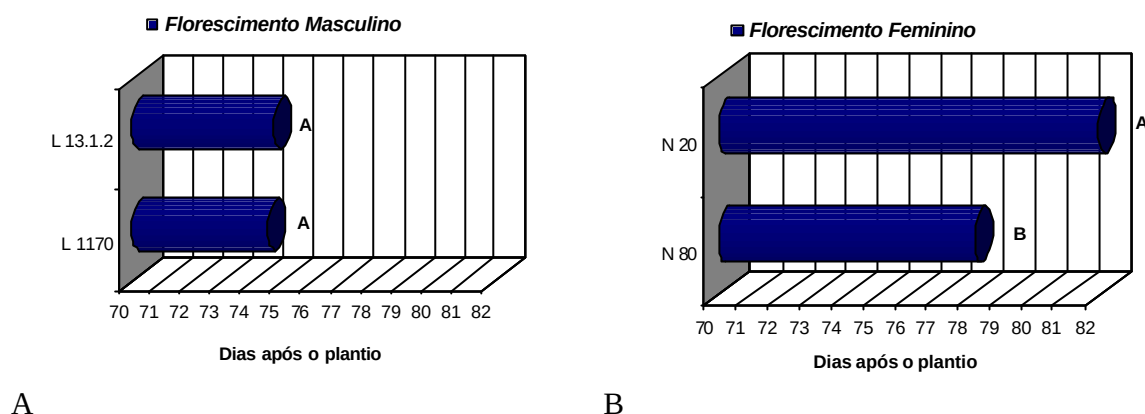


Figura 26 – Florescimentos masculino (A) e Florescimento feminino (B) de linhagens de milho. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

Nota-se na Figura 27, que a adição da menor dose de nitrogênio (N20) e a condição de déficit hídrico (EH) resultaram em acréscimos no IFMF. As linhagens L1170 e L13.1.2 sob condições de deficiência de N tiveram respectivamente acréscimos de 215% e 257% no IFMF (Figura 27A), ao passo que a baixa disponibilidade de água no solo (EH) incrementou o valor do IFMF destas linhagens em 151 e 195% respectivamente (Figura 27B). Deste modo, detecta-se que o principal fator a limitar o florescimento foi a disponibilidade de nitrogênio, corroborando com os resultados obtidos para o florescimento feminino.

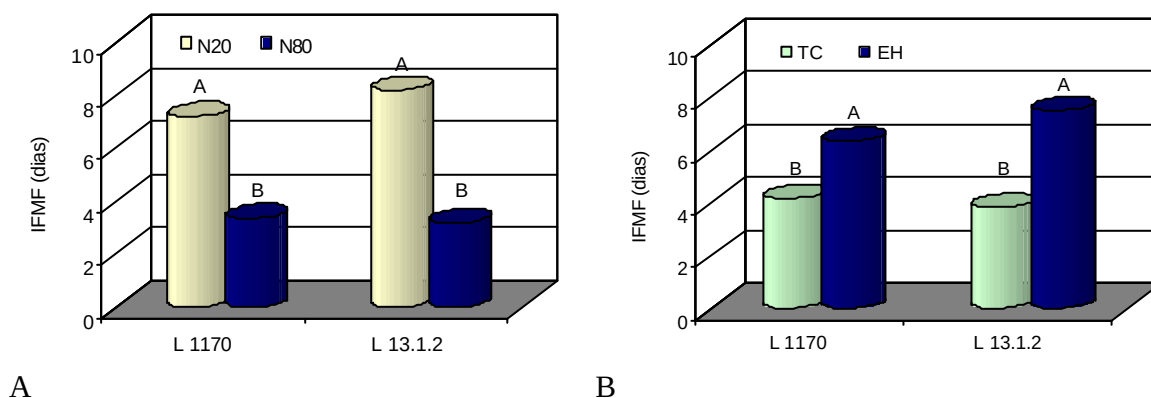


Figura 26 – Intervalo entre os Florescimentos Masculino e Feminino (IFMF) de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e diferentes regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

Ao se comparar os resultados das Figuras 27 A e 27 B, verifica-se que sob condições de adequado suprimento de água e nitrogênio, a cultura do milho apresenta redução no IFMF, sendo este sincronismo nos eventos reprodutivos de grande importância para a cultura. Durães (1997) afirma que a redução no IFMF estaria relacionada a um melhor status hídrico da planta, o qual proporcionaria acréscimos ou estabilidade na produção.

Herrero e Johnson (1981) concluíram que a ocorrência da seca antes da liberação do pólen exerce um maior efeito no desenvolvimento das flores femininas do que nas masculinas. O retardamento na extrusão do estilo-estigma está associado à esterilidade e parece refletir um menor particionamento de assimilados para o grão em desenvolvimento (Edmeades et al., 1993). Nesta situação, o pólen que chegar ao estilo-estigma poderá ter sofrido os efeitos da dessecação ou o estilo-estigma pode estar murcho ou senescente, ou ainda o ovário poderá ter exaurido suas reservas, resultando em dificuldades no crescimento e penetração do tubo polínico com conseqüente redução no número de grãos formados devido ao aborto de embriões (Zinselmeier et al., 2000; Saini e Westgate, 2000).

Bänziger et al. (2002) trabalhando com populações selecionadas para tolerância à seca submetida a níveis de N variando do adequado ao deficiente, verificaram que a redução proporcional no IFMF foi maior sob severo estresse de N e se correlacionava ao acréscimo no número de espigas por planta nas populações tolerantes. Reduzido IFMF diminuiu o abortamento das espigas e apresentou estreita correlação com número de espigas por planta sob seca nas populações tolerantes (Edmeades et al. 1993; Chapman e Edmeades, 1999). Segundo Bänziger et al. (2002), estes fatos indicam que a seleção para tolerância à seca pode levar a mudanças no estabelecimento das estruturas reprodutivas, o que poderia contribuir para aumentar a tolerância ao estresse de N.

O IFMF e o número de espigas por planta são definidos por processos fisiológicos durante o período de 2 a 3 semanas de abrangência do florescimento (Tollenaar, 1977), que estão normalmente associados ao acúmulo de matéria seca neste período (Edmeades e Daynard, 1979; Tollenaar et al., 1992). Todavia, não foi detectada relação entre o aumento da biomassa e menor IFMF por Edmeades et al, 1993; Tollenaar, 1997 e Bänziger et al. 2002.

6.2.4. Características fisiológicas

Durante o florescimento avaliaram-se; a porometria, conteúdo relativo de água (CRA) e área foliar nas linhagens submetidas às diferentes condições de umidade do solo e doses de nitrogênio, cujos resultados são mostrados na Tabela 14. As linhagens exibiram respostas a todos componentes da porometria, exceto a transpiração. Os regimes hídricos ocasionaram diferenças em todas características da porometria, e apresentaram interação com as linhagens, exceto para temperatura da folha, enquanto que apenas a resistência estomática e a transpiração responderam a adição de N. Destaca-se que a resistência estomática apresentou respostas a todos tratamentos e suas interações. O CRA apresentou somente diferenças entre as linhagens, e a área foliar foi unicamente afetada pelas doses de nitrogênio.

Tabela 14 – Temperatura da folha, umidade relativa do ar, resistência estomática, transpiração, conteúdo relativo de água (CRA) e área foliar de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de nitrogênio.

Fontes de Variação	GL	Temp. da folha	U. R. do ar	Resistência Estomática	Transpiração	CRA	Área Foliar
BLOCOS	3	2,3595	32,123	3,207728	2,429555	94,54	47951,8
LINHAGEM (L)	1	0,9453*	39,383**	16,921653**	0,036652	63,38*	385,33
R. HÍDRICO (RH)	1	5,8653**	45,363**	12,537528**	26,690644**	0,04	24843,0
NITROGÊNIO (N)	1	0,0528	0,008	6,381378*	3,201082*	26,04	3470100**
L x RH	1	0,0003	34,653**	15,806253**	2,356077*	12,04	3960,3
L x N	1	0,2278	4,278	22,261128**	1,153300	7,04	36190,1
RH x N	1	0,2628	0,878	18,650778**	0,519435	1,04	36,750
L x RH x N	1	0,0378	0,878	39,582753**	0,197977	15,04	21590,1
Erro	21	0,2174	5,046	1,233804	0,613741	12,73	56252,3
CV (%)		1,65	8,88	21,79	21,68	4,22	20,57

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Observa-se na Figura 28A, que a existência de déficit hídrico resultou em acréscimos nos valores da temperatura da folha das linhagens. A temperatura da folha afeta processos fisiológicos importantes como fotossíntese e respiração. Todavia, seus efeitos na transpiração são particularmente mais importantes devido à mesma influenciar o gradiente de pressão de vapor das folhas para o ambiente (Kramer e Boyer, 1995). Assim, temperaturas elevadas se relacionam a maiores taxas de transpiração até certo limite, pois altas temperaturas podem também provocar o fechamento dos estômatos e reduzindo assim a transpiração.

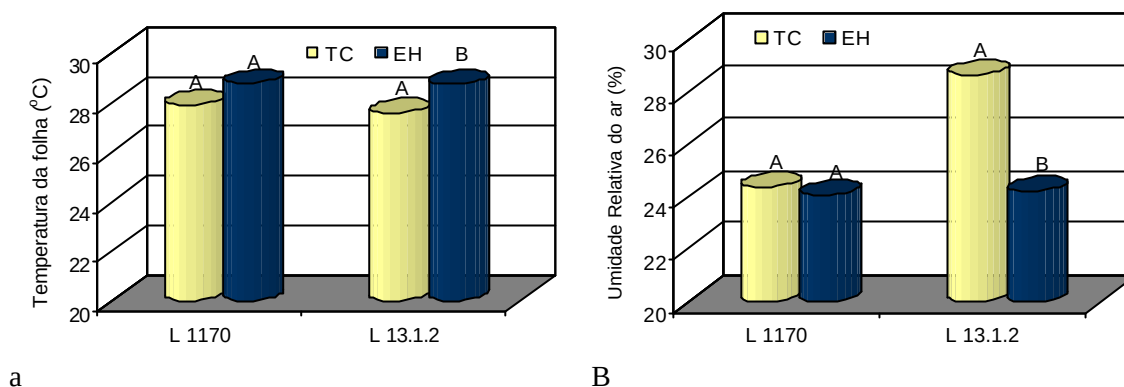


Figura 28- (A) Temperatura da folha e (B) Umidade relativa de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

A umidade relativa (UR) do ar detectada para a linhagem L1170 não apresentou diferenças em relação aos regimes hídricos (Figura 28B). Todavia, para a linhagem L13.1.2, a deficiência hídrica propiciou redução significativa na umidade relativa do ar, cujos valores foram muito semelhante aos observados para L1170. Por outro lado, a UR do ar da L13.1.2 sob condições de adequado suprimento de água no solo foi muito superior a da L1170.

Na Figura 30A verifica-se que os valores da resistência estomática (RE) ocasionaram comportamentos diferenciados entre as linhagens. A L1170 não apresentou diferenças significativas nos valores da RE em relação aos regimes hídricos, ao passo que a L13.1.2 demonstrou uma clara diferenciação na RE das folhas, apresentando valores elevados para esta característica quando submetida à deficiência hídrica, os quais se assemelham aos obtidos para a L1170 nos dois regimes hídricos. Por outro lado, quando se comparam os efeitos das doses de N, verifica-se que estas exerceram uma grande influência na RE da L1170, cuja adição de 80 mg N dm⁻³ de solo ocasionou redução de 54% nos valores da RE, o que certamente contribuiu para uma maior absorção do CO₂ atmosférico. A linhagem L13.1.2 não foi afetada pela adição de N, porém os valores da RE foram elevados e assemelharam-se aos observados para L1170 quando se adicionou a menor dose de N (Figura 29B).

A ausência de resposta a adição de N detectada na linhagem L13.1.2 poderia ser devida a uma maior eficiência no aproveitamento do N presente no solo e/ou maior

capacidade de translocação deste elemento das folhas velhas para as novas de modo a manter níveis adequados do elemento nas folhas superiores.

Day et al. (1981) afirmam que a seca restringe a disponibilidade de assimilados de carbono da fotossíntese para o crescimento vegetativo e o enchimento de grãos em virtude de uma menor condutância estomática que restringiria a entrada de CO_2 e também a transpiração. Desta forma, a produção de assimilados e a eficiência de utilização da água diminuiriam pela combinação de menor área foliar e uma maior resistência à entrada do CO_2 , o que resultaria em decréscimo na produção.

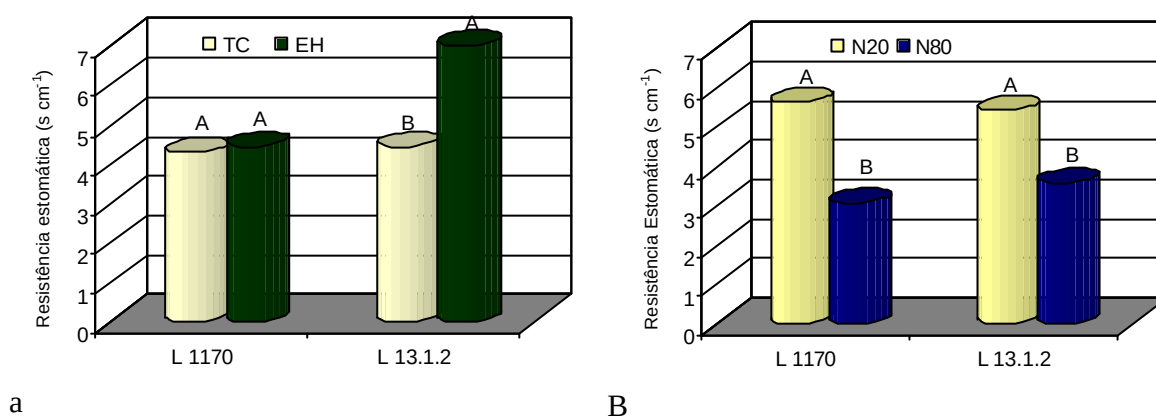


Figura 29 - Resistência Estomática da folha de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos (A) e doses de nitrogênio (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

Os regimes hídricos afetaram de modo semelhante as linhagens. Nota-se na Figura 30A, que a deficiência hídrica reduziu significativamente a transpiração das linhagens, sendo que na linhagem L13.1.2 a redução na transpiração foi proporcionalmente menor que na L1170. Por outro lado, as doses de N afetaram somente a linhagem L1170, sendo a transpiração mais elevada em condições de baixa disponibilidade de N (Figura 30B). Este resultado poderia ter como explicação no fato da deficiência de N reduzir a clorofila, a fotossíntese e a produção de reservas, que poderiam auxiliar na manutenção do status hídrico da planta.

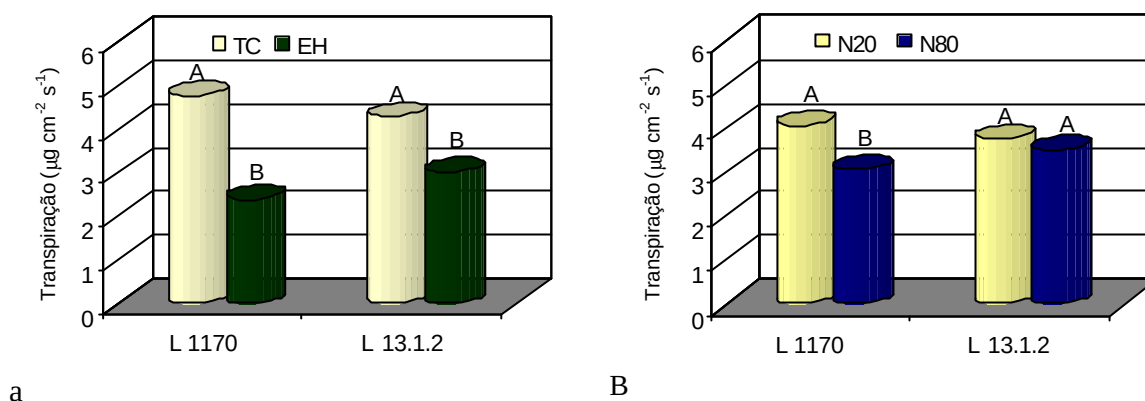


Figura 30 - Transpiração da folha de linhagens de milho submetidas diferentes regimes (A) hídricos e doses de nitrogênio (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

O conteúdo relativo de água tem sido utilizado na avaliação do estado hídrico das plantas ou mais especificamente das folhas, sendo, portanto um bom indicador de estresse hídrico, uma vez que este se relaciona a reduções no teor de água dos tecidos. Nota-se na Figura 31, que o déficit hídrico resultou em efeitos diferenciadas nas linhagens, sendo que o mesmo ocasionou redução no valor do CRA da L1170, enquanto que na L13.1.2, o efeito foi adverso, sendo o CRA mais elevado quando as plantas estavam sob déficit hídrico.

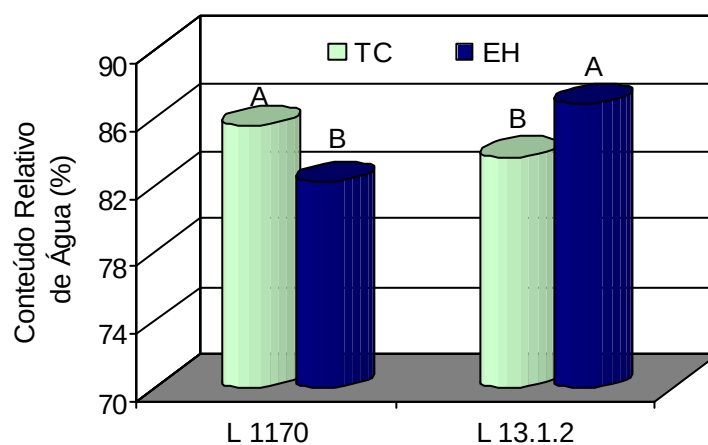


Figura 31 – Conteúdo relativo de água (CRA) de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

A área foliar é um dos mais importantes componentes da produção, uma vez que as folhas atuam na captação e transformação da energia luminosa em substâncias necessárias ao crescimento e desenvolvimento das plantas. Verifica-se na Figura 32 que os acréscimos nas doses de N proporcionaram aumentos significativos na área foliar.

Radin e Boyer (1982) têm sugerido que o declínio no desenvolvimento da área foliar induzido pelo estresse de N é uma consequência do reduzido transporte de água para parte aérea, o que reduz o potencial hídrico e turgor necessários ao alongamento celular.

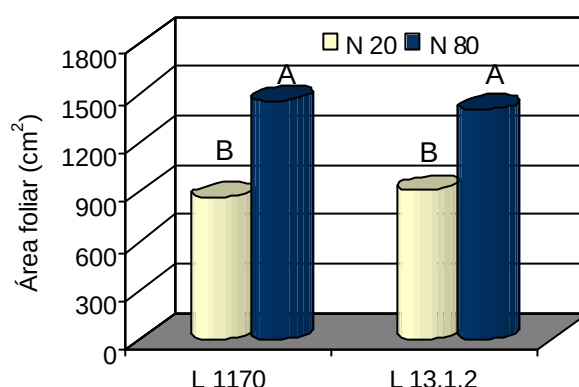


Figura 32 – Área foliar de linhagens de milho influenciadas por doses de nitrogênio. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste da DMS a 5%.

A baixa disponibilidade de N no solo, característica da região tropical e a ausência de adubação em cobertura resultam em estresse de N antes do florescimento, o qual reduz o desenvolvimento da área foliar e a fotossíntese devido ao adiantamento na senescência das folhas, reduzindo a disponibilidade de fotoassimilados e o período de enchimento dos grãos com reflexos negativos diretos na produção (Bänziger et al., 2000).

6.2.5. Produção de fitomassa

Nota-se na Tabela 15, que as linhagens diferiram na produção de matéria seca (MS) do colmo, das espigas e no número de espigas. As doses de nitrogênio influenciaram todas características exceto a MS do colmo, enquanto que os regimes hídricos afetaram somente as características das espigas. A interação linhagens e regimes hídricos foi detectada para MS das folhas, bonecas e número de espigas. A interação entre os regimes hídricos e doses de N foi encontrada para a MS das espigas, das bonecas e número de espigas.

Tabela 15 – Matéria seca de folhas, colmo, bonecas, espigas e número de espigas de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de nitrogênio.

Fontes de Variação	GL	MSFOLHAS	MSCOLMO	MSBONECAS	MSESPIGAS	NUNESPIGAS
BLOCO	5	0,245	24,054	2,282	101,941	1,771
LINHAGEM (L)	1	0,693	650,625**	3,005	6304,375**	6,028*
NITROGENIO (N)	1	54,422**	6,827	29,909**	8240,424**	11,021**
REG. HID. (RH)	1	2,013	0,062	43,453**	1191,814**	54,188**
L x N	1	0,275	7,775	0,104	9,188	0,521
L x RH	1	2,435*	12,848	8,594*	173,812	13,021**
N x RH	1	0,268	6,999	16,462**	1950,240**	11,021**
L x N x RH	1	0,014	5,900	0,486	80,600	6,01
Erro	35	0,527	7,622	1,887	109,290	1,866
CV (%)		15,45	18,74	39,92	26,27	30,50

**, * Significativo ao nível de 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Observa-se na Figura 33A, que a adição de N resultou em aumentos na matéria seca das folhas das linhagens, cujas melhores respostas ocorreram em virtude do maior nível de N. Estes resultados evidenciam a importância deste nutriente para a planta e são corroborados pelas observações de Bänziger et al. (2002) avaliando populações originais e melhoradas para tolerância à seca verificaram que estas não diferiam consistentemente na produção de matéria seca e de espigas, para os quais as respostas em produção são devidas ao adequado suprimento de N quando comparadas a menores níveis deste nutriente.

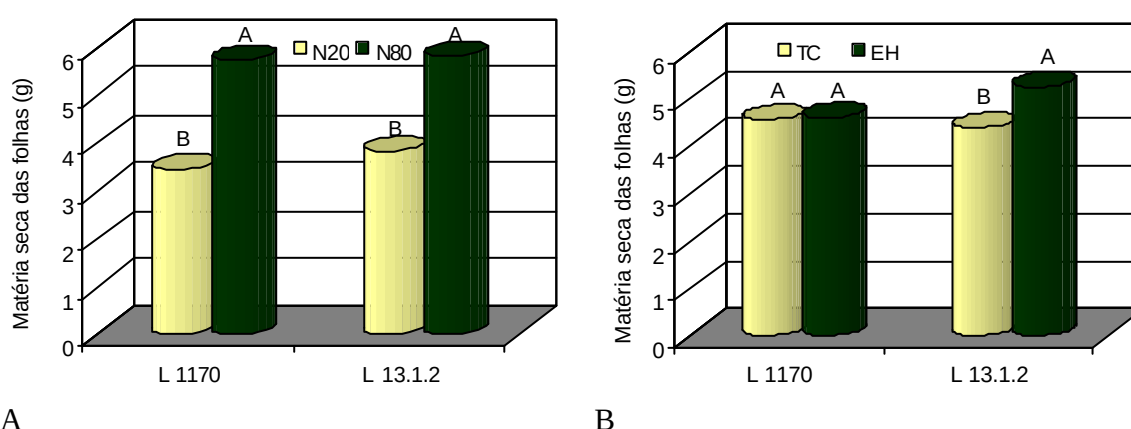


Figura 33 – Produção de matéria seca das folhas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Segundo Lawlor et al., (1988), o nitrogênio aumenta a produção de biomassa e a também a produção final e seus componentes, pois atua de diferentes modos; ao nível celular, o nutriente aumenta o número e o volume das células, e nas folhas este aumenta a taxa fotossintética e sua eficiência.

Por outro lado, as respostas aos regimes hídricos foram diferenciadas, não sendo detectada a influência destes na L1170, enquanto que a L13.1.2 apresentou maior produção de matéria seca das folhas quando submetida ao déficit hídrico (Figura 33 B).

A produção de matéria seca do colmo não foi influenciada pela adição do N e nem pelos regimes hídricos, sendo as diferenças encontradas inerentes às linhagens (Figuras 34A e 34B). Notas-se que a L1170 mostra-se superior a L13.1.2 na produção de matéria seca do colmo em relação à adição de N ou ao regime hídrico adotado. O maior porte da L1170 (dados não apresentados) pode ser considerado a principal razão dos resultados obtidos. Todavia, a redução no porte das plantas é uma característica desejável no tocante à tolerância à seca, uma vez que a planta teria de investir menos no seu crescimento, deixando um maior excedente de reservas, que certamente seriam usadas para manutenção do status hídrico e poderiam também ser translocadas para o grão durante o seu enchimento. Assim, a L13.1.2 mostrou-se mais eficiente, apresentando menor gasto para o crescimento (menor porte), proporcionando um excedente que certamente será usado na produção de grãos.

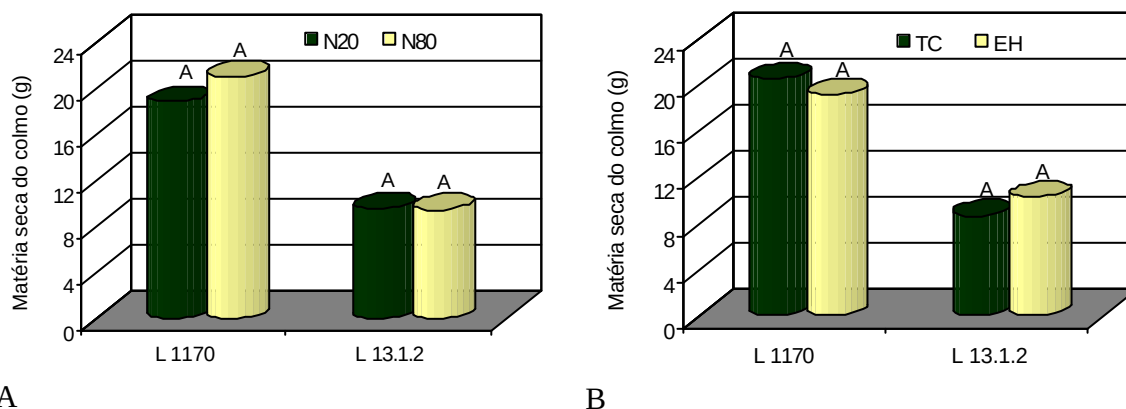


Figura 34 – Produção de matéria seca do colmo de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos diferenciados (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

A produção de matéria seca das espigas foi avaliada em duas épocas distintas, durante o florescimento (grãos em formação) quando foram colhidas plantas para avaliação da produção de matéria seca, e na colheita para avaliação da produção final. Na primeira avaliação praticamente não existiam grãos, sendo avaliado na verdade a produção de matéria seca das “bonecas”. A adição de nitrogênio propiciou incrementos significativos na matéria seca das bonecas (Figura 35A), ao passo que os regimes hídricos influenciaram somente a L13.1.2, para a qual o déficit hídrico reduziu a produção em 45,7% (Figura 35B).

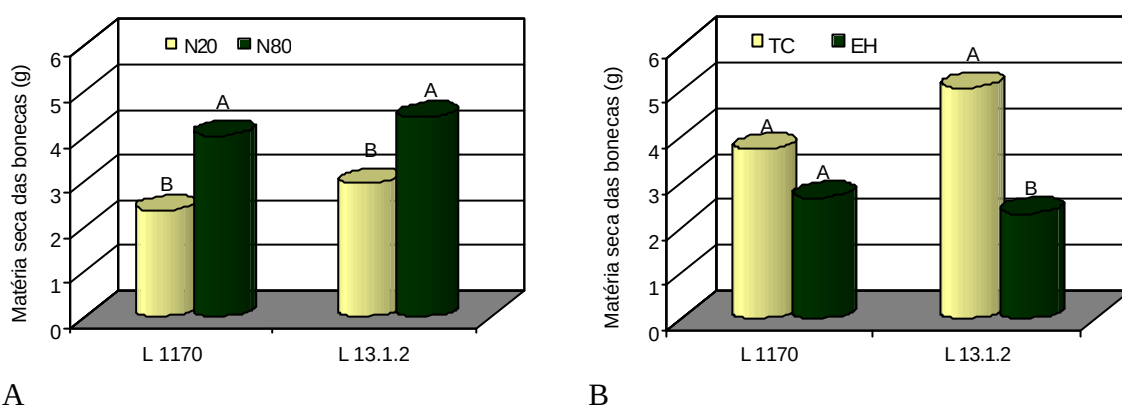


Figura 35 – Produção de matéria seca das bonecas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio e regimes hídricos diferenciados. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Os resultados da produção de matéria seca das espigas (Figura 36) foram muito semelhantes aos verificados na Figura 35. Observa-se que a menor dose de N teve um efeito mais acentuado na linhagem L1170, reduzindo sua produção de matéria seca em 38%, enquanto que o déficit hídrico não afetou a produção desta linhagem. Por outro lado, a linhagem L13.1.2 foi afetada de igual modo pela deficiência de N e pelo déficit hídrico, sendo que os mesmos diminuíram a produção de matéria seca das espigas.

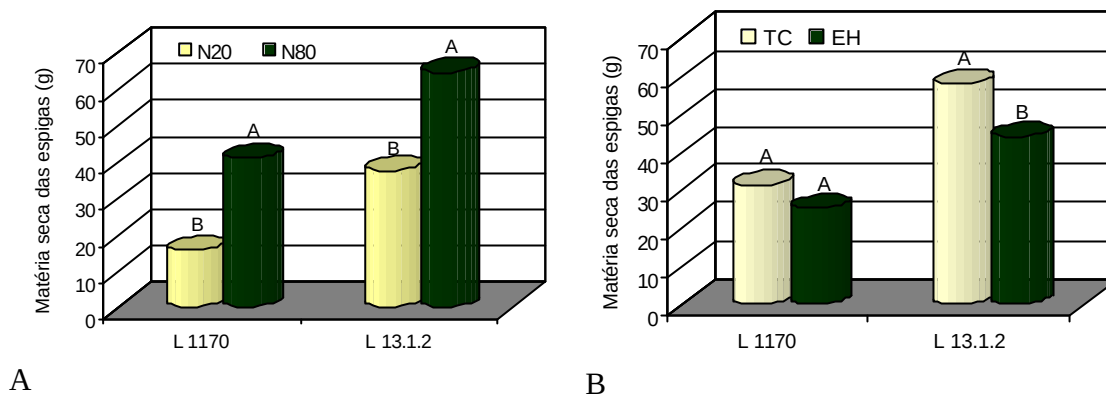


Figura 36 – Produção de matéria seca das espigas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio e regimes hídricos diferenciados. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Comparando-se as Figuras 36 e 37 verifica-se que as respostas foram semelhantes em ambas às épocas de coleta, porém as respostas obtidas para produção final de matéria seca das espigas da linhagem L13.1.2 evidenciam sua superioridade. Quando as linhagens foram submetidas à baixa disponibilidade de N no solo, nota-se que a L13.1.2 apresentou produção de matéria seca das espigas equivalente a da linhagem L1170 quando suprida com adequada dose de N. Deste modo, pode-se inferir que linhagem L13.1.2 além de responder bem a adição de N, ela apresenta alta eficiência na sua utilização. Esta superioridade também se torna evidente quando se comparam os regimes hídricos, uma vez que mesmo sob déficit hídrico a linhagem L13.1.2 apresentou produção superior a L1170 na presença de adequado suprimento de água no solo.

Estes resultados encontram respaldo na literatura, onde são relatados aumentos na produção quando linhagens tolerantes à seca foram submetidas a diferentes níveis de N, sendo os maiores ganhos obtidos sob baixos níveis deste nutriente (Lafitte e Edmeades, 1994; Bänziger et al., 1999; 2002). Aumentos na longevidade da folha, na absorção de água e nutrientes aliados a um maior suprimento de assimilados durante o enchimento de grãos são relacionados ao acréscimo na tolerância a estresses, como seca e N (Tollenaar e Wu, 1999).

Por ocasião da colheita final das espigas, foi também determinado o número de espigas encontrados em cada tratamento, por ser esta característica um importante componente da produção final. Observa-se na Figura 37, que as doses de N não influenciaram o número de espigas por planta na linhagem L1170, enquanto que na L13.1.2 a maior dose

deste nutriente propiciou acréscimo significativo no número de espigas. As repostas aos foram semelhantes aos níveis de nitrogênio, sendo que o déficit hídrico praticamente duplicou (197%) o número de espigas por planta da linhagem L13.1.2.

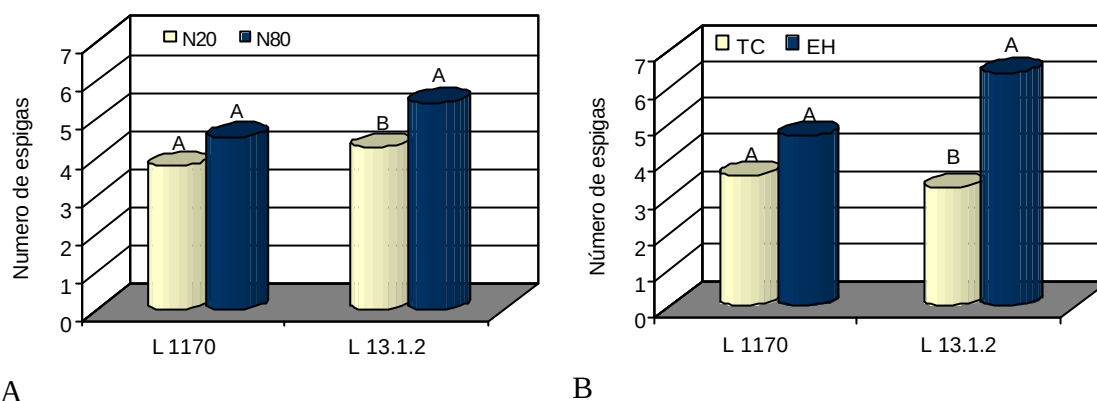


Figura 37 – Número de espigas de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio e regimes hídricos diferenciados. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Tollenaar et al. (1997) encontraram maior número de espigas e grãos em um híbrido tolerante aos estresses de N e de plantas daninhas. De modo similar, (Lafitte e Edmeades, 1999) avaliando uma população de milho tolerante à seca verificaram decréscimos no abortamento de espigas e grãos em condições de seca e estresse de N.

Bänziger et al., (2002) afirmam que a redução do IFMF decresce o abortamento de espigas e apresenta estrita correlação com o número de espigas por planta em populações selecionadas para tolerância à seca, quando avaliadas sob estresse de N.

6.2.6. Clorofila

Na Tabela 16 é apresentado o resultado da análise de variância para o teor de clorofila e das avaliações dos teores relativo inicial e final de clorofila. Observa-se que o teor de clorofila mostrou somente diferenças significativas entre as linhagens. O teor relativo inicial da clorofila apresentou respostas a todos os fatores e também a interação linhagens e doses de N, enquanto que para o teor relativo final da clorofila foram detectadas diferenças entre linhagens e doses de N, havendo a existência da interação entre ambos.

Tabela 16 – Teor de Clorofila, Teor Relativo de Clorofila inicial e final de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de nitrogênio.

Fontes de Variação	GL	Teor Clorofila	Teor Rel. Clorofila	Teor Rel. Clorofila
BLOCO	5	15190,875	19,8683	8,0770
LINHAGEM (L)	1	84490,667**	104,4300**	258,5408**
NITROGÊNIO (N)	1	7264400,667	115,3200**	1835,2133**
REG. HID. (RH)	1	33152,667	64,4033**	2,5208
L x N	1	70200,167	2,9008	35,3633**
L x RH	1	130537,500	15,6408**	5,4675
N x RH	1	3504,167	0,1408	0,0833
L x N x RH	1	266,667	2,8033	5,0700
Erro	35	37126,694	2,8868	5,2865
CV (%)		8,63	4,68	6,88

** Significativo a 1 % de probabilidade pelo teste da DMS

O teor de clorofila é um importante indicador da senescência das folhas, sendo esta acelerada pelo déficit hídrico e pela carência de N. Assim, foram realizadas determinações analíticas (Figura 38) e leituras do teor relativo de clorofila (Figuras 39A e 39B).

A adição de N propiciou aumentos significativos no teor de clorofila, sendo estes de 157% e 169%, respectivamente para as linhagens L1170 e L13.1.2 (Figura 38). Este fato demonstra a importância de um adequado suprimento deste nutriente para planta, cuja deficiência reduz a fotossíntese e conseqüentemente a produção. Segundo Uhart e Andrade (1995), a deficiência de N reduz a área foliar, acelera a senescência das folhas e reduz a eficiência da fotossíntese, e desta forma reduz a atividade fotossintética da planta.

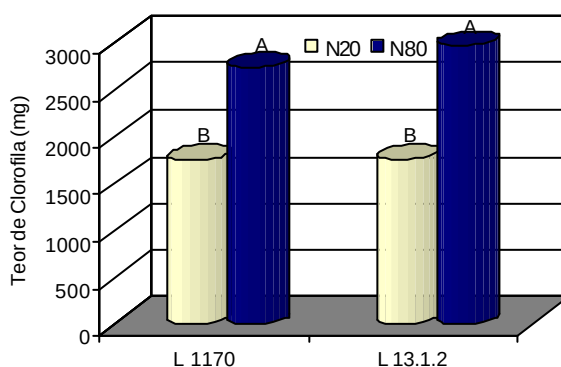


Figura 38 – Teor de clorofila de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Segundo Muchow e Sinclair (1994) o atraso na senescência foliar e a maior produção final de biomassa nas populações tolerantes à seca incrementam a produção de carboidratos devido a maior interceptação da radiação e pela absorção de uma maior fração da energia luminosa incidente.

As leituras realizadas com clorofilometro (SPAD 502) foram efetuadas por ocasião da primeira adubação de cobertura (avaliação inicial) e na ultima semana de avaliação dos tratamentos (avaliação final).

Nota-se na Figura 39A, que a maior dose de N propiciou aumentos significativos no teor inicial de clorofila das linhagens. A linhagem L13.1.2 destacou-se da L1170, sendo que seus teores no nível baixo de N equivalem aos encontrados para L1170 no nível alto de N. Entretanto, as linhagens responderam de modo diferenciado aos regimes hídricos, sendo que a L1170 não apresentou diferenças nas leituras, enquanto que a L13.1.2 exibiu maior teor relativo de clorofila quando submetida ao déficit hídrico (Figura 39 B).

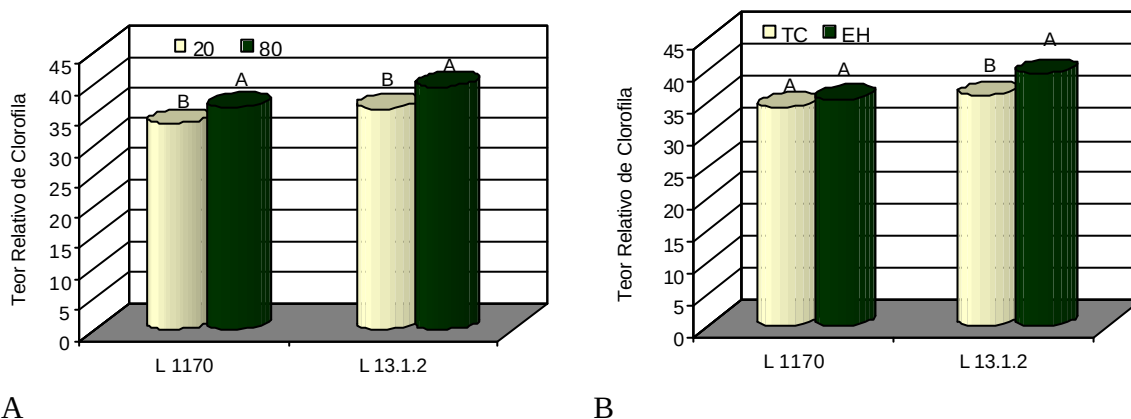


Figura 39 – Avaliação inicial do teor relativo de clorofila de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Visualiza-se na Figura 40A, que na fase final de avaliação do ensaio, as respostas à adição do N no teor relativo de clorofila das folhas mostram-se mais evidentes, sendo que a adição da maior dose de N (80) ocasionou acréscimos de 41,3% e 49% no teor de clorofila das linhagens L 1170 e L13. 12 respectivamente, enquanto que os diferentes regimes hídricos não exerceram nenhuma influência nas mesmas (Figura 40B).

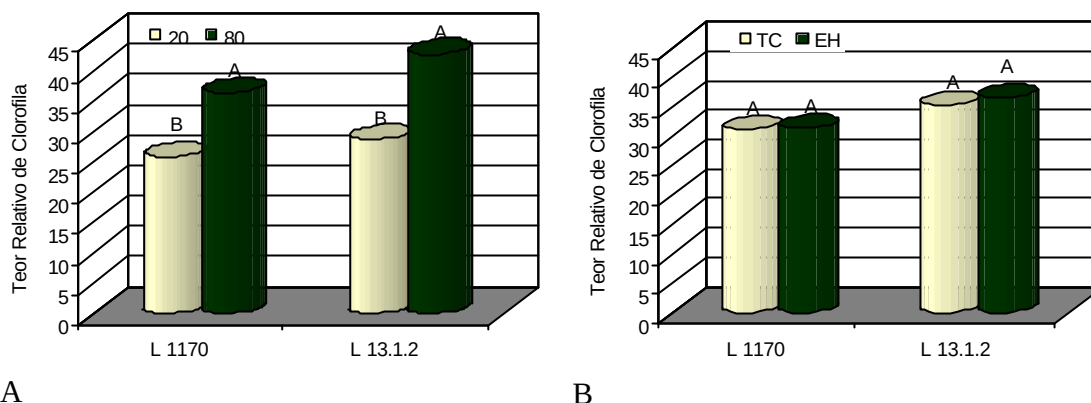


Figura 40 – Avaliação final do teor relativo de clorofila de linhagens de milho submetidas a doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

As respostas da linhagem L13.1.2 à adição da maior dose de N podem estar relacionada à sua maior eficiência no aproveitamento do nutriente, mas os resultados da Figura 40A indicam que o teor inicial de clorofila da L13.1.2 mesmo sob condições de estresse era muito semelhante aos da L1170 sob alta disponibilidade de N. Corroborando estes resultados, Bänziger et al. (2000) afirmam que a seleção para tolerância à seca incrementou o teor concentração de clorofila nas populações melhoradas.

De acordo com Wolfe et al., (1988), o estresse de N ocasiona a senescência precoce das folhas, fato que limita severamente a fotossíntese das plantas. Desta forma, o retardamento na senescência das folhas pode prover outras explicações para os maiores ganhos em biomassa obtidos sob severo estresse de N (Bänziger et al., 1999).

Maiores teores de clorofila podem denotar aumentos na longevidade da folha. Tollenaar e Wu (1999) relataram que o aumento na longevidade da folha e um maior suprimento de assimilados durante o enchimento dos grãos foram os principais responsáveis pelo acréscimo na tolerância em híbridos de milho submetidas a diferentes fatores de estresse, entre os quais seca e N. Segundo Bänziger et al. (2002), o maior peso dos grãos foi resultante do atraso na senescência foliar e aumento na fotossíntese durante o período de enchimento dos grãos.

6.2.7 Fluorescência da Clorofila

A análise de variância do estudo da fluorescência da clorofila é exibida na Tabela 17. Os parâmetros da fluorescência apresentaram respostas aos fatores estudados isoladamente, exceto a fluorescência inicial (F_0) que não respondeu a nenhum fator.

Quando a cultura do milho é submetida ao déficit hídrico, ocorre declínio na fotossíntese, o qual pode ser devido à redução na interceptação de luz com a redução da área foliar ou a senescência das folhas e ainda redução na fixação de carbono pelo fechamento estomático ou ainda danos da foto-oxidação do aparato fotossintético (Bruce et al., 2002). Segundo este autor, a habilidade de proteger as membranas celulares e enzimas do estresse e se recuperar do déficit hídrico podem também modificar a capacidade da cultura de sobreviver e produzir grãos. O estudo da fluorescência da clorofila tem se mostrado uma importante ferramenta no estudo de mecanismos de adaptação diferentes a estresses. Neste contexto, o parâmetro F_v/F_m tem se mostrado um importante indicador de estresse.

Tabela 17 – Fluorescência inicial, máxima, variável e relação F_v/F_m de linhagens de milho submetidas a diferentes regimes hídricos e doses de nitrogênio.

Fontes de Variação	GL	Fluorescência inicial (F_0)	Fluorescência máxima (F_m)	Fluorescência variável (F_v)	Relação F_v/F_m
BLOCO	5	384,80	15812,98	15128,28	0,000543
LINHAGEM (L)	1	108,00	49665,33**	45141,33**	0,000936**
NITROGÊNIO (N)	1	408,33	272706,75**	252010,08**	0,005208**
REG. HID. (RH)	1	3,00	48260,08*	49024,08**	0,001323**
L x N	1	675,00	1180,08	70,08	0,000200
L x RH	1	363,00	184,08	30,08	0,000114
N x RH	1	40,33	2408,33	3072,00	0,000127
L x N x RH	1	363,00	14283,00	10092,00	0,000027
Erro	35	317,47	9558,17	7507,02	0,000143
CV (%)		4,95	6,59	7,71	1,58

**, * Significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste da DMS.

Observa-se na Figura 41, que os valores da Fluorescência inicial (F_0) não foram afetados pelos diferentes tratamentos estudados, embora existam diferenças, estas não foram significativas. Resultados semelhantes foram encontrados por Lu e Zhang (2000) estudando os efeitos do nitrogênio na emissão de fluorescência em plantas de milho adaptadas no escuro. Eles verificaram que a fluorescência inicial (F_0) não apresentou diferenças entre as plantas controle bem supridas com N e aquelas deficientes em N.

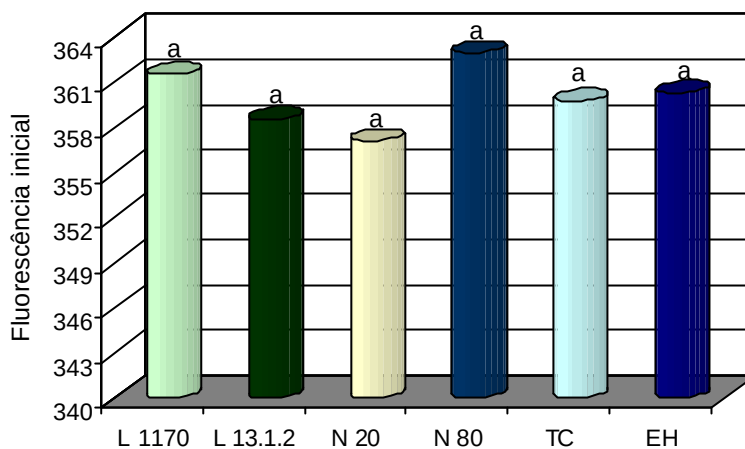


Figura 41 - Fluorescência inicial da clorofila de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de nitrogênio e regimes hídricos. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

A máxima emissão de fluorescência da clorofila (F_m) foi afetada pelas doses de N, sendo que as plantas bem nutridas (80 mg N dm⁻³ solo) apresentaram valores de F_m superiores aquelas deficientes em N (20 mg N dm⁻³ solo). A adição da máxima dose de N promoveu acréscimos de 10,2% e 11,2% na máxima emissão de fluorescência das linhagens L1170 e L13.1.2 respectivamente (Figura 42A). Por outro lado, os diferentes regimes hídricos não influenciaram os valores da F_m das linhagens (Figura 42B).

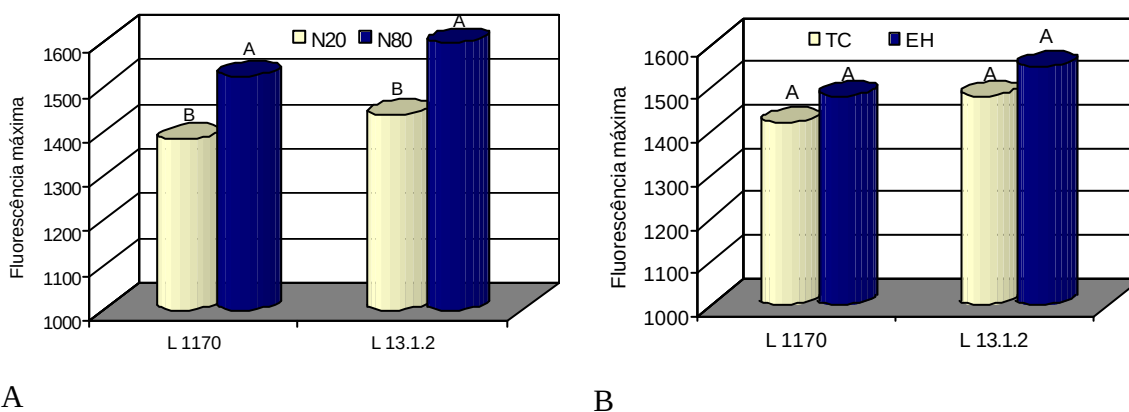


Figura 42 - Fluorescência máxima da clorofila de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

De modo semelhante à fluorescência máxima, a fluorescência variável (F_v) apresentou comportamento diferenciado entre linhagens, doses de N e regimes hídricos. As respostas observadas para a F_v foram muito semelhantes às obtidas para a F_m , sendo que as doses de N apresentaram diferenças entre si (Figura 43A), enquanto houve resposta aos regimes hídricos (Figura 43B), no entanto comparando-se as linhagens observa-se certa superioridade da linhagem tolerante à seca (L13.1.2) em relação a linhagem sensível (L1170).

Os efeitos da máxima dose de N (80 mg N dm⁻³ solo) nos valores da F_m e da F_v demonstram a importância de seu adequado suprimento para as plantas, estando o nutriente diretamente relacionado à formação da molécula de clorofila conforme demonstram as Figuras 38, 39 e 40A. Segundo Lu e Zhang (2000) alguns estudos tem mostrado que a deficiência N decresce o transporte de elétrons no Fotossistema II (FSII), sugerindo que a carência de N induz algum dano ao FSII. Estes danos estariam relacionados ao efeito de uma maior luminosidade, cuja sensibilidade à foto-degradação poderia estar associado a menor capacidade de produção de pigmentos foto-protetores produzidos no ciclo das xantofilas.

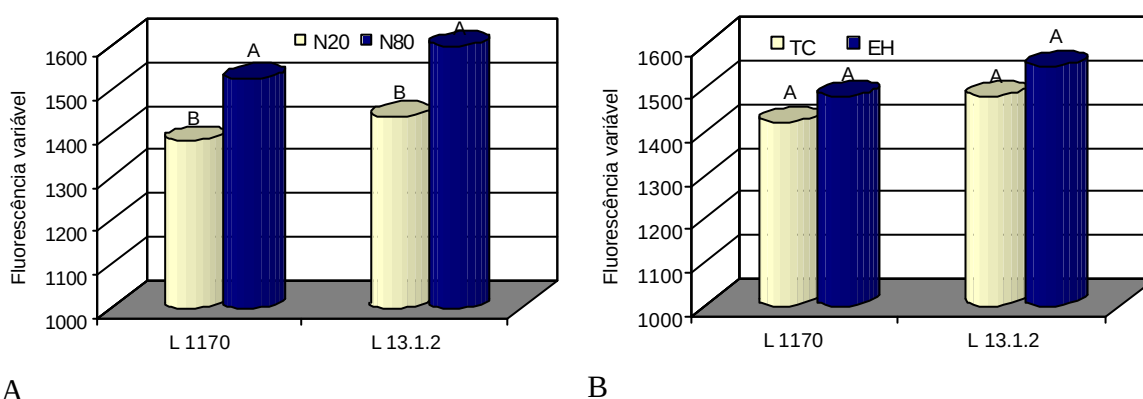


Figura 43 - Fluorescência variável da clorofila de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de nitrogênio (A) e regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% pelo teste da DMS.

Bolhár-NordenKampf e Öquist (1993) afirmam que plantas que não estão sob estresse apresentam relação F_v/F_m entre 0,85 e 0,75, para os quais valores menores que 0,75 seriam indicativos de condições inibitórias do FSII, enquanto que Björkman e Demmig (1987) afirmam que a condição inibitória ocorre quando a relação F_v/F_m é menor que 0,80. Neste estudo adotou-ser o valor 0,75 como referencial para a condição de estresse.

Os efeitos das doses de N e dos regimes hídricos na eficiência quântica do Fotossistema II (relação F_v/F_m) das linhagens de milho foram semelhantes. Ao se comparar os efeitos das doses de N em cada linhagem, nota-se que as plantas da L1170 que receberam a maior dose de N (N80) apresentaram valores da relação F_v/F_m acima do nível crítico (0,764), já aquelas deficientes em N apresentaram valores abaixo do crítico (0,739). Por outro lado, as plantas da L13.1.2, mesmo quando suprida com pouco N (N20), apresentaram valor para a relação F_v/F_m acima do nível crítico (0,752). Este fato indica que plantas tolerantes à seca como a linhagem L13.1.2 apresentam um eficiente mecanismo de controle dos danos causados pela foto-oxidação, o qual possivelmente está relacionado à manutenção da fotossíntese por meio de uma menor degradação das clorofilas, provavelmente mediado pela maior eficiência na absorção e utilização do nitrogênio.

O efeito da carência de N na máxima eficiência fotoquímica do FSII (F_v/F_m) foi estudado por Lu e Zhang (2000). Eles notaram que o decréscimo na relação F_v/F_m em plantas deficientes em N era devido principalmente à redução na Fluorescência máxima.

Observa-se na Figura 44B, que os efeitos dos regimes hídricos nos valores da relação F_v/F_m das linhagens foram semelhantes. Entretanto, as plantas da linhagem L1170 quando submetidas ao adequado suprimento de água (TC) apresentaram valor para a relação F_v/F_m abaixo do considerado crítico (0,745), enquanto que as plantas submetidas à deficiência hídrica (EH) apresentaram valor acima do crítico (0,758). Embora estes resultados pareçam a primeira vista não serem os normalmente esperados, Bänziger et al. (2000) afirmam que quando o nitrogênio se torna escasso, a planta o transloca dos tecidos mais velhos, (folhas e colmos) para os tecidos mais novos, folhas em desenvolvimento e grãos, o que resulta na senescência dos tecidos mais velhos. Assim, analisando-se as Figuras 44A e 44B nota-se que a maior dose de N aliada à escassez de água fez com que a planta mantivesse a produção de clorofila (Figuras 39 e 40) que certamente assegurou o correto funcionamento do aparato fotossintético.

Nos estudos iniciais, os decréscimos na relação F_v/F_m e os aumentos na F_0 indicavam ocorrência de danos fotoinibitórios em respostas às altas e baixas temperaturas, à irradiação e ao déficit hídrico. Embora tenha havido melhoramentos tecnológicos e a evolução para sistemas modulados, estas observações permanecem válidas e as mudanças na relação

F_v/F_m e em F_0 são ainda aceitas e amplamente utilizada como um valoroso indicador da ocorrência de fotoinibição (Maxwell e Johnson, 2000).

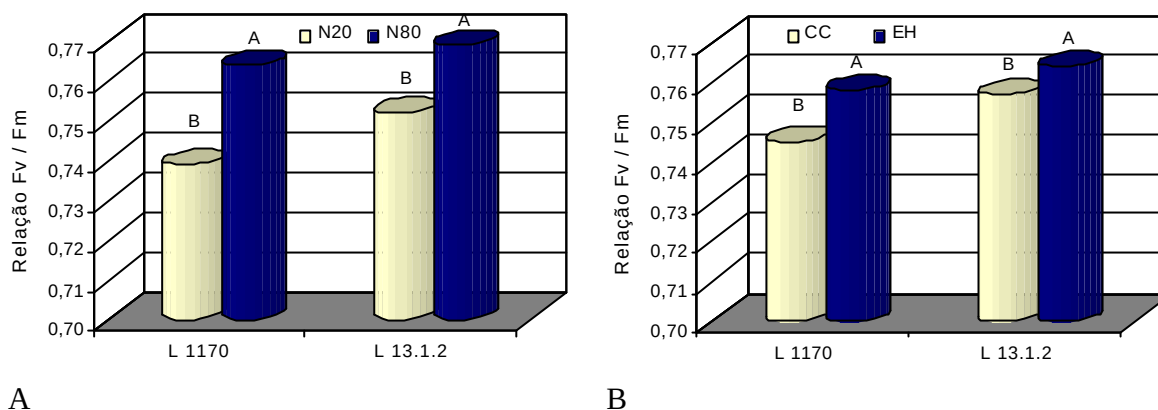


Figura 44 - Eficiência quântica do Fotossistema II de diferentes linhagens de milho submetidas à diferentes doses de Nitrogênio (A) e regimes hídricos (B). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 1% pelo teste da DMS.

Durães et al. (2002) avaliando a técnica da fluorescência da clorofila como critério de seleção para tolerância a doenças, alumínio, déficit hídrico e eficiência no uso do N verificaram que limitações como déficit hídrico, deficiência de N e toxidez de alumínio induziram danos ao fotossistema II e essas alterações permitiram distinguir entre genótipos tolerantes e sensíveis para cada um dos estresses mencionados. Neste estudo também foi possível a identificação de linhagens tolerantes e sensíveis a ferrugem do milho (*Puccinia polysora*). Desta forma, os resultados encontrados neste estudo mostraram que a medição da fluorescência in vivo pode ser uma valorosa ferramenta a auxiliar a seleção de germoplasma de milho para estresses bióticos e abióticos.

Selmani e Wasson (1992) relataram que maior ganho genético poderia ser atingido se a seleção para F_v fosse feita sob condições de déficit hídrico. Assim, diferenças entre genótipos para esta característica poderiam ser mais facilmente identificadas se a seleção fosse realizada em condições de seca. Shanahan et al (2002) comparando a fluorescência da clorofila ao medidor de clorofila SPAD 502 concluíram que o fluorômetro parece ser mais sensível na detecção do estresse hídrico na cultura do milho e se mostrou promissor na identificação das diferenças na produção devido aos efeitos da água, nitrogênio e cultivares.

7 CONCLUSÕES

Considerando-se as condições em que foi realizado o presente estudo pode-se concluir que:

- A ocorrência do déficit hídrico retarda o aparecimento do estilo estigma nas linhagens sensíveis à seca.
- A linhagem L13.1.2 destaca-se das demais por apresentar menor área foliar e resistência estomática e maior transpiração e capacidade superior de particionar reservas para os grãos.
- Sob condições de déficit hídrico e carência de nitrogênio, as linhagens apresentam acréscimos no intervalo entre os florescimentos masculino e feminino e na resistência estomática e redução na área foliar.
- A adição de 80 mg N dm^{-3} solo prove aumentos na matéria seca das folhas e espigas e também no teor de clorofila das linhagens.
- A linhagem L13.1.2 apresenta melhores valores para os parâmetros da fluorescência da clorofila que a L1170, demonstrando estar mais adaptada à condição de deficiência hídrica.

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARNON, D. J. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**. v.24, p.1-5, 1949.

AGRIANUAL 2002: Anuário da Agricultura Brasileira. São Paulo: FNP, 2003. p.413-434.

BÄNZIGER, M.; EDEMEADES, G. O.; BECK, D.; BELLON, M. **Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize**: From theory to practice. Mexico: Cimmyt. 2000. 68p.

BÄNZIGER, M.; EDEMEADES, G. O.; LAFITTE, H. R. Physiological mechanisms contributing to the N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. **Field Crops Research**. v.84, p.1-11, 2002.

BÄNZIGER, M.; EDEMEADES, G. O.; LAFITTE, H. R. Selection for drought tolerance increase maize yields across range of nitrogen levels. **Crop Science**. v.39, p.1035-1040, 1999.

BARRS, H. D.; WEATHERLEY, P. E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. **Australian Journal Biology Science**. v.15, p.413-428, 1962.

BJORKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of CO₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. **Planta** n.170, p.489-504, 1987.

BOLAÑOS, J.; EDEMEADES, G. O. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Response in grain yield, biomass, and radiation utilization. **Field Crops Research**. v.31, p. 233-252, 1993a.

BOLAÑOS, J.; EDEMEADES, G. O. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Response in reproductive behavior. **Field Crops Research**. v.31. p.253-268, 1993b.

BOLAÑOS, J.; EDEMEADES, G. O. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Response in drought-adaptative physiological and morphological traits. **Field Crops Research**. v.31, p.314-331, 1993c.

BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G. O. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in maize. **Field Crops Research**. v.48, p. 65-80, 1995.

BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G. O. Value of selection for osmotic potential in tropical maize. **Agronomy Journal**. v.83, p.948-956, 1991.

BOLHÁR-NORDENKAMPF, H. R.; ÖQUIST, G. Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: HALL, D. O.; SCURLOCK, J. M. O.; BOLHÁR _NORDENKAMPF, H. R.; LEEGOOD, LONG, R. C.; S. P. (eds.). **Photosynthesis and production in changing environment: a field and laboratory manual**. London: Chapman e Hall, 1993. p. 193-206.

BOYER, J. S. Water deficits and photosynthesis. In: KOZLOWSKI, T. T. **Water deficit and plant growth**. London: Academic Press. vol. IV, 1976. p.153-190.

BOYLE, M. G.; BOYER, J. S.; MORGAN, P. W. Stem infusion of liquid culture medium prevents reproductive failure of maize at low water potential. **Crop Science**. v.31, p.1246-52, 1991.

BRUCE, W. B.; EDMEADES, G. O.; BARKER, T. C. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. **Journal Of Experimental Botany**. v.53, n.366, p.13-25, 2002.

CEROVIC, Z. G.; GOULAS, Y.; GORBUNOV, M.; BRIANTAIS, J. M.; CAMENEN, L.; MOYA, I. Fluorosensing of water stress in plants: diurnal changes of means lifetime and yield of chlorophyll fluorescence, measured simultaneously and at distance with τ -LIDAR and modified PAM-Fluorimeter, in maize, sugar beet, and kalanchoë. **Remote Sensing Environment**. New York. v.58, p.311-321, 1996.

CHAPMANN, S. C.; EDEMEADES, G. O. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations. II. Direct and correlated response among secondary traits. **Crop Science**. v.39, p.1315-1324, 1999.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.42, p.127-132, 1991.

CLAASSEN, M. M.; SHAW, R. H. Water deficit effects on corn: Grain components. **Agronomy Journal**. v.62, p.652-655, 1970.

DAMPTEY, H. B.; ASPINALL, D. Water deficit and inflorescence development in *Zea mays* L. **Annals Of Botany**. v.40, p.32-35, 1976.

DAY, W.; LAWLOR, D. W.; LEGG, B. J. The effects of drought on barley: soil water relations. **Journal Agricultural Science Cambridge**. v.96, p.61-67, 1981

DENMEAD, O. T.; SHAW, R. W. The effects of soil moisture stress at different stages of growth on the development and yield corn. **Agron. J.** v.52. 1960, p.272-274.

DONALD, C. M.; HAMBLIN, J. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. **Adv. Agron.** v.28, p.361-405, 1976.

DUPUIS, I.; DUNAS, C., Influence of temperature stress on *in vitro* fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive systems. **Plant Physiology.** v.94, p.665-670, 1990.

DURÃES, F. O. M. Intervalo entre florescimento masculino e feminino como parâmetro fenotípico útil ao melhoramento de milho tropical para tolerância á seca. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MILHO E SORGO. 22., 1998, Recife, PE. **Resumos...** Recife: IPA. 1998. p.27.

DURÃES, F. O. M.; PAIVA, E.; MAGALHÃES, P. C.; SANTOS, M. X.; PEREIRA, J. J.; LABORY, C. R. G. Critérios morfo-fisiológicos utilizados para seleção de genótipos de milho visando tolerância à seca. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISIOLOGIA VEGETAL, 6., 1997, Belém, PA. **Resumos...** Belém: SBFV, 1997. p.291.

DURÃES, F. O. M.; GAMA, E. E. G.; MAGALHÃES, P. C.; MARRIEL, I. E.; CASELA, C. R.; OLIVEIRA, A. C.; LUCHIARI JUNIOR, A; SHANAHAN, J. F. The usefulness of chlorophyll fluorescence in screening for disease, water, aluminum, and N use efficiency in maize. In: 7TH EASTERN AND SOUTHERN AFRICA REGIONAL MAIZE CONFERENCE AND SYMPOSIUM ON LOW-NITROGEN AND DROUGHT TOLERANCE IN MAIZE. 7., 2002, Nairobi, Kenya. **Abstracts and Proceedings...** CIMMYT/KARI, 2002. p.11-15.

EDMEADES, G. O.; BOLAÑOS, J.; CHAPMAN, S. C.; LAFITTE, H. R.; BÄNZIGER, M. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations. Gains in biomass, grain yield and harvest index. **Crop Science.** v.39, p.1306-1315, 1999.

EDMEADES, G. O.; BOLAÑOS, J.; LAFITTE, H. R.; RAJARAM, S.; PFEIFFER, W.; FISCHER, R. A. Traditional approaches to breeding for drought resistance in cereals. In: BAKER, F.W.G., ed. **Drought Resistance in Cereals.** Paris: ICSU, 1989. 27-52 p.

EDMEADES, G. O.; DAYNARD, T. B. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. **Canadian Journal Plant Science.** v.59, p.585-601, 1979.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. Embrapa Solos. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes.** Brasília: EMBRAPA, 1999. 370p.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Recomendações técnica para o cultivo do milho.** 2. Ed. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1996. 204p.

EVANS, L. T. The physiological bases of crop yield. In: _____. **Crop physiology.** Cambridge, UK: University Press, 1975. ch.11, p. 327-355.

FAGERIA, N. K. **Solos tropicais e aspectos fisiológicos das culturas.** Brasília: EMBRAPA-DPU, 1989. 425p.

FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Produção de milho**. Guaíba: Agropecuária, 2000. 360p.

GRANT, R. F.; JOHNSON, B. S.; KINIRY, J. R.; ARKIN, G. F. Water deficit timing effects on yield components in maize. **Agronomy Journal** v.81, p.61-65, 1989.

GREENWOOD, D. J.; GASTAL, F.; LEMAIRE, G.; DRAY COTT, A.; MILLARD, P.; NEETSON, J. J. Growth rate and % N of field grain crops. Theory and Experiments. **Annals Of Botany**. v.67, p.181-190, 1991.

HAMPTON, R. E.; JONES, R. J.; WESTGATE, M. E. Fractionation and purification of cell-wall bound invertase in maize ovaries. In: **Agronomy Abstracts**. Madison, Wisconsin: ASA, 1991. p.127.

HERRERO, M. P.; JOHNSON, R. R. Drought stress and its effects on reproductive systems. **Crop Science**. v.21, p.105-110, 1981.

HERRERO, M. P.; JOHNSON, R. R. High temperature stress and pollen viability in maize. **Crop Science**. v.20, p.796-800, 1980.

HESLOP-HARRISON, J. An interpretation of the hydrodynamics of pollen. **American Journal Botany**. v.66, p.737-743, 1979.

HESLOP-HARRISON, Y.; REGER, B. J.; HESLOP-HARRISON, J. The pollen-stigma interaction in the grasses tissue organization and cytochemistry of the stigma ("silk") of *Zea mays* L. **Acta Botanica Néerl**. v.33, p.81-99, 1984.

HSIAO, T. C. Measurement of plant water status. In: STEWARD, B. A., NIELSEN, D. R. (eds.). **Irrigation of Agricultural crops**. Madison: ASA, 1990. v.30, p.243-279.

HSIAO, T. C. Plant responses to water stress. **Annual Review Plant Physiology**. v.24, p.519-570, 1973.

HSIAO, T. C. The soil-atmosphere continuum in relation to drought and crop production. In: **Drought resistance in crops, with emphasis on rice**. Los Baños, Philippines: IRRI, 1982. p.39-52.

JAMPATONG, S.; DARRAH, L. L.; KRAUSE, G. F.; BARRY, B. D. Effect of one and two-eared selection on stalk strength on other characters in maize. **Crop Science**. v.40, p.605-611, 2000

KHAMIS, S.; LAMAZE, T.; LEMOINE, Y.; FOYER, C. Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation. **Plant Physiology**. v.94, p.1463-1443, 1990.

KHANG, S.; CAI, H.; ZHANG, J. Estimation of maize evapotranspiration under deficits in a semiarid region. **Agricultural water management**. v.43, p.1-14, 2000.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plant and soil**. San Diego, California: Academic Press. 1995. 495p.

LAFITTE, H. R.; EDMEADES, G. O. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize. II. Grain yield, biomass production, and N accumulation. **Field Crops Research** v.39, p.15-25, 1994.

LARRY, O.; GOVINDJEE. **Photosynthesis and the Web: 2002**. Disponível em: <http://www.life.uiuc.edu/govindjee/photoweb/NewZScheme.jpg>
Acesso em: 24 ab. 2003

LATIRI-SOUKI, K.; NORTCLIFF, S., LAWLOR, D. W. Nitrogen fertilizer can increase dry matter, grain production and radiation and water efficiencies for durum wheat under semi-arid conditions. **European Journal of Agronomy**. v.9, p.21-34, 1988.

LAWLOR, D. W. Photosynthesis, productivity and environment. **Journal Experimental Botany**. v.46, p. 1449-1461, 1995.

LAWLOR, D. W.; BOYLE, F. A.; KEYS, A. J.; KENDALL, A. L.; YONG, A. J. Nitrate nutrition and temperature effects on wheat: a synthesis of plant growth and nitrogen uptake in relation to metabolic and physiological processes. **Journal Experimental Botany**. v.39, p.329-343, 1988.

LINDHAUER, M. G. Influence of K nutrition and drought on water relations and growth sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Z. Pflanzenernähr. Bodenk.** v.148, p.654-669, 1985

LORENS, G. F.; BENNETT, J. M.; LOGGALE, L. B. Differences in drought resistance between two hybrids. I. Component analysis and growth rates. **Agronomy Journal**. v.79, p.808-813, 1987a.

LORENS, G. F.; BENNETT, J.M.; LOGGALE, L. B. Differences in drought resistance between two hybrids. II. Water relations and root length density. **Agronomy Journal**. v.79, p.802-807, 1987b.

LU, C.; ZHANG, J. Photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence and photoinhibition as affected by nitrogen deficiency in maize plants. **Plant Science**. v.151. p. 135-143, 2000.

LUDLOW, M. M.; MUCHOW, R. C. A critical evaluation of traits for improving crops yields in water-limited environments. **Advances in Agronomy**. v.43. p.107-153, 1990.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; PAIVA, E. **Fisiologia da planta de milho**. Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS. 1995. 27 p. (Circular Técnica, 20).

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2^a ed. rev. e atual. Piracicaba: POTAFOS, 1997.

MALUNGA, O. H. D.; PEARRMAN, I.; THOMAS, S. M.; THORNE, G. N. **Ann. Appl. Biol.** 1978. p.429-437.

MARSHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. London: Academic Press. 1995. 889p.

MATTSON, O.; KNOX, R. B.; HESLOP-HARRISON, J.; HESLOP-HARRISON, Y. Protein pellicle of stigmatic papillae as a probable recognition site in incompatibility reactions. **Nature**. v.247, p.298-300, 1974.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. **Journal Of Experimental Botany**. v.51, n.345, p.659-668, 2000.

MONTEITH, J. L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. **Phil. Trans. R. Soc. B**. v.281, p.277-294, 1977.

MORGAN, J. M. Osmoregulation and water stress in higher plants. **Ann. Rev. Plant Physiol** v.35, p.299-319, 1984.

MORGAN, J. M. Possible role of abscisic acid in reducing seed set in water stressed wheat plants. **Nature**. v.280, p.655-657, 1980.

MORGAN, J.; KING, R. W. Association between loss of leaf turgor, abscisic acid level and seed set in two wheat cultivars. **Australian Journal Plant Physiology**. v.11, p.143-150, 1984.

MOSS, G. I.; DOWNEY, L. A. Influence of drought stress on female gametophyte development in corn (*Zea mays* L.) and subsequent grain yield. **Crop Science**. v.11, p.368-373, 1971.

MOTTO, M.; MOLL, R. H. Prolifacy in maize: A review. **Maydica**. v.28, p.53-76, 1983.

MUCHOW, R. C.; SINCLAIR, T. R. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field grow maize and sorghum. **Crop Science**. v.34, p.721-727, 1994

NAKASEKO, K.; GOTOH, K. Physiol-ecological studies on prolifacy in maize. I . Differences on dry matter accumulation among-one-two and three-eared plants. **Proc. Crop. Sci. Soc. Japan**. v.45, p.263-269, 1978.

OSMOND, C. B.; WINTER, K.; POWLES, S. B. Adaptative significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. (eds.). **Adaptation of plants to water and high temperature stress**. New York: J. Wiley, 1980. p. 139-154. 1980.

OTEGUI, M. E.; ANDRADE, F. H.; SUERO, E. E. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. **Field Crops Research**. v.40. p.87-94, 1995.

PALMER, A. F. E.; HEICHEL, G. H., MUSGRAVE, R. B. Patterns of translocation, respiratory loss, and redistribution of ^{14}C in maize labeled after flowering. **Crop. Sci.** v.13, p.371-376, 1973.

PALMER, A. F. E.; HEICHEL, G. H.; MUSGRAVE, R. B. Patterns of translocation, respiratory loss, and redistribution of ^{14}C in maize labeled after flowering. **Crop. Sci.** v.13, p.371-376, 1973.

PASSIOURA, J. B. **The yield of crops in relation to drought**. In: BOOTE, K. J.; BENNETT, J. M.; SINCLAIR, T. R.; PAULSEN, G. M. (eds.) Physiology and determination of crop yield. Madison, Wisconsin. 1994. p.343-360.

PIMENTEL, C.; ROSSIELO, R. O. P. Entendimento sobre as relações hídricas na cultura do milho. In: MACHADO, A. T.; MAGNAVACA, R.; PANDEY, S.; SILVA, A. F. (eds.). **Simpósio Internacional sobre estresse ambiental: O milho em perspectiva**. Sete Lagoas: EMBRAP/CNPMS. México: CIMMYT/UNDP, 1995. **Annais...** 449 p.

PLAUT, Z. Photosynthesis in plant: crops under water and salt stress. p.587-603 1999.

RADIN, J. W.; BOYER, J. S. Control of leave expansion by nitrogen nutrition in sunflower plants. Role of hydraulic conductivity and turgor. **Plant Physiology**. v.69, p.771-775, 1982

RAY, D. J.; SANSON, B. K.; SINCLAIR, T. R. Vegetative growth and soil water extraction of two maize hybrids during water deficits. **Field Crops Research**. v.52. p.135-142, 1997.

RIBAUT, J. M.; GONZÁLEZ DE LEON, D.; JIANG, C.; EDMEADES, G. O.; HOISINGTON, D. Identification and transfer of ASI quantitative trait loci (QTL): a strategy to improve drought tolerance in maize lines and populations. In: EDMEADES, G. O.; BÄNZIGER, M.; MICKELSON, H. R.; PEÑA-VALDIVIA, C. B. (eds). **Developing Drought and Low N-Tolerant Maize**. El Batán, México: CYMMIT. 1996. p.396-400.

RITCHIE, S. W.; HANWAY, J. J.; BENSON, G. O. **How a corn plant develops**. Ames: Iowa State University of Science and Technology, 1989. 21 p. (Special report, 48).

ROBINS, J. S.; DOMINGO, E. Some effects of severe soil moisture deficits at specific growth stages in corn. **Agronomy Journal**. v. 45, p.618-621, 1953.

SAINI, H. S.; WESTAGATE, M. E. Reproductive development in grain crops during drought. **Advances in Agronomy**. v.68, p.59-96, 2000.

SCHOPER, J. B.; LAMBERT, R. J.; VASILAS, B. L.; WESTGATE, M. E. Plant factors controlling seed set in maize: the influence of silk, pollen, and ear leaf water status and tassel heat treatment at pollination. **Plant physiology**, v.83. p.121-125, 1987.

SCHUSSLER, J. R.; WESTGATE, M. E. Maize kernel set a low water potential. II. Sensitivity to reduced assimilate supply at pollination. **Crop Science**. v.31, p.1196-203, 1991.

SELMANI, A; WASSOM, C. E. 1992. Daytime chlorophyll fluorescence measurement in field grown maize and its genetic variability under well-watered and water-stressed conditions. **Field Crops Research**. v.31, p.173-184, 1993.

J.F. SHANAHAN*, A. LUCHIARI, J.S. SCHEPERS, S. JOHNSON, O'NEILL, P. Use a chlorophyll fluorescence technique to detect stresses in corn. In: ANNUAL MEETING OF THE AMERICAN SOCIETY OF AGRONOMY, CROP SCIENCE SOCIETY OF AMERICA AND SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA, 2001, Lincoln, Nebraska.

Poster... Lincoln: USDA:ARS, 2001. Disponível em:

<http://hydrolab.arsusda.gov/RSinARS/cssa/cssa_view.htm>. Acesso em: 24 ab. 2003.

SINCLAIR, T. T; BENNETT, J. M.; MUNCHOW, R. C. Relative sensitivity of grain yield and biomass accumulation to drought in field-grown maize. **Crop Science**. v.30, p.690-93, 1990.

STEDUTO, P.; HSIAO, T. C. Maize canopies under soil water regimes II. Seasonal trends of evapotranspiration, carbon dioxide assimilation and canopy conductance, and as related to leaf area index. **Agricultural and Forest Meteorology**. v.89, p.186-200, 1998.

TARDIEU, F.; KATERJI, N.; BETHENOD, O.; ZHABG, J.; DAVIES, W. J. Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. **Plant Cell Environment**. v.14, p.121-126, 1991.

TAIZ, L.; ZIGER, E. **Plant Physiology**. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company. 1995, 565p.

TOLLENAAR, M. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. **Maydica**. v.22, p.45-75, 1977.

TOLLENAAR, M.; WU, J. Yield improvement in temperate maize attributable to greater stress tolerance. **Crop Science**. v.39, p.1597-1604, 1999

UHART, S. A.; ANDRADE, F. H. Nitrogen deficiency in maize. II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. **Crop Science**. v.35, p.1384-1389, 1995.

VIANA, M. C. M. **Défice hídrico em genótipos de milho com tolerância diferencial à seca** 2002. 75f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

WARDLAW, I. F. The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. II. Effect during leaf development in *Lolium temulentum* L. **Aust. J. Biol. Sci.** v.22, p.1-16, 1969.

WESTGATE, M. E.; BASSETTI, P. Heat and drought stress in corn. What really happens to the corn plant at pollination? In: 45th Corn and Sorghum Res. 1991. **Annu. Proc.** 1991, p.12-24.

WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem, and silk growth at low leaf water potential in maize. **Planta** v.164, p.540-549, 1985a.

WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize. **Crop. Science.** v 25, p.762-769, 1985b.

WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Silk and pollen water potentials in maize. **Crop. Science.** V.26, p.946-951, 1986a.

WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. **Crop. Science.** v.26, p.951-956, 1986b.

WESTGATE, M. E.; HAMPYTON, R. E.; JONES, R. J. Influence of water deficit in acid invertase activity and apoplast environment in maize ovaries. In: Agronomy Abstracts. Madison, Wisconsin: ASA. 1991. p.136.

WESTGATE, M. E. Seed formation in maize during drought. In: BOOTE, K. J.; BENNETT, J. M.; SINCLAIR, T. R.; PAULSEN, G. M. (eds.) **Physiology and determination of crop yield.** Madison, Wisconsin. 1994.

WESTGATE, M. E.; THOMSON GRANT, D. Water deficits and reproduction in maize: Response of the reproductive tissue to water deficits at anthesis and mid-grain fill. **Plant Physiology.** v.91, p. 862-867, 1989.

WOLFE, D. W.; HENDERSON, D. W.; HSIAO, T. C.; ALVINO, A. Interactive water and nitrogen effects on senescence in maize. II. Photosynthesis decline and longevity of individual leaves. **Agronomy Journal.** v.80, p.865-870, 1988.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **The Biochemical Journal.** London. p.508-514. 1954.

ZINSELMEIER, C.; SCHUSSLER, J. R.; WESTGATE, M. E.; JONES, R. J. The effect of light environment and genotype on seed set at low water potential in maize. In: Agronomy Abstracts. Madison, Wisconsin: ASA. 1991. p.136.

ZINSELMEIER, C.; WESTGATE, M. E.; JONES, R. J. **Effect of water deficits on ovary growth and development in maize.** In: Agronomy Abstracts. Madison, Wisconsin: ASA. 1991. p.134.

ZINSELMEIER, C.; HABBEN, J. E.; WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Carbohydrate metabolism in setting and aborting and aborting maize ovaries. In: WESTGATE M. E., BOOTE, K. J. eds. **Physiology and modeling kernel in maize.** n. 29. Madison, Wisconsin: CSSA, p.1-3. 2000. (CSSA Special Publication)

APÊNDICE

Cálculo do volume ou massa de água a ser adicionado ao solo (do vaso).

A umidade do solo a base de peso seco é dada pela fórmula:

$$U = \frac{m_u - m_s}{m_s} \times 100 = \frac{m_a}{m_s} \times 100$$

onde: U = umidade do solo a base de peso (%)

m_u = massa do solo úmido (g)

m_s = massa do solo seco (g)

m_a = massa da água (g)

A densidade do solo é dada por : $d = \frac{m_a}{V_{\text{solo}}}$

onde: d = densidade (global ou aparente) do solo (g cm^{-3})

m_s = massa do solo seco (g)

V_{solo} = volume do solo (cm^3)

a umidade solo a base de volume é dada por: $q = U \times d$

onde: θ = umidade à base de volume (%)

U = umidade à base de peso (%)

d = densidade do solo (g cm^{-3})

Exemplo: se um solo LE possui umidade (U) inicial igual a 15% e capacidade de campo (CC) desse solo é 35% em volume, sendo a massa do solo no vaso igual a 18 Kg, então seu peso na capacidade de campo (m_{u-cc}) será:

Dados: $U_i = 15\%$

$m_u = 18.000 \text{ g}$

$\theta_{cc} = 35\% \text{ volume}$

A massa do solo dentro do vaso é: $m_s = \frac{100 \times m_u}{U + 100}$

$m_s = (100 \times 18000)/(15 + 100) \rightarrow m_s = 15652 \text{ g}$

O volume do solo dentro do vaso pode ser medido. Se o formato do vaso é um tronco de cone, o volume será:

$$V = \frac{p}{12} \times (D_b^2 + D_s^2 + \sqrt{D_b^2 + D_s^2}) \times h$$

onde: V = volume do solo dentro do vaso (cm³)

D_b = diâmetro da base do vaso (cm)

D_s = diâmetro da superfície do solo dentro do vaso (cm)

h = altura do solo dentro do vaso (cm)

Se D_b = 25 cm; D_s = 28 cm e h = 31.5 cm, então **V = 17.390 cm³**.

Então d = 15.652/17.390 = **0,90 g/cm³**.

A umidade U da capacidade de campo (U_{cc}) será então 35/0,90 = **38,9%** (base peso)

Então a massa do solo com a umidade na capacidade de campo (m_{u-cc}) poderá ser obtida através da inversão da primeira equação apresentada acima, ou seja:

$$m_{u-cc} = \frac{U_{cc} \times m_s}{100} + m_s$$

onde: m_{u-cc} = massa de solo na umidade da capacidade de campo (g);

U_{cc} = umidade do solo na capacidade de campo (% peso);

m_s = massa de solo seco (g).

Para o caso do exemplo, então: m_{u-cc} = [(38,9 x 15.652)/100] + 15.652

$$m_{u-cc} = 21.741 \text{ g} = \mathbf{21,74 \text{ g}}$$

Então, a quantidade de água a ser adicionada ao solo (m_a) no vaso para que este parta de uma umidade inicial (U_i) e atinja a capacidade de campo (U_{cc}) será:

$$m_a = 21,74 - 18,0 = \mathbf{3,74 \text{ kg ou litros de água}}$$