ASPECTOS DE CRESCIMENTO, NUTRIÇÃO E RELAÇÕES HÍDRICAS EM DOIS GENÓTIPOS DE MILHO (Zea mays L.) EM FUNÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO SOLO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de "Mestre".

> Orientador Pesq. PAULO CÉSAR MAGALHÃES

LAVRAS MINAS GERAIS - BRASIL 1997 Ficha Catalográfica preparada pela Seção de Classificação e Catalogação da Biblioteca Central da UFLA

Ferreira, Vilma Marques Aspectos de crescimento, nutrição e relações hidricas em dois geñótipos de milho (Zea Mays L.) em função da disponibilidade de água no solo / Lavras : UFLA, 1997. 100 p. : il. Orientador: Paulo César Magalhães. Dissertação (Mestrado) - UFLA. Bibliografia. 1. Milho - Nutrição mineral. 2. Adubação. 3. Relação hidrica. 4. Genótipo. 5. Crescimento. 6. Solo - disponibilidade de água. 7. Déficit hidrico. 8. Desempenho produtivo. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

VILMA MARQUES FERREIRA

ASPECTOS DE CRESCIMENTO, NUTRIÇÃO E RELAÇÕES HÍDRICAS EM DOIS GENÓTIPOS DE MILHO (*Zea mays* L.) EM FUNÇÃO DA DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO SOLO

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do curso de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de "Mestre".

APROVADA em 07 de março de 1997

Prof^a. Ph. D. Angela Maria Soares (examinadora) Pesq. Dr. Frederico Ozánan Machado Durães (texaminador) Pesq. Ph. D. Paulo César Magalhães (Orientador)

Toda a boa dádiva e todo o dom perfeito vem do alto, descendo do Pai das luzes, em quem não há mudança nem sombra de variação.

(Tiago 1.17)

Aos meus pais Antônio e Maria Olindina

Aos meus irmãos Robson, Núbia, Izabel, Júnia e Acsa

Ao meu esposo João

Ao meu filbo Lucos e

Aos meus sobrinhos Priscila. Evelyn, Tbierry, Mariana. Alexandre e Robson Filbo

DEDICO

À mana Edna.com gratidão

.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

A Deus pela dádiva da vida.

Aos meus pais, pelo amor, incentivo, apoio e compreensão em todos os momentos.

Ao meu irmão, pelo apoio em algumas deste caminho e às minhas irmãs pelo companheirismo, cumplicidade e alegre convívio, e em especial à Edna, pela sua grande ajuda, sem a qual o mestrado teria sido impossível.

Ao meu esposo por me transmitir tanta força e coragem e por estar sempre presente, mesmo quando distante.

Ao Lucas, filho adorável, pelo seu meigo sorriso, refrigério para a alma.

À Lucivane por sua grande amizade e força em todos os momentos.

Ao casal Paula e Aldo pela amizade e apoio nos momentos difíceis.

Aos amigos do curso: Márcia, Marlo, Vespasiano, André (in memorian), Marcel, Poliana, Josirley, Léo, Patrícia, Gidelma, Paulino, Jeferson, Ilka, Neudes e Anita pela agradável convivência.

Ao professor Kleymer Júlio Freire Coelho, da Universidade Federal da Paraíba, que com tanta propriedade me apresentou à Fisiologia Vegetal, pelo seu apoio e incentivo, essenciais para a minha formação profissional.

Ao pesquisador Paulo César Magalhães, pela orientação e valiosa amizade e pelo exemplo de otimismo e persistência.

Ao pesquisador Frederico O. M. Durães pelas valiosas sugestões e preciosa amizade.

À professora Angela Maria Soares, minha primeira orientadora, pelo apoio e incentivo no início do mesmo e pelo empenho de me deixar em boas mãos, quando da sua partida, e ainda pelas valiosas sugestões apresentadas.

Ao professor Luiz Edson Mota de Oliveira pelas sugestões apresentadas e agradável convívio.

Ao pesquisador Reinaldo L. Gomide pelo apoio e sugestões apresentadas.

Ao laboratorista do Laboratório de Fisiologia Vegetal do CNPMS, José Eduardo, pela inestimável ajuda na condução deste trabalho e pelo agradável convívio.

Aos técnicos Ronaldo Sousa e José Moreira e respectivas equipes de trabalho pela prestimosa ajuda na condução dos ensaios.

Ao estagiário Ubiraci, ao bolsista José Jorge e à laboratorista Edna pela indispensável contribuição na realização de parte deste trabalho.

A todos os professores do curso de Fisiologia Vegetal pelos ensinamentos, presteza e agradável convívio.

Ao secretário do curso, Izonel, e ao laboratorista Dartagnan, pela presteza e amizade.

À Universidade Federal de Lavras pela oportunidade de realização do curso.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo da Empresa de Pesquisa Agropecuária (CNPMS/EMBRAPA) pela opportunidade de realização da fase experimental deste trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	
RESUMO	
SUMMARY	
1 INTRODUÇÃO	
2 REFERENCIAL TEÓRICO	
2.1 Efeitos da deficiência hídrica em plantas	
2.1.1 Crescimento	
2.1.2 Fotossíntese	
2.1.3 Metabolismo do nitrogênio	
2.1.4 Absorção e translocação de nutrientes	
2.1.5 Produção e partição de matéria seca	
2.1.6 Reprodução	
2.2 Tolerância de plantas ao déficit hídrico	
3 MATERIAL E MÉTODOS	
3.1 Experimento 1	
3.1.1 Localização e condições edafoclimáticas	
3.1.2 Instalação do experimento	
3.1.3 Delineamento esperimental	
3.1.4 Variáveis avaliadas	
3.2 Experimento 2	
3.2.1 Localização e características da casa de vegetação e do solo	

3.2.2 Instalação e condução do experimento	• •
3.2.3 Tratamentos e delineamento experimental.	21
3.2.4 Variáveis avliadas	
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	25
4.1 Experimento 1	25
4.1.1 Área foliar, altura de plantas, matéria seca	25
4.1.2 Acúmulo e partição de nutrientes	
4.1.2.1 Macronutrientes	
4.1.2.2 Micronutrientes	
4.1.2.3 Elementos benéficos e alumínio	48
4.1.3 Produção de espigas e grãos	
4.2 Experimento 2	59
4.2.1 Potencial hídrico foliar	
4.2.2 Resistência estomática e transpiração	
4.2.3 Potencial osmótico	64
4.2.4 Área foliar, altura de plantas e diâmetro de colmo	
4.2.5 Produção e distribuição de matéria seca	
4.2.6 Acúmulo e partição de nutrientes	
4.2.6.1 Macronutrientes	
4.2.6.2 Micronutrientes	
4.2.7 Açúcares solúveis e prolina	
4.2.8 Enzimas do metabolismo do nitrogênio	
5 CONCLUSÕES	84
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	

LISTA DE FIGURAS

FIGURA Página
1 Temperaturas máximas e mínimas médias do ar e precipitação pluviométrica referentes ao período experimental
2 Curva de retenção de umidade do solo utilizado no experimento de casa de vegetação20
3 Temperaturas máximas e mínimas e umidade relativa mínima do ar do período experimental (experimento de casa de vegetação)
4 Área foliar dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração)
5 Proporção entre folhas verdes e secas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão. Supressão da irrigação aos 10 dias antes da floração (A), aos 15 (B), 30 (C)e 50 (D) dias após floração
6 Altura de plantas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração
7 Produção de matéria seca de pendão (A), colmo (B), internódio (C), folhas (D), espiga (E) e parte aérea total (F) de plantas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação no campo
8 Produção da palhada dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração)

LISTA DE TABELAS

.

TABELA Página
l Características químicas do solo. Valores representando a média de 9 amostragens15
2 Características químicas do solo utilizado no experimento de casa de vegetação18
3 Teores de nitrogênio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
4 Teores de fósforo em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
5 Teores de potássio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
6 Teores de cálcio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
7 Teores de magnésio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
8 Teores de enxofre em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
9 Teores de ferro em folhas, internódios basais às espigas, colmo e espigas de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação
10 Teores de boro em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação

RESUMO

FERREIRA, V. M. Aspectos de crescimento, nutrição e relações hídricas em dois genótipos de milho (Zea mays L.) em função da disponibilidade de água no solo. Lavras: UFLA, 1997. 103p. (Dissertação - Mestrado em Fisiologia Vegetal).*

A expressiva limitação da produtividade, imposta pela ocorrência constante de déficits hídricos no período de cultivo, tem levado à busca de genótipos mais tolerantes. Baseando-se nisso, avaliou-se o comportamento produtivo, no campo, de dois genótipos comerciais de milho: BR 2121 e BR 205, submetidos a diferentes épocas de supressão da irrigação no período reprodutivo e parcelamentos da adubação de cobertura de N e K. Além disso esses genótipos foram submetidos a déficits hídricos cíclicos em casa de vegetação, buscando-se identificar nos mesmos, possíveis mecanismos de tolerância à seca.

O experimento de campo foi conduzido utilizando-se um delineamento experimental em blocos completamente casualizados, com parcelas subdivididas. Os fatores estudados foram genótipos (2), épocas de supressão da irrigação (4) e parcelamentos da adubação de cobertura de Ne K (3). As épocas de supressão da irrigação foram: 10 dias antes da floração (DanF), 15, 30 e 50 dias após floração (DapF). A adubação de N e K consistiu na aplicação destes em fundação e parcelados nos estádios V8 e V12. As variáveis avaliadas neste experimento foram: área foliar, altura de plantas, acúmulo e distribuição de fitomassa seca da parte aérea, acúmulo e distribuição de nutrientes (macro e micro), sódio silício e alumínio e produtividade final.

^{*}Orientador: Paulo César Magalhães. Membros da banca: Angela Maria Soares e Frederico O. M. Durães.

No experimento de casa de vegetação o déficit hídrico foi induzido pelo aumento no intervalo entre irrigações. Os tratamentos foram assim definidos: irrigação diária (T1) e intervalos de 3, 5 e 7 dias entre irrigações (T3, T5 e T7). Neste experimento foram avaliados, semanalmente, o potencial hídrico foliar, a resistência estomática e a transpiração das folhas, sempre às 9:00h. Foi estimado o potencial osmótico a total turgor dos tratamentos T1 e T5, pelo método pressão-volume. Avaliou-se ainda as atividades das enzimas redutase do nitrato, glutamina sintetase e glutamato sintase dependente de ferredoxina, teor de prolina nas flolhas, produção de matéria seca, teor de açúcares solúveis totais nas folhas e colmos e teores de macro e micronutrientes.

No experimento de campo, o parcelamento da adubação não teve efeito sobre as variáveis estudadas. A supressão da irrigação aos 10 DanF reduziu a altura de plantas e área foliar do BR 205. A massa seca de espigas e parte aérea total e os teores de N e P nas folhas foram reduzidos em ambos os genótipos e os teores de Fe nas folhas e B em espigas aumentaram. A produção de grãos foi reduzida em 92 e 98% para os genótipos BR 2121 e BR 205, respectivamente, com a supressão da irrigação aos 10 DanF.

Para o experimento de casa de vegetação verificou-se que, com o aumento no intervalo entre irrigações houve redução do potencial hídrico e da transpiração e aumento da resistência estomática. O genótipo BR 205 apresentou variação no potencial osmótico foliar com a deficiência hídrica induzida por intervalo de 5 dias entre irrigações. A produção de fitomassa foi reduzida com o aumento no intervalo entre irrigações e as concentrações de N, P, K e Mg em ambos os genótipos, aumentaram. O teor de açúcares solúveis totais nas folhas de BR 205 aumentou com o aumento no intervalo entre irrigações, enquanto diminuiu no colmo. O teor de prolina aumentou com o déficit hídrico no genótipo BR 2121. A atividade da redutase do nitrato foi reduzida pelo déficit hídrico e aumentou, acima do controle, na recuperação do estresse. As atividades da GS e GOGAT não sofreram efeito dos tratamentos hídricos.

Uma maior sensibilidade estomática aliada a uma maior produção de raízes são atributos que podem ter contribuído para uma maior estabilidade produção no genótipo BR 2121. O ajustamento osmótico encontrado no BR 205 não foi suficiente para assegurar um melhor desempenho produtivo deste genótipo em condições de deficiência hídrica.

SUMMARY

ASPECTS OF GROWTH, NUTRITION AND WATER RELATIONS IN TWO MAIZE (Zea mays L.) GENOTYPES IN FUNCTION OF SOIL WATER AVAILABILITY.

The great limitation to production, imposed by water deficit during a crop season, has brought a search for genotypes more tolerant to drought. Based on that, it was evaluated the production behavior, at the field, of two comercial maize genotypes: BR 2121 and BR 205, which were submitted to differents timing of water deficits during the reproductive stage and splitting of N and K fertilization. Besides that, these genoypes were also submitted to water deficit in greenhouse regime, searching to identify possibles drought tolerance mechanisms.

The field experiment was carried out, using a randomized complete block design, with split plots. It were studied: genotypes (2), timing of irrigation deficit (4) and splitting of N and K fertilization (3). The timing of irrigation deficit were: 10 days before flowering (DBF), 15, 30 and 50 days after flowering (DAF). The fertilization with N and K consisted on the aplication in foundation (during planting time) and split during V8 and V12 stages. The variables evaluated in this experiment were: leaf area, plant height, dry matter accumulation of plants, storage and nutrient distribution (macro and micro) Na, Si and Al and finally grain production.

On the greenhouse experiment the water deficit was based on the increasing of interval among irrigations. The treatments were defined as: daily irrigation (T1) and intervals of 3, 5 and 7 days among irrigations (T3, T5 and T7). In this experiment were evaluated weekly, water potential (Ψ_w), stomatal resistance and leaf transpiration. The data were collected starting always at 9:00 A.M. It was estimated the leaf osmotic potential at full turgor of treatments by "pressure-volume" method. It was measured the activities of enzymes such as: nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS) and glutamate synthase ferredoxine dependent (Fd-GOGAT) and also

the proline content. It was evaluated the leaf area, plant height, stem diameter, dry matter, nutrients concentrations and total soluble sugars.

The results from field experiment showed that fertilization splitting did not have any effect on the variables studied. The effect of irrigation deficit at 10 DBF decreased the plant height and leaf area of BR 205. Moreover the ear dry matter, biomass production, N and P content of plants were reduced in both genotypes and the contents of Fe leaves and B in ears increased. Grain production was reduced up to 92% and 98% on the genotypesBR 2121 and BR 205, respectively.

The results from greenhouse experiment showed that increased of irrigation intervals reduced the Ψ_W and transpiration consequently increasing stomatal resistance. The BR 205 presented osmotic adjustment in the leaf in response to water deficit. The total biomass production was reduced with increasing irrigation intervals. On the other hand, were observed increased concentrations of N, P, Mg and K in both genotypes. The leaves total soluble sugars content of BR 205 increased with the increasing of irrigations intervals, whereas decreased in the stem. The proline content increased with water deficit in the genotype BR 2121. The RN activity was reduced by water deficits and increased, over the control, under stress recovery. The activities of GS and GOGAT was not affected by water treatments.

A great stomatal sensibility together with a great root proliferation are attributs which may have helped the genotype BR 2121 to yield more. The adjustment osmotic found in BR 205 was not sufficient to a good grain production under water deficit conditions.

1 INTRODUÇÃO

O milho (Zea mays L.) ocupa o primeiro lugar, em volume de produção, entre os cereais cultivados na América Latina, representando uma das principais fontes de calorias para os povos que aí vivem. No entanto, mesmo com a introdução de genótipos potencialmente produtivos nas últimas décadas, a produtividade nos países deste continente ainda é muito baixa quando comparada àquela dos países desenvolvidos.

A ocorrência de déficits hídricos tem sido apontada como a principal limitação para a produtividade das culturas (Boyer, 1982). A irrigação, um método tradicional para a solução deste problema, nem sempre é possível, devido aos riscos de degradação dos solos por salinização, pela qualidade do solo e água disponíveis, ou ainda por questões econômicofinanceiras. Sendo assim, não é surpreendente a constatação de que cerca de 95% das áreas cultivadas com milho nos trópicos são dependentes de chuvas (Dowswell, Paliwal e Cantrell, 1996), as quais são variáveis de estação a estação e mesmo quando em volume adequado, problemas de distribuição no tempo frequentemente levam a periodos de seca durante a estação de cultivo.

A busca de genótipos mais tolerantes ao estresse hídrico tem sido uma das principais formas de aumentar a produtividade. Estudos recentes têm demonstrado a utilidade de se conhecer os atributos fisiológicos que conferem produção superior sob tais condições (Boyer, 1996).

Este trabalho teve como objetivos: avaliar o desempenho produtivo dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205, submetidos a déficits hídricos em diferentes estádios do período reprodutivo e verificar a eficiência do parcelamento da adubação de nitrogênio e potássio, em

condições de campo; identificar possíveis mecanismos de tolerância à seca nos dois genótipos citados, em plantas cultivadas em casa de vegetação.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

O desenvolvimento do déficit hídrico leva a uma ampla faixa de respostas em plantas. Muitas destas respostas são secundárias surgindo como resultado de um processo primário diretamente afetado (Turner e Begg, 1981). A intensidade do dano vai depender da duração e severidade do estresse, do estádio de desenvolvimento e do genótipo utilizado (Kramer, 1983; Lorens, Bennett e Loggale, 1987). Dentre os vários processos fisiológicos afetados pelo déficit hídrico encontram-se o crescimento celular, a fotossintese, o metabolismo do N, a absorção e translocação de nutrientes e a produção e partição de matéria seca. As plantas, no entanto, apresentam mecanismos de defesa que lhes permitem sobreviver e produzir em ambientes hídricos adversos.

2.1 Efeitos da deficiência hídrica em plantas

2.1.1 Crescimento

Um dos primeiros e mais notáveis efeitos do déficit hídrico em plantas é a inibição da expansão celular, associada, quase sempre, à redução no potencial hídrico foliar. Este tem sido considerado um efeito puramente fisico associado à diminuição no turgor celular pela redução na quantidade de água da célula (Boyer, 1970a). Evidências mais recentes, entretanto, sugerem que o crescimento celular pode ser reduzido antes mesmo de qualquer mudança no estado hídrico da parte aérea, em resposta à secagem no solo (Davies, Tardieu e Trejo, 1994). Estes resultados têm sido interpretados via ação de um 'sinal químico' enviado das raízes para a parte aérea quando o déficit hídrico no solo começa a se desenvolver. A redução no alongamento celular resulta em

->

diminuição na área foliar (Hall, Lemcoff e Trapani, 1981; Sobrado, 1990), redução no alongamento caulinar (Westgate e Boyer, 1985b; NeSmith e Ritchie, 1992a) e de órgãos reprodutivos específicos, como é o caso do estilo-estigma em milho (Herrero e Johnson, 1981), o que finalmente afetará o desenvolvimento do potencial reprodutivo das culturas.

2.1.2 Fotossíntese

Além dos efeitos da deficiência hídrica sobre o desenvolvimento da área foliar e senescência das folhas, o estresse hídrico diminui a taxa fotossintética líquida por unidade de área foliar (Turner e Begg, 1981). Tem sido evidenciado que os déficits hídricos necessários para influenciar a taxa de fotossíntese líquida são usualmente maiores que aqueles necessários à redução na elongação foliar (Boyer, 1970a), no entanto, outros autores (Lange et al., 1971; Bunce, 1981; Gollan, Passioura e Munns, 1986) têm encontrado diminuição na taxa de assimilação de CO₂ nas folhas a moderados déficits hídricos, ou mesmo antes de qualquer mudança no estado hídrico foliar em resposta à seca na atmosfera ou no solo.

Um decréscimo na fotossíntese líquida é sempre simultâneo a uma diminuição na condutância estomática (Boyer, 1970b; Rawson, Turner e Begg, 1978) e na maioria das plantas a resposta imediata da taxa de fotossíntese líquida ao estresse hídrico parece ser devido ao fechamento estomático (Chaves, 1991; Turner e Begg, 1981). No entanto, quando o período de seca é longo, a desidratação é mais severa ou outros estresses são superimpostos podem ocorrer mudanças nas funções metabólicas (Kaiser, 1987) resultantes de alterações nas rotas bioquímicas e biofisicas da fotossíntese na folha (Boyer, 1970b).

Há inúmeros trabalhos sugerindo que a assimilação de carbono na folha pode ser limitada pelo fechamento estomático em resposta ao decréscimo no Ψ_W da planta, a chamada resposta hidráulica "feed-back" (Schulze e Hall, 1982) ou a um aumento na diferença do vapor de água entre a folha e o ar, uma resposta do tipo "feed forward" (Lange et al., 1971; Bunce, 1981). Evidências para efeitos da secagem do solo sobre a condutância estomática não mediadas por mudanças no estado hídrico da folha têm também sido relatadas (Blackman e Davies, 1985; Gollan, Passioura e Munns, 1986). Dai et al. (1992) estudando o controle fotossintético, em *Ricinus communis*, em resposta ao déficit de pressão de vapor (DPV) folha-ar atribuíram o efeito inibitório da baixa umidade sobre a fotossíntese nessa espécie, principalmente, mas não inteiramente, à baixa concentração de CO₂ na folha causada pelo fechamento estomático. Beadle et al. (1973) encontraram aumento na resistência estomática e do mesofilo ao CO₂ em uma estreita faixa de Ψ_W em milho, com simultâneo decréscimo na fotossíntese, entretanto, mudanças mais graduais, ocorreram em sorgo, com pouco ou nenhum aumento na resistência do mesofilo. Em trigo, Martin e Ruiz-Torres (1992) concluíram que as limitações impostas à taxa fotossintética, à concentração de CO₂ ambiente, deveram-se à redução na abertura estomática e atividade no ciclo de Calvin, mas não no transporte de elétrons/fotofosforilação.

Segundo Chaves (1991) a evidência da magnitude e duração da limitação mesofilica da fotossíntese sob seca é conflitante, em parte como um resultado das dificuldades metodológicas em se obter medidas diretas da fotossíntese no mesofilo.

Trabalhos quantificando a limitação não-estomática da fotossíntese, sob desidratação, por medidas diretas da capacidade fotossintética à CO_2 e irradiância saturantes têm mostrado que, em várias espécies, a fotossíntese do mesofilo é afetada somente a deficits hídricos altos, entre 50 e 70% do teor relativo de água (TRA) (Kaiser, Schroppell-Meier e Wirth, 1986; Kaiser, 1987; Cornic et al., 1989). No entanto, segundo Chaves (1991), resultados incorretos podem ser obtidos se a saturação de CO_2 não é atingida, levando a uma superestimativa da inibição não-estomática da fotossíntese sob condições de seca. Parece, entretanto, que uma desidratação imposta lentamente pode afetar a fotossíntese no mesofilo a TRAs mais altos que aqueles os quais inibem a capacidade fotossintética em um murchamento rápido (Chaves, 1991; Speer et al. citados por Chaves, 1991).

De acordo com Kaiser (1987), o decréscimo na atividade fotossintética ao nível de cloroplastos, o qual ocorre a TRAs entre 70 e 40%, é mais provavelmente o resultado de um efeito inibitório não específico do acúmulo de solutos na célula sobre as enzimas envolvidas na fixação de CO₂, como anteriormente sugerido por Hsiao (1973). Evidências para essa hipótese foram fornecidas por Kaiser (1982), mostrando que a capacidade fotossintética de tecidos foliares de várias espécies diminuíram a volumes similares das células do mesofilo. Este autor postulou então que a concentração de alguns solutos críticos deve ser o fator responsável pela

redução na fotossíntese. Em um outro trabalho, Kaiser, Schroppel-Meier e Wirth (1986) mostraram que entre os solutos encontrados no estroma, os ânions divalentes sulfato e fosfato parecem exercer o efeito mais crítico sobre as atividades enzimáticas no cloroplasto. Quick et al. (1989) encontraram aumento na razão triose P/Ribulose 1,5 bisfosfato, sob desidratação, sugerindo que a fase regenerativa do ciclo de Calvin foi afetada, certamente pela inibição de enzimas cloroplastídicas. Acidificação do estroma, a qual tem sido relatada ocorrer durante dessecação da folha (Berkowitz, Chen e Gibbs, 1983) deve também contribuir para a inibição enzimática. Mudanças nas propriedades da Rubisco nas folhas de plantas lentamente estressadas de diferentes espécies incluem não somente diminuição na ativação e atividade total da enzima mas também na sua concentração (Vu, Allen e Bowes, 1987; Vu e Yelenoski 1988; Speer et al. citados por Chaves, 1991).

As reações fotoquímicas e o transporte de elétrons não parecem ser muito afetados por baixos Ψ_W (Sharkey e Badger, 1982; Björkman e Powles, 1984; Genty, Briantais e Silva, 1987).

É notório, entretanto, que as perdas relatadas na atividade cloroplastídica não parecem estar associadas com uma perda na integridade estrutural do cloroplasto, mesmo sob severo estresse hídrico (Fellows e Boyer, 1976).

Assim, a notável resistência do aparato fotossintético à desidratação aparente em dados recentes (Kaiser, Schroppel-Meier e Wirth, 1986; Kaiser 1987; Cornic et al., 1989;) sugerem que a sobrevivência de plantas sob déficit hídrico resulta parcialmente da manutenção da total capacidade fotossintética pelas folhas, permitindo assim uma rápida recuperação após reidratação (Chaves, 1991).

2.1.3 Metabolismo do N

A observação de que o nitrato acumula-se em plantas sob deficiência hídrica e a descoberta de que a redutase do nitrato (RN) é importante para o metabolismo do N e crescimento das plantas levaram a estudos dos efeitos da seca sobre essa enzima (Hanway e Englehorn, citados por Sinha e Nicholas, 1981). Mattas e Pauli (1965), em um estudo onde o déficit hídrico foi induzido por cessar o fornecimento de água à plantas de milho, observaram que

o teor de nitrato nas plantas estressadas aumentou e a atividade da RN declinou concomitantemente. Younis et al. (1965) observaram que o estresse hídrico reduziu o teor de nitrato em plantas jovens de milho em um máximo de 25%, porém a atividade da RN foi reduzida por 48-63%. Estes estudos, porém não elucidaram a razão para a perda de atividade da enzima, embora esta pareceu ser um dos efeitos iniciais do déficit hídrico.

Huffaker et al. (1970), estudando o efeito do déficit hídrico sobre enzimas do metabolismo do carbono e do N em cevada, observaram que a RN foi mais sensível à seca que a redutase do nitrito (RNi) e as enzimas do metabolismo do carbono, PEPcase e Rubisco.

Bardzik et al. (1971) observaram que a atividade da RN não foi reduzida a zero em condições de deficiência hídrica, em plantas de milho, atingindo um estado estacionário, e que houve completa recuperação da atividade da enzima em 24h, após irrigação.

Em oposição à concepção de que a redução na atividade da RN em condições de deficiência hídrica era devido à injúrias na síntese da enzima, Shanner e Boyer (1976a; 1976b) sugeriram que a atividade da enzima em milho é regulada pelo fluxo de nitrato, o qual foi reduzido em plantas sob estresse hídrico, levando à diminuição na atividade da enzima. Um efeito mais direto do Ψ_W através do impedimento da formação de NADH foi proposto por Sinha et al. citados por Sinha e Nicholas (1981). É plausível supor que o fluxo de nitrato e a baixa produção de poder redutor, pela diminuição na atividade fotossintética, sejam fatores que se somam na redução da atividade da redutase do nitrato em plantas sob deficiência hídrica.

Com relação às enzimas do ciclo do glutamato (glutamina sintetase e glutamato sintase) e à glutamato desidrogenase (GDH), a literatura é escassa quanto a relatos do efeito do déficit hídrico sobre as mesmas, particularmente em plantas de milho.

2.1.4 Absorção e translocação de nutrientes

Quando há pouca disponibilidade de água no solo, os íons tornam-se menos móveis no solo porque os espaços aéreos substituem a água nos poros, entre as partículas do solo, levando a uma redução na absorção dos nutrientes minerais (Rye e Tinker citados por Chapin, 1991).

Segundo Pitman (1981) a redução na umidade do solo também afeta a concentração relativa de solutos no solo. Íons como cloreto ou nitrato os quais são pobremente adsorvidos nas partículas do solo, poderão aumentar em concentração, e portanto, haverá um aumento equivalente na concentração total de cátions, tais como, K⁺, Na⁺, Ca²⁺ e Mg²⁺. Íons que são fortemente adsorvidos ou em equilíbrio químico com sais insolúveis sofrerão poucas alterações em suas concentrações. Estas mudanças em concentração poderão afetar a absorção pelas plantas.

O influxo de ions para as células da raiz é muito menos sensível ao estresse que o transporte através da raiz para o xilema. Do mesmo modo, o transporte de ions no simplasto parece ser menos afetado que fora dele (Pitman, 1981).

Segundo Chapin (1991), entretanto, quando o suprimento de água restringe mais fortemente o crescimento que a absorção de nutrientes, uma maior concentração destes pode ser encontrada nos tecidos vegetais.

Frederick, Below e Hesketh (1990), quantificando os teores de N em plantas de milho irrigadas e não irrigadas, em três estádios do desenvolvimento reprodutivo (R1, R4 e R6), encontraram maiores quantidades desse nutriente em colmos de plantas irrigadas, expressas em gramas por planta. No entanto, em termos de concentração de N no tecido seco, observa-se valores superiores desse nutriente nos colmos das plantas estressadas para os dois últimos estádios de desenvolvimento. Schussler e Westgate (1991a) encontraram acúmulo de nitrogênio em colmos de plantas estressadas por suspensão da irrigação, o que atribuíram ao reduzido número de grãos o qual diminuiu o fluxo de N para as espigas em desenvolvimento.

2.1.5 Produção e partição de matéria seca

Quando a disponibilidade de água é limitada o tamanho da fonte é reduzido, as taxas fotossintéticas são mais baixas e o particionamento é alterado (Snyder e Carlson, 1984). A observação de que o crescimento das folhas e caule pode ser inibido a baixos Ψ_W apesar de completa manutenção do turgor nas regiões de crescimento (Michelena e Boyer, 1982; Nonami e Boyer, 1989) sugere que a inibição do crescimento pode ser metabolicamente regulada, possivelmente servindo como um papel adaptativo por restringir a área da superficie transpirante.

Esta hipótese levou a um interesse recente no envolvimento de um sinal não hidráulico das raízes (Davies e Zhang, 1991; Munns e Sharp, 1993). Em milho, Zhang e Davies (1990a,b) relataram que o aumento na concentração de ABA na seiva do xilema durante a secagem do solo poderia contribuir para a simultânea inibição do crescimento da folha, visto que uma relação similar entre ABA no xilema e crescimento da folha foi obtida quando ABA foi fornecido para as raízes de plantas bem irrigadas. Sharp e Davies (1979) encontraram um aumento líquido no crescimento radicular em plantas de milho sob deficiência hídrica, enquanto que o ABA foi responsável pela inibição diferenciada do crescimento radicular e da parte aérea em milho. Assim, o ABA parece desempenhar um papel fundamental no favorecimento da relação raiz/parte aérea frequentemente observada em plantas sob deficit hídrico (Sharp, Silk e Hsiao, 1988; Stasovski e Peterson, 1991; Snyder e Carlson, 1984).

2.1.6 Reprodução

Estádios reprodutivos iniciais são mais susceptíveis a perdas por limitação no suprimento de água que qualquer outro estádio do desenvolvimento em culturas reprodutivas (Claassen e Shaw,1970). Em milho, parte do problema é causado pela alta suscetibilidade do estilo-estigma à inibição do alongamento celular (Herrero e Johnson, 1981; Westgate e Boyer, 1985b). Esta suscetibilidade existe porque nestes tecidos as células se alongam excessivamente durante o desenvolvimento normal e o déficit hídrico pode impedir esse alongamento (Boyer, 1996). Perdas na atividade reprodutiva foram também relatadas por causa da esterilidade do megagametófito (Moss e Downey, 1971), assincronia floral do desenvolvimento (Herrero e Johnson, 1981), e estilo-estigmas não receptivos (Bassetti e Westgate, 1993) dependendo de quando a deficiência hídrica ocorreu. Quando gameta e desenvolvimento floral são normais e as plantas são polinizadas manualmente, falha reprodutiva pode ainda ser induzida por apenas poucos dias de falta de água (Westgate e Boyer, 1985b, 1986a). A perda é causada por parada irreversível no desenvolvimento do embrião (Westgate e Boyer, 1986b). Isto indica que, havendo o alongamento celular para um bom desenvolvimento floral, pode haver boa polinização e fertilização mesmo quando o déficit hídrico existe, No entanto, um completo bloqueio do

embrião pode ocorrer mesmo quando tudo tem sido normal até o tempo da divisão celular nos zigotos recém-formados (Boyer, 1996).

Westgate e Boyer (1985a) descobriram que o bloqueio no desenvolvimento do embrião foi correlacionado com baixas reservas fotossintéticas na planta mãe. Como a fotossíntese foi inibida durante o tratamento, a falta de reservas poderia ter causado a "desnutrição" do embrião. Schussler e Westgate (1991a, b) observaram que a absorção de açúcares foi menor em óvulos de milho isolados de plantas desidratadas, mesmo o teor de açúcares sendo alto, o que confirma que o fluxo de açúcares foi mais importante que o teor de açúcar do grão em desenvolvimento. Myers et al. (1990) mostraram uma inibição da divisão celular do endosperma em milho, quando altos níveis de ABA foram presentes 5 a 10 dias após fertilização.

Boyle, Boyer e Morgan (1991a) desenvolveram um sistema para alimentar caules com meio nutritivo completo para o crescimento do embrião. Isto permitiu que produtos fotossintéticos e outros sais e metabólitos fossem supridos às plantas a níveis normais sem reidratá-las (Boyle, Boyer e Morgan, 1991b). Os controles produziram bem, mas a deficiência hídrica por uns poucos dias virtualmente eliminou a produção de grãos por causa do aborto do embrião. A produção foi totalmente restaurada quando as plantas receberam infusão do meio de cultura a baixos potenciais hídricos. O fornecimento da mesma quantidade de água não mostrou efeito restaurativo. Entretanto, foi possível manter a reprodução por alimentar substâncias normalmente supridas pela planta mãe durante o desenvolvimento do embrião, o que indica que água suficiente foi disponível para os embriões tanto que a água sozinha não foi o fator limitante, e o crescimento do embrião foi bloqueado por alguma substância que a planta falhou em suprir (Boyle, Boyer e Morgan, 1991b). Assim as perdas reprodutivas parecem ser um problema bioquímico.

Posteriormente, Zinselmeier, Westgate e Jones (1995), em um experimento onde estabeleceram diferentes relações fonte-dreno, confirmaram a dependência do suprimento de fotoassimilados ao embrião pela fotossíntese em curso e descobriram que a substância limitante era a sacarose (Zinselmeier, Lauer e Boyer, 1995). Devido à sacarose ser a principal forma de translocação em milho, esta descoberta mostrou não somente que a falta de fotossintatos foi a causa do aborto do embrião mas também que houve um bloqueio na utilização de sacarose pelos

ovários (Zinselmeier et al. 1995). O aborto foi acompanhado por uma perda de amido, o qual é um produto do metabolismo da sacarose no ovário, e o amido retornou aos níveis do controle quando a sacarose foi suprida. Isto sugere que o bloqueio pode ter sido localizado entre o suprimento de sacarose para os ovários e a síntese de amido dentro dos ovários, embora haja uma possibilidade de que a degradação do amido esteja também envolvida (Boyer, 1996).

2.2 Tolerância de plantas ao déficit hídrico

Segundo Boyer (1996), plantas apresentando maior crescimento com limitado suprimento de água, são consideradas tolerantes à seca, independente de como o melhoramento ocorre ou se a eficiência no uso de água é afetada. Para Sojka, Stolzy e Fischer (1981), entretanto, a tolerância à seca é melhor definida como a habilidade para minimizar as perdas de produção na ausência de condições ótimas de disponibilidade de água no solo.

Os mecanismos de tolerância à seca em plantas são geralmente classificados em três grupos principais: escape à seca, conservação de água e tolerância à dessecação (Turner, 1986; Jones, 1992; Boyer, 1996), ou ainda, como mecanismos desenvolvimentais, morfológicos e fisiológicos de adaptação a déficits hídricos (Turner e Begg, 1981).

Espécies que têm a capacidade de completar o seu ciclo de desenvolvimento rapidamente, antes que a deficiência hídrica se estabeleça, ou que têm a habilidade para florescer e frutificar somente após um período de seca seguido por chuva, são consideradas possuir mecanismos de escape à seca (Boyer, 1996, Jones, 1992).

Segundo Ludlow e Muchow (1990) o desenvolvimento de variedades de curto ciclo traz beneficios onde o período chuvoso é razoavelmente previsível, porém em situações onde esse período é imprevisível, em anos melhores, a água potencialmente transpirável é mantida no solo e a produção é sacrificada.

Diversos atributos, tais como sistemas radiculares mais profundos e densos, maior ajuste estomático, cutículas espessas, presença de tricomas, redução no ângulo de abertura da folha, enrolamento foliar, dentre outros, conferem às plantas capacidade para adquirir mais ou perder menos água, espécies que possuem tais atributos são consideradas conservadoras de água. Enraizamento profundo provavelmente contribui para uma grande parte das diferenças em tolerância à seca entre espécies (Boyer, 1996). Esta característica é de maior beneficio em solos profundos que permitem a sua expressão. Existem diferenças genéticas na habilidade das raízes em penetrar as camadas profundas do solo (Boyer, Johnson e Saupe, 1980; O'Toole e Bland, 1987) e essas diferenças podem ser exploradas, trazendo beneficios à produtividade das culturas em ambientes onde a limitação hídrica é frequente (O'Toole e Bland, 1987).

Devido à limitada reserva de água nas folhas e à taxa potencial de transpiração, a regulação da abertura estomática para restringir os danos aos tecidos, como um resultado da desidratação, é de grande importância para as plantas. O fechamento estomático, é portanto, uma das primeiras linhas de defesa contra a dessecação (Chaves, 1991). As espécies diferem no papel desempenhado pelo funcionamento estomático em assegurar sucesso sob deficiência hídrica. Características determinadas geneticamente capacitam algumas espécies a sentir rapidamente os primeiros sinais de seca no ar (Jarvis, 1980) ou no solo. Nestas espécies o alto grau de controle estomático capacitam-nas a manter um alto Ψ_W por um prolongado período de seca, adiando a dessecação. O controle estomático representa então a principal fração da limitação total da fotossíntese e em genótipos bem adaptados uma maior eficiência no uso de água é geralmente observada (Osmond et al., 1987). Segundo Ludlow e Muchow (1990), alta sensibilidade estomática ao estado hídrico foliar é considerada um atributo desejável para culturas convivendo com limitação hídrica, pois além de reduzir a perda de água e diminuir a probabilidade de dessecação apresenta reversibilidade quando o estresse hídrico é dissipado. Laffray e Louguet (1990) descrevem que há uma faixa de potenciais hídricos foliares onde a condutância estomática é inafetada, abaixo de um dado potencial hídrico crítico a condutância estomática diminui de forma linear até chegar a zero. Este potencial hídrico crítico varia entre as espécies e pode representar adaptação ao estresse.

Crescimento foliar reduzido e acelerada senescência das folhas são respostas ao déficit hídrico que podem aumentar a sobrevivência das plantas por conservar água, no entanto podem ser prejudiciais à produtividade quando o deficit hídrico é superado (Ludlow e Muchow, 1990). O enrolamento foliar em resposta à deficiência hídrica tem sido comumente observado em gramíneas (O'Toole e Cruz, 1980) e reduz a transpiração das plantas levando a uma maior

.

economia de água (Parker, 1968). A capacidade para mudar o ângulo da folha ou a sua orientação durante estresse hídrico constitui-se numa adaptação morfológica ao déficit hídrico capacitando a planta para dissipar a radiação e assim evitar superaquecimento (Begg, 1980). Importância também têm sido dada à cutícula no favorecimento da economia de água nas plantas (Boyer 1996). Têm sido encontradas diferenças, dentro de espécies, na perda de água pelas folhas na sombra, ou durante deficits hídricos (Dubé et al., 1975) e tem sido proposto que essa variação poderia ser usada para selecionar genótipos com diminuída condutância quando os estômatos estão fechados, levando a uma economia substancial de água (Jordan et al., 1984; Sinclair e Ludlow, 1986).

A tolerância ao estresse hídrico usualmente envolve o desenvolvimento de baixos potenciais osmóticos, os quais caracterizam muitas espécies vegetais encontradas em ambientes mais áridos (Morgan, 1984). O ajustamento osmótico refere-se ao acúmulo de solutos em resposta ao deficit hídrico preferivelmente à concentração passiva de solutos que ocorre como uma consequência do decréscimo no teor de água das células (Turner, 1986). A significância do ajustamento osmótico é que ele ajuda a manter o turgor positivo quando o déficit hídrico se desenvolve (Turner e Jones, 1980). Isto capacita a planta a manter a expansão foliar e atividade fotossintética a níveis de estresse que não possibilitariam tais processos na ausência do ajustamento osmótico (Steponkus, Cutler e O'Toole, 1980). Entretanto, apesar da manutenção do turgor a manutenção do crescimento nem sempre é observada (Westgate e Boyer, 1985b). Os compostos envolvidos no ajustamento osmótico compreendem açúcares solúveis, K, ácidos orgânicos, cloreto e aminoácidos livres (Turner e Jones, 1980; Morgan, 1984; Ingram e Bartels, 1996). O nitrato, embora em menor grau, tem sido sugerido contribuir para o ajustamento osmótico (Morgan, 1984; Smirnoff e Stewart, 1985). Uma das mais importantes vantagens do ajustamento osmótico é que ele representa pouco custo metabólico para a planta (Boyer, 1996).

Existem numerosos relatos da ocorrência de ajustamento osmótico em resposta ao déficit hídrico em diferentes espécies, embora haja poucos estudos buscando variação dentro de uma mesma espécie (Morgan, 1984), entretanto, dos estudos que tem sido feitos comparando genótipos de uma mesma espécie, tem sido encontradas diferenças, quanto a esse caracter em sorgo (Wright, Smith e Morgan, 1983), trigo (Morgan, 1983), algodão (Karami, Krieg e Quisenberry, 1980) e milho (Premachandra et al. 1989, 1992). Em trigo, seleção por maior

ajustamento osmótico em condições de deficiência hídrica levou a produções superiores sob tais condições (Morgan, 1983). Em milho entretanto, apesar das diferenças genotípicas detectadas pelo grupo de Premachandra, a produtividade desses genótipos em condições de limitação hídrica não tem sido comparada.

Uma outra forma de tolerância à seca frequentemente citada na literatura é a tolerância protoplásmica à dessecação (Turner, 1986; Jones, 1992; Boyer, 1996). Segundo Boyer (1996), a tolerância à dessecação é virtualmente inexistente na maioria das espécies agrícolas exceto para sementes e pólen. Ingram e Bartels (1996), entretanto, consideram importante o estudo de tolerância à dessecação em espécies cultivadas e acreditam que através de intensivo melhoramento ou seleções *in vitro*, linhagens com diferentes graus de tolerância à seca podem ser obtidas. A tolerância à dessecação envolve a presença dos chamados 'solutos compatíveis', os quais preservam a integridade de proteínas (principalmente enzimáticas) e membranas celulares (Boyer, 1996; Ingram e Bartels, 1996), dentre os mais importantes encontram-se alguns açúcares especificos tais como sacarose (Ingram e Bartels, 1996), manitol, sorbitol, aminoácidos, especialmente prolina, e betaínas (Jones, 1992; Ingram e Bartels, 1996).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi constituido por dois experimentos, nos quais foram utilizados os genótipos comerciais de milho (Zea mays L.) BR 2121 e BR 205, tendo sido o 1° experimento em campo e o 2° em casa de vegetação.

Os genótipos BR 2121 e BR 205 foram desenvolvidos pelo Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (CNPMS/EMBRAPA). O genótipo BR 2121 é um híbrido duplo, precoce, que se encontra em fase de pré-lançamento. Seus grãos apresentam melhor qualidade protéica por apresentarem teores médios de lisina e triptofano maiores que os do milho comum em cerca de 50% (Guimarães et al. 1996). O genótipo BR 205 é um híbrido duplo, precoce, considerado tolerante ao alumínio e ao estresse hídrico.

3.1 Experimento 1

3.1.1 Localização e condições edafoclimáticas

O experimento foi realizado em área experimental do CNPMS/EMBRAPA localizado no município de Sete Lagoas-MG, situado a 19⁰ 08' de latitude sul, 44⁰ 15'de longitude oeste e 735 m de altitude. De acordo com a classificação climática de Koppen, o clima é do tipo Aw, ou seja, de savana com temperatura média do mês mais frio acima de 18^oC.

Os dados meteorológicos (temperaturas máximas e mínimas médias do ar e precipitação pluviométrica) do período experimental estão apresentados na Figura 1.

O solo utilizado é classificado como Latossolo Vermelho-Escuro álico, fase cerrado. Os dados médios das análises químicas de 9 amostragens coletadas no local encontramse na Tabela 1.

3.1.2 Instalação do experimento

Antes da semeadura foram realizados o preparo mecânico do solo e procedida uma adubação básica de N, P, K e Zn de acordo com a recomendação da análise do solo.

A semeadura foi realizada no dia 05 de junho de 1994 e a emergência final das plântulas ocorreu 10 dias depois. O espaçamento utilizado foi de 0,9m x 0.20m. A densidade populacional após o desbaste foi de 60 mil plantas por hectare.

3.1.3 Delineamento experimental

O delineamento experimental foi o de blocos casualizados com três repetições, com parcelas subsubdivididas. Os fatores estudados foram genótipo, parcelamento da adubação e supressão da irrigação, sob um esquema fatorial $2 \times 3 \times 4$. Os tratamentos de parcelamento foram assim definidos:

1 - 10 kg/ha de N e 90 kg/ha de K no plantio e 120 kg/ha de N no estádio V8*;

2- 10 kg/ha de N e 45 kg/ha de K no plantio, 120 kg/ha de N e 45 kg/ha de K no estádio V8;

3- 10 kg/ha de N e 30 kg/ha de K no plantio, 60 kg/ha de N e 30 kg/ha de K no estádio V8 e 60 kg/ha de N e 30 kg/ha de K no estádio V12.

^{*} Os estádios de desenvolvimento estão descritos em Ritchie et al. (1989). Segundo essa descrição os diferentes estádios do desenvolvimento vegetativo são identificadas pela letra V seguida por um numeral que representa o número de folhas completamente expandidas. Os estádios do desenvolvimento reprodutivo iniciam com o pendoamento (VT) e prosseguem com o embonecamento (R1), bolha d'água (R2), grão leitoso (R3), grão pastoso (R4), estádio de dente (R5) até à maturidade fisiológica (R6).

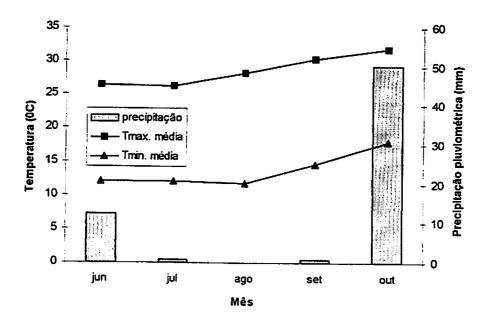


Figura 1. Temperaturas máximas e mínimas médias do ar e precipitação pluviométrica referentes ao período experimental (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Tabela 1. Características químicas do solo. Valores representando a média de 9 amostragens (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

,9
,12
,0
,81
,09
1,3
,0
,84
,0
, , , ,

A irrigação foi realizada por meio de aspersores setoriais sendo a quantidade de água adicionada ao solo baseada no consumo médio de água de plantas de milho. Os tratamentos de supressão da irrigação (SI) foram assim definidos:

1 - SI aos 10 dias antes da floração (DanF), identificada pela presença de encartuchamento;

2 - SI aos 15 dias após floração (DapF);

3 - SI aos 30 DapF;

4 - SI aos 50 DapF, o qual foi considerado como testemunha.

Cada parcela experimental teve a dimensão de 5,4m x 10m.

3.1.4 Variáveis avaliadas

Aos 30 DapF, foram coletadas aleatoriamente 3 plantas de cada repetição para amostragem de área foliar, número de folhas verdes e secas, altura de plantas, acúmulo e particionamento de matéria seca e acúmulo e particionamento de macro e micronutrientes, além de sódio, silício e alumínio nos tecidos vegetais. Para determinação da área foliar foi utilizado um integrador de área foliar da LICOR, modelo LI 3000. A altura de plantas foi determinada medindo-se a distância do colo ao ápice do pendão. As plantas foram divididas em folhas, caule, internódios basais à espiga, pendão e espigas, as quais foram levadas à estufa e secas a 70°C até peso constante, em seguida pesou-se para determinação da matéria seca. Após pesagem cada órgão foi moído, separadamente, para quantificação dos elementos minerais. A extração dos elementos foi realizada de acordo com Sarruge e Haaq (1974). O nitrogênio foi quantificado pelo método de MacroKjeldahl, o enxofre pelo método da turbidez de sulfato de bário e os demais nutrientes foram determinados por espectrometria de Emissão Plasma, ICP - modelo Shimedzu 1014.

Ao final do experimento, foram colhidas as duas primeiras fileiras centrais de cada parcela, correspondente à área útil de cada tratamento, para determinação da produção de espigas, produção de grãos, produção da palhada, índice de espiga e índice de colheita. Para a determinação da produção de espigas, retirou-se as palhas (brácteas) das mesmas e pesou-se. Já os grãos foram debulhados manualmente e pesados. Os resultados de peso de espigas e de grãos foram convertidos para kg/ha e a umidade dos grãos corrigida para 13,5%. A palhada compreende a parte aérea da planta da qual retirou-se as espigas, esta foi pesada e os resultados foram também convertidos para kg/ha. O índice de espigas foi calculado dividindo-se o valor correspondente ao número de espigas encontrado no estande pelo número total de plantas deste. O índice de colheita foi determinado pela divisão da matéria seca de grãos pela matéria seca total da parte aérea das plantas. Os grãos foram moídos para quantificação dos elementos químicos avaliados nos demais órgãos das plantas, como descrito no parágrafo anterior.

Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância e teste de médias (Tukey) utilizando-se o programa estatístico MSTAT-C desenvolvido na Universidade de Michigan (EUA).

3.2 Experimento 2

3.2.1 Localização e características da casa de vegetação e do solo

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, no CNPMS/EMBRAPA, Sete Lagoas - MG.

Foi utilizada uma casa de vegetação com cobertura plástica e sistema automático de umidificação e ventilação. Os ventiladores eram comandados por meio de um termostato, que foi regulado para 25°C. Dessa forma sempre que a temperatura no interior da casa de vegetação atingia 25°C, o sistema de ventilação era acionado. O sistema de umidificação mantinha o ambiente constantemente úmido, diminuindo a temperatura por resfriamento adiabático.

O solo utilizado foi retirado de uma camada superficial de aproximadamente 20 cm de Latossolo Vermelho-Escuro álico, fase cerrado. As características fisico-químicas e a curva de retenção de umidade do solo, baseadas nas análises realizadas nos Laboratórios de Física de Solos do CNPMS/EMBRAPA estão na Tabela 2 e Figura 2, respectivamente.

pH	5,8
H+Al (eq.mg/100cc)	3,2
Al (eq.mg/100cc)	. 0,0
Ca (eq.mg/100cc)	0,89
Mg (eq.mg/100cc)	0,85
K (ppm)	350,0
P (ppm)	25
Matéria Orgânica (%)	4,69
Saturação de Al (%)	0

Tabela 2. Características químicas do solo utilizado no experimento de casa de vegetação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

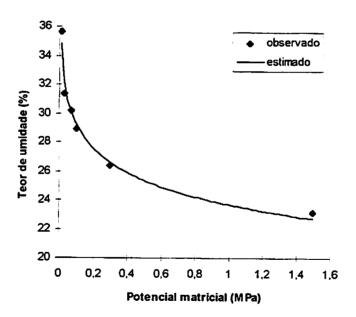


Figura 2. Curva de retenção de umidade do solo utilizado no experimento de casa de vegetação. (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

3.2.2 Instalação e condução do experimento

A semeadura foi realizada no dia 18 de janeiro de 1996, em vasos contendo 14,3 kg de solo, cuja umidade estava em torno de 22,65%, sobre uma camada de 1,5 kg de brita, utilizada para facilitar a drenagem da água. A emergência das plântulas ocorreu 5 dias após a semeadura (DAS). Aos 12 DAS foi feito o desbaste, deixando-se duas plantas por vaso.

A adubação de plantio (N, P, K e FTE) foi realizada de acordo com recomendação técnica baseada nos resultados das análises químicas do solo. Aplicou-se ainda carbonato de cálcio (p.a.) para correção da acidez do solo.

Quando as plantas atingiram o estádio V6 fez-se a 1ª adubação nitrogenada de cobertura e a 2ª foi realizada no estádio V10.

A temperatura e umidade relativa do ar no interior da casa de vegetação foram monitoradas, durante o período experimental, por meio de registro contínuo de um termohigrógrafo. Na Figura 3 encontram-se os dados de temperatura máxima e mínima do ar e umidade relativa mínima do período experimental. Apesar do sistema de refrigeração, observou-se temperaturas bastante altas. O déficit de pressão de vapor do ar foi calculado pela seguinte fórmula:

$$\mathbf{DPV} = \mathbf{e}_{a} - \mathbf{e}_{d}$$

Onde:

DPV = Deficit de pressão de vapor (KPa); $e_a = pressão de saturação de vapor = 0,618 \exp(\frac{17.27 \times T}{T + 237.3})$ T = temperatura do ar $e_d = pressão parcial de vapor = e_a \times U.R./100$

Segundo Jones (1992).

3.2.3 Tratamentos e delineamento experimental

Quando as plantas atingiram o estádio V3 todos os vasos foram pesados e colocados na capacidade de campo, iniciando-se a partir daí os tratamentos baseados em ciclos de pesagens e fornecimento de água, como identificados abaixo:

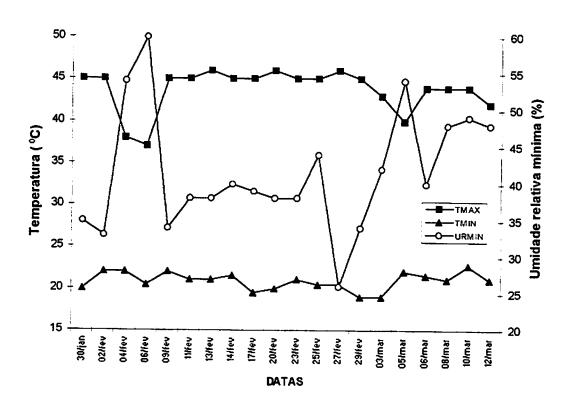


Figura 3. Temperatura máxima e mínima e umidade relativa mínima do ar do período experimental (experimento de casa de vegetação) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

T1 - Reposição diária da água evapotranspirada;

T₃ - Reposição da água evapotranspirada a cada três dias;

T₅ - Reposição da água evapotranspirada a cada cinco dias;

T7 - Reposição da água evapotranspirada a cada sete dias

As pesagens dos vasos foram realizadas utilizando-se uma balança digital eletrônica com capacidade máxima de 32.000 g e sensibilidade de 1g.

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, sob um esquema fatorial 2 x 4, com quatro repetições. Cada unidade experimental consistiu de um vaso contendo duas plantas.

3.2.4 Variáveis avaliadas

Semanalmente e em função da disponibilidade de folhas eram realizadas as medições de potencial hídrico (Ψ_w) com o uso da bomba de pressão (Scholander et al., 1965), sendo que a folha amostrada, em cada planta, foi sempre a primeira folha totalmente expandida, de cima para baixo. Imediatamente antes da coleta da folha eram realizadas as leituras de resistência estomática, transpiração, temperatura e umidade relativa da folha, com o uso de um porômetro (Steady State Porometer, LICOR-1600). Estas leituras eram sempre realizadas às 9:00h (horário solar) por ser este considerado um horário em que a abertura estomática não era limitada pela luz e condições atmosféricas.

Aos 49 dias após emergência, uma planta do tratamento T1 e uma do tratamento T5 foram amostradas para estimativa do potencial omótico. As plantas foram irrigadas até à saturação, no início da noite, mantidas na casa de vegetação e na manhã seguinte foram cobertas completamente com sacos plásticos e levadas ao Laboratório de Fisiologia Vegetal do CNPMS. Para a obtenção dos pares pressão-volume cortou-se a porção apical da primeira folha completamente expandida (de cima para baixo), esta foi inserida na câmara de pressão, determinado o seu potencial hídrico original e em seguida foram aplicadas sobrepressões por tempos pré-estabelecidos e coletada a seiva exudada com coletores confeccionados no próprio laboratório, a partir de papel de filtro e papel celofane, pré-pesados. Por meio desses procedimentos obteve-se os dados os quais foram plotados em gráficos para obtenção das curvas pressão-volume as quais apresentam uma porção linear cuja projeção no eixo das ordenadas dá a estimativa do inverso do potencial osmótico a total turgor (π_{100}) (Cutler, Shahan e Steponkus, 1979; Turner, 1988).

Quando as plantas completaram 51 dias de idade (início da floração), encerrou-se o experimento. Coletou-se a terceira folha totalmente expandida, de cima para baixo, de uma planta por repetição, para quantificação de atividade das enzimas redutase do nitrato (RN), glutamina sintetase (GS) e glutamato sintase dependente de ferredoxina (Fd-GOGAT) e teor de prolina. A atividade da RN foi realizada no mesmo dia da coleta. O material foi congelado a -80°C para as demais avaliações, feitas posteriormente. A atividade da RN foi medida segundo Lillo (1983), da GS segundo Stewart e Rhodes (1977) e a da Fd-GOGAT segundo Dougall (1974). O teor de prolina foi determinado segundo metodologia descrita por Bates, Waldren e Teare (1973).

Na colheita final, as plantas foram cortadas na região do colo, sendo então procedidas as seguintes medições: altura de plantas, (distância entre o colo da planta e final do pendão, ou na ausência deste, metade da última folha em lançamento), área foliar (utilizando-se a relação recomendada para o milho: A=Comprimento x Maior Largura x 0,75, segundo Francis, Rutger e Palmer, 1969), diâmetro de colmo e número de folhas. Para determinação do peso da fitomassa seca a parte aérea foi dividida em folhas e colmo e as raizes foram lavadas sobre peneira, em seguida o material foi posto para secar em estufa a 75 °C até peso constante. Após a determinação da fitomassa seca o material foi moído e procedeu-se as seguintes análises químicas: teor de N, P, K, Ca, Mg, S, Zn, B, Fe e Mn, conforme metodologia descrita para o experimento 1. Foram feitas ainda quantificações de açúcares solúveis totais nas folhas e colmo segundo Jones, Gengenbach e Cardwell (1981).

Os resultados obtidos foram submetidos a análise de variância e quando cabível (p<0.05) teste de médias (Tukey), com o auxílio do programa estatístico ESTAT, desenvolvido no Laboratório de Processamento de Dados da UNESP- Jaboticabal-SP.

Para as variáveis referentes a teor de nutrientes, em ambos os experimentos, adotou-se o critério de descartar aquelas que apresentaram coeficientes de variação (CVs) superiores a 50%.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Experimento 1

O parcelamento da adubação do nitrogênio e potássio não teve efeitos sobre as variáveis estudadas (dados não apresentados). Este resultado concorda com o trabalho de Coelho (1994), onde o mesmo relata que a baixa intensidade de nitrificação e de perdas por lixiviação nos perfis dos solos poderia explicar porque a aplicação parcelada de nitrogênio em duas ou mais vezes, para a cultura do milho, com doses variando de 60 a 120 kg/ha, não refletem em maiores produtividades, com relação a uma única aplicação na fase inicial. Já com relação às perdas de potássio por lixiviação, essas parecem ser mínimas em solos de textura média e argilosa. A dose aplicada também parece ter efeito sobre as perdas. Coelho e França (1994) verificaram que a lixiviação de potássio para as camadas inferiores do perfil do solo somente ocorreu com a aplicação de 120 kg de K₂O/ha no sulco de plantio. Galon, Baumgartner e Banzatto (1996) não encontraram efeitos do parcelamento da adubação potássica nos teores de nutrientes em folhas de milho utilizando uma dose de 120 kg/ha de K.

Portanto, na apresentação e discussão dos resultados serão considerados apenas os fatores genótipo e época de supressão da irrigação.

4.1.1 Área foliar, altura de plantas, matéria seca

Na Figura 4 observa-se a área foliar, por planta, dos genótipos estudados, em função do período de supressão da irrigação. Os genótipos apresentaram respostas diferenciadas

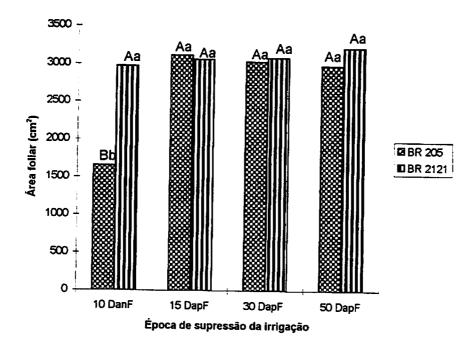


Figura 4. Área foliar dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração). Letras maiúsculas comparam épocas de supressão da irrigação dentro de genótipos e minúsculas genótipos dentro de épocas de supressão da irrigação, pelo teste Tukey, (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

quanto a essa variável. O genótipo BR 205 teve sua área foliar significativamente reduzida (p<0,05) quando ocorreu supressão da irrigação aos 10 DanF, enquanto que a área foliar do BR2121 foi praticamente inafetada pelos tratamentos de supressão da irrigação. A proporção entre folhas verdes e secas, aos 30 dias após floração, para os dois híbridos estudados, é vista na Figuras 5. Os resultados apresentados nesta figura são coerentes com aqueles de área foliar (Figura 4), uma vez que a área foliar determinada é a verde ou fotossintetizante.

A redução na área foliar é uma resposta comum em plantas de milho sob deficiência hídrica (Boyer, 1970a; Hall, Lemcoff e Trapani, 1981; Ludlow e Muchow, 1990; Sobrado, 1990) e é consequência da diminuição da expansão celular (Boyer, 1970a) e da acelerada senescência das folhas.

Diferenças genotípicas foram encontradas em plantas de milho, quanto ao grau de redução na área foliar, dependendo da época e duração do estresse (Sobrado, 1990). Em trigo um periodo de 10 dias de deficiência hídrica não foi suficiente para reduzir a área foliar da folha imediatamente inferior à folha bandeira (Rascio et al., 1990).

A redução da área foliar tende a aumentar a sobrevivência das plantas por conservar água, no entanto pode trazer prejuízos à produção em situações onde ocorre a dissipação do estresse. A manutenção da área foliar pode, portanto, melhorar a estabilidade da produção em situações de estresse intermitente (quando há alternância de períodos secos e úmidos), enquanto que o oposto pode ser verdadeiro em condições de estresse terminal, ou seja, quando este permanece até o final de ciclo da cultura (Ludlow e Muchow, 1990).

À semelhança da área foliar, a altura de plantas (Figura 6) foi mais reduzida no genótipo BR 205, quando houve supressão da irrigação aos 10 DanF. No genótipo BR 2121 a redução não foi estatisticamente significativa (p>0,05). Isso pode ser atribuído a uma já completa definição da altura de plantas desse genótipo quando da primeira época de supressão da irrigação, já que há evidências de que a elongação do caule é extremamente sensível à deficiência hídrica (NeSmith e Ritchie, 1992a; Westgate e Boyer, 1985a). Os dois genótipos não diferiram entre si quanto à altura de plantas, nas demais épocas de supressão da irrigação.

A matéria seca de pendão, colmo, internódio basal à espiga e folhas não apresentou reduções siginificativas com a supressão da irrigação (Figuras 7A, B, C, e D) em ambos os genótipos, aos 30 dias após floração. No entanto, o peso da matéria seca de espigas

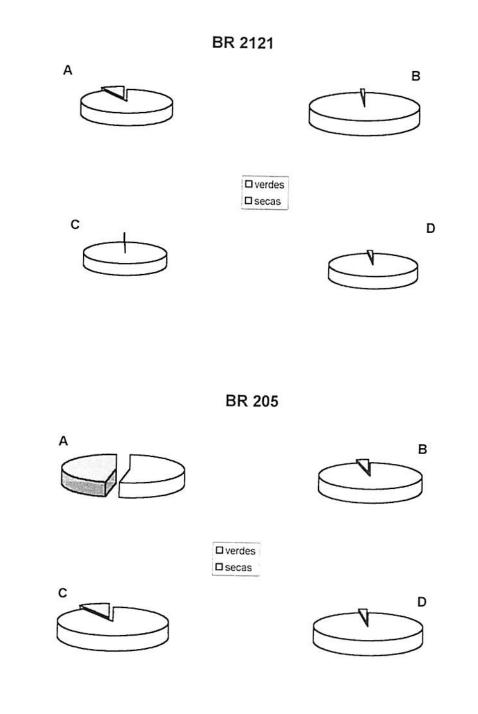


Figura 5. Proporção entre folhas verdes e secas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 aos 30 DapF, submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação: 10 dias antes da floração (A), 15 (B), 30 (C) e 50 (D) dias após floração (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

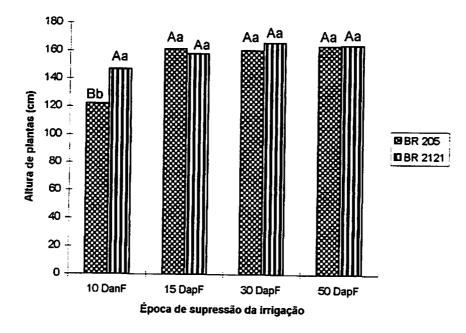


Figura 6. Altura de plantas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração). Letras maiúsculas comparam épocas de supressão da irrigação dentro de genótipos e minúsculas genótipos dentro de épocas de supressão da irrigação, pelo teste Tukey, (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

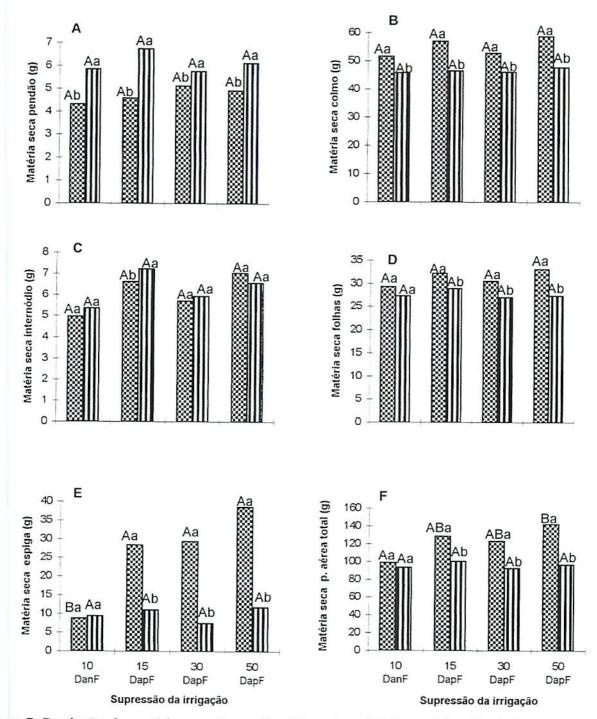


Figura 7. Produção de matéria seca de pendão (A), colmo (B), internódio (C), folhas (D), espiga (E) e parte aérea total (F) de plantas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração BR 20 BR 2121. Letras maiúsculas comparam épocas de supressão da irrigação dentro de genótipos e minúsculas genótipos dentro de épocas de supressão da irrigação, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

(Figura 7E) começou se diferenciar entre os tratamentos, no genótipo BR 205, contribuindo para as diferenças no peso da fitomassa total da parte aérea, neste genótipo (Figura 7F). No final dociclo da cultura, entretanto, a matéria seca da palhada (parte aérea menos espigas) foi significativamente diferente entre os tratamentos (Figura 8).

O déficit hídrico reduz a fotossíntese (Wilson, 1988; Chaves, 1991), o que resulta em uma diminuição no acúmulo de matéria seca. No entanto, dependendo das condições, no campo, muitas vezes, a longo prazo, o crescimento e desenvolvimento podem continuar satisfatoriamente em plantas não irrigadas (Hanson e Hitz, 1982), isto foi observado nos dados de matéria seca aos 30 DapF, onde diferenças no acúmulo de matéria seca, induzidas pela deficiência hídrica, foram observadas apenas em espigas em um dos genótipos (Figura 7E). No final do ciclo, entretanto, a progressiva senescência das folhas e a diminuição na taxa fotossintética, bem como o aumento na translocação de assimilados para os grãos, contribuíram para a redução no acúmulo, além de um "esgotamento" da fitomassa nos órgãos vegetativos, o que pode ser observado nos dados de produção da palhada (Figura 8).

4.1.2 Acúmulo e partição de nutrientes

Os teores de macronutrientes e micronutrientes, além de sódio, silício e alumínio em folhas, internódios basais às espigas, colmos, pendão, espigas e grãos dos genótipos estudados estão apresentados nas Tabelas 3 a 16.

4.1.2.1 Macronutrientes

Ambos os genótipos apresentaram redução nos teores foliares de N (Tabela 3) quando a supressão da irrigação ocorreu aos 10 DanF, diferindo (p<0,05) dos demais tratamentos. No genótipo BR 205 essa redução acarretou um teor médio de N inferior ao considerado adequado para folhas: 2,75% a 3,25%, segundo Barber e Olson, citados por Fornasieri Filho (1992). Nos internódios (Tabela 3) o teor de N foi reduzido pela supressão da irrigação aos 10 DanF, 15 e 30 DapF no genótipo BR 2121, enquanto que no genótipo BR 205 a supressão da irrigação aos 10 DanF provocou um acúmulo de N superior àquele dos demais

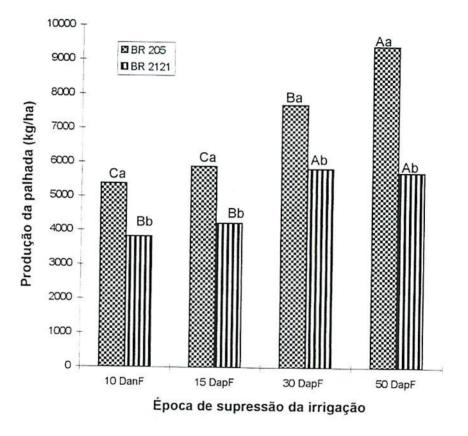


Figura 8. Produção da palhada dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração). Letras maiúsculas comparam épocas de supressão da irrigação dentro de genótipos e minúsculas genótipos dentro de épocas de supressão da irrigação, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

tratamentos. Não houve efeito dos tratamentos hídricos sobre os teores de N no colmo e pendão (Tabela 3), para os dois híbridos de milho. Na espiga (Tabela 3) o teor de N foi reduzido apenas em um dos genótipos (BR 2121) quando houve supressão da irrigação aos 10 DanF, sendo que este diferiu apenas do tratamento de supressão da irrigação aos 30 DapF. Nos grãos (Tabela 3) houve um padrão distinto de comportamento entre os genótipos quanto ao efeito das épocas de supressão da irrigação: houve uma redução do teor médio de N com a supressão da irrigação aos 10 DanF no genótipo BR 2121, porém a supressão da irrigação aos 15 e 30 DapF proporcionou teores mais altos desse nutriente nos grãos; no genótipo BR 205 houve acúmulo de N nos grãos com a SI aos 10 DanF o qual não diferiu da testemunha, porém foi superior aos demais tratamentos. Em todos os órgãos estudados, com excessão de internódios no tratamento de SI aos 10 DanF, os teores de N foram superiores no genótipo BR 2121.

Diminuições nos teores foliares de N têm sido encontradas em uma série de experimentos com plantas de milho submetidas à deficiência hídrica (Frederick, Bellow e Hesketh, 1990; Schussler e Westgate, 1991a; Schussler e Westgate, 1991b; Westgate, 1994; Schussler e Westgate, 1994). Isto ocorre tanto por inibição na absorção e redução de N, como pelo aumento na proporção de N remobilizado das folhas, no período de enchimento dos grãos (Westgate, 1994).

A diminuição dos teores de N nos internódios do genótipo BR 2121 também pode ser explicada pelos fatores já mencionados, no entanto o acúmulo ocorrido nos internódios do genótipo BR 205 pode indicar um efeito depressivo do estresse hídrico sobre o transporte (remobilização) desse nutriente dos internódios para os grãos, bem como uma diminuição na força do dreno, pela maior redução na produção de grãos nesse genótipo.

Nos pendões os teores de N apresentaram valores elevados, semelhantes aos de folhas para o genótipo BR 2121, e mantiveram-se constantes com a supressão da irrigação. Provavelmente não houve limitação hídrica para a formação desses órgãos (Figura 7-A), e certamente o suprimento de N para os mesmos não foi comprometido. Além disso, é razoável supor que não houve remobilização expressiva de N destes órgãos para outros, formados posteriormente.

Os teores de N em espigas e grãos (Tabela 3) foram significativamente reduzidos, com a SI aos 10 DanF, no genótipo BR 2121. No BR 205 não houve redução nos teores de N em

33

Tabela 3. Teores de nitrogênio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI ¹	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
				0	%		
BR 2121	10 DanF ²	2,16 A	0,87 A	0,81 A	2,53 A	1,56 A	1,77 A
	15 DapF ³	2,50 B	0,87 A	0,81 A	2,73 A	1,90 AB	1,91 B
	30 DapF	2,52 B	0,81 A	0,80 A	2,65 A	2,02 B	1,93 B
	50 DapF	2,56 B	0,91 B	0,85 A	2,50 A	1,91 AB	1,81 C
	Média	2,43 a	0,86 a	0,82 a	2,60 a	1,85 a	1,86 a
BR 205	10 DanF	1,43 A	0,93 A	0,74 A	1,45 A	1,57 A	1,69 A
	15 DapF	2,44 B	0,66 B	0,64 A	1,47 A	1,34 A	1,55 B
	30 DapF	2,33 B	0,74 B	0,66 A	1,67 A	1,30 A	1,59 B
	50 DapF	2,45 B	0,71 B	0,62 A	1,20 A [.]	1,20 A	1,61 AB
	Média	2,16 b	0,76 a	0,66 b	1,45 b	1,35 b	1,61 b
CV(%)		10,4	17,2	20,6	21,0	19,0	8,9

¹=Supressão da irrigação

²=Dias antes da floração.

³=Dias após floração.

espigas, com os tratamentos de supressão da irrigação, enquanto que nos grãos a SI aos 10 DanF, provocou acúmulo de N superior aos tratamentos de SI aos 15 e 30 DapF.

Quando o estresse hídrico reduz drasticamente a produção de grãos, o N pode se acumular nos grãos remanescentes levando a um aumento na concentração desse nutriente nos mesmos. Sendo assim, a disponibilidade de N para os grãos não é considerado um fator limitante para a produção sob tais condições (Schussler e Westgate, 1991a).

Os teores de P na folha (Tabela 4) foram reduzidos em ambos os genótipos quando houve supressão da irrigação aos 10 DanF, sendo que no BR 2121 esse tratamento diferiu apenas da testemunha, enquanto que no BR 205 diferiu dos demais tratamentos. Nos internódios, colmo e pendão (Tabela 4) não houve efeito dos tratamentos de deficiência hídrica sobre os teores de fósforo. A concentração desse elemento no pendão foi superior à dos órgãos vegetativos. O genótipo BR 2121 teve seus teores de fósforo afetados pela época de supressão da irrigação tanto nas espigas como nos grãos, enquanto que nesses órgãos não houve efeito da deficiência hídrica para o genótipo BR 205.

Os teores de fósforo nas folhas dos dois genótipos estudados apresentaram-se inferiores àqueles considerados adequados: 0,3 a 0,5% para plantas cultivadas, segundo Marschner (1995); 0,25 a 0,35% em folhas de plantas de milho em fase de embonecamento, segundo Barber e Olson, citados por Fornasieri Filho (1992). Uma importante consequência da deficiência do fósforo para as relações hídricas das plantas parece ser a redução na condutividade hidráulica da raiz (Radin, 1990).

De modo geral a deficiência hídrica diminuiu o teor de fósforo nas plantas dos genótipos estudados, porém no genótipo BR 205 a redução se refletiu apenas nas folhas. No pendão, colmo e internódios do genótipo BR 2121 os teores de fósforo também mantiveram-se independentes da época de supressão da irrigação. Uma estratégia que as plantas poderiam utilizar para aquisição desse nutriente nos tratamentos onde houve supressão da irrigação prematuramente, é a absorção nas camadas mais profundas do solo onde a umidade provavelmente era mais elevada (Marschner, 1995; Fleige et al. citados por Marschner 1995). Um outro aspecto a ser considerado é que mais de 50% do acúmulo de fósforo em plantas de milho ocorre após o pendoamento (Flannery, 1987) e ocorrências de chuvas no final do ciclo (Figura 1) podem ter contribuído para a absorção de fósforo pelas plantas de milho.

Tabela 4. Teores de fósforo em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
				0/	/ ₀		
BR 2121	10 DanF	0,13 A	0,06 A	0,04 A	0,25 A	0,18 A	0,24 A
	15 DapF	0,15 AB	0,05 A	0,04 A	0,26 A	0,18 A	0,37 B
	30 DapF	0,16 AB	0,05 A	0,04 A	0,27 A	0,22 AB	0,45 B
	50 DapF	0,17 B	0,06 A	0,05 A	0,26 A	0,23 B	0,34 AB
	Média	0,15 a	0,05 a	0,04 a	0,26 a	0,20 a	0,35 a
BR 205	10 DanF	0,07 A	0,05 A	0,03 A	0,11 A	0,14 A	0,29 A
	15 DapF	0,16 B	0,05 A	0,04 A	0,14 A	0,16 A	0,33 A
	30 DapF	0,14 B	0,05 A	0,04 A	0,15 A	0,15 A	0,35 A
	50 DapF	0,16 B	0,04 A	0,04 A	0,13 A	0,14 A	0,34 A
	Média	0,13 a	0,05 a	0,04 b	0,13 b	0,15 b	0,33 a
CV(%)		17,9	27,0	27,4	22,0	20,01	26,9

Redução nos teores de fósforo na folha, em plantas de milho sob deficiência hídrica na fase vegetativa e em condições de campo, foram encontrados por Premachandra et al. (1989), no entanto, quando houve interação entre disponibilidade de água e doses de N, os teores de P nesse órgão foram inferiores nas plantas sob deficiência hídrica apenas nos tratamentos que receberam doses mais elevadas de N (150 e 300 kg N/ha) (Premachandra et al., 1990). Em experimento de casa de vegetação houve respostas diferenciadas entre os genótipos testados quanto ao efeito do deficit hídrico no teor de P na folha (Premachandra et al., 1992).

O genótipo BR 205 apresentou teores foliares de K (Tabela 5) semelhantes entre o tratamento de supressão da irrigação aos 10 DanF e os demais tratamentos, porém a supressão da irrigação aos 15 DapF reduziu os teores desse nutriente em comparação com a supressão aos 30 e 50 DapF. No genótipo BR 205 não houve diferença significativa entre os tratamentos de supressão da irrigação para os teores foliares de K. Nos internódios, colmo e pendão (Tabela 5) do genótipo BR 2121 não houve efeitos da SI sobre os teores desse nutriente, esse genótipo, porém, apresentou reduções dos teores de K na espiga e grãos com os tratamentos de SI. O genótipo BR 205, de modo diferente, apresentou redução nos teores de K nos internódios com a SI aos 10 DanF, já nos demais órgãos não houve efeito da SI sobre a concentração desse nutriente.

Grande parte da absorção de K em plantas de milho ocorre até o pendoamento (Flannery, 1987), época em que houve pouca limitação hídrica para as plantas.

Premachandra et al. (1989) encontraram teores mais elevados de K na folha de plantas de milho sob deficiência hídrica quando a duração da suspensão da irrigação foi de 10 dias, quando esse período foi prolongado para 20 dias a diferença entre os tratamentos não foi significativa. Sharp, Hsiao e Silk (1990) afirmaram que ions K constituem uma principal fração do 'pool' de solutos em regiões de crescimento a altos potenciais hídricos, porém em tecidos osmoticamente ajustados aumentos na concentração de K são usualmente pequenos.

Os teores foliares de cálcio (Tabela 6) não sofreram efeito dos tratamentos hídricos no genótipo BR 2121. No genótipo BR 205 houve diferença significativa para essa variável entre os tratamentos de supressão da irrigação aos 10 DanF e 50 DapF. Nos internódios e colmo (Tabela 6), em ambos os genótipos, os teores de cálcio não foram afetados pela SI. No pendão e

Tabela 5. Teores de potássio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
					%		
BR 2121	10 DanF	2,11 AB	0,97 A	0,99 A	1,24 A	1,31 A	0,50 A
	15 DapF	1,85 B	1,12 A	1,05 A	1,21 A	1,39 AB	0,60 AB
	30 DapF	2,19 A	1,16 A	1,18 A	1,32 A	1,73 B	0,65 B
	50 DapF	2,18 A	1,17 A	1,18 A	1,19 A	1,69 B	0,53 AB
	Média	2,08 a	1,11 a	1,10 a	1,26 a	1,53 a	0,57 a
BR 205	10 DanF	1,82	0,76 A	0,85 A	1,07 A	1,09 A	0,50 A
	15 DapF	1,82	0,96 AB	1,06 A	1,16 A	1,23 A	0,54 A
	30 DapF	1,91	1,05 B	1,11 A	1,23 A	1,24 A	0,54 A
	50 DapF	1,74	0,91 AB	0,88 A	1,07 A	1,12 A	0,52 A
	Média	1,83 b	0,92 a	0,98 a	1,13 b	1,18 b	0,53 a
CV (%)		12,1	20,9	30,7	15,2	20,1	19,4

Tabela 6. Teores de cálcio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
				9	/		
BR 2121	10 DanF	0,66 A	0,22 A	0,25 A	0,17 A	0,11 A	0,01 A
	15 DapF	0,63 A	0,19 A	0,20 A	0,18 A	0,10 A	0,01 A
	30 DapF	0,70 A	0,22 A	0,24 A	0,20 A	0,12 A	0,01 A
	50 DapF	0,72 A	0,22 A	0,23 A	0,23 A	0,12 A	0,01 A
	Média	0,68 a	0,21 a	0,23 a	0,20 a	0,12 a	0,01a
BR 205	10 DanF	0,73 A	0,24 A	0,28 A	0,20 A	0,16 A	0,009 A
	15 DapF	0,88 AB	0,20 A	0,23 A	0,33 AB	0,11 B	0,010 A
	30 DapF	0,92 AB	0,24 A	0,26 A	0,35 B	0,11 B	0,008 A
	50 DapF	0,98 B	0,22 A	0,25 A	0,43 B	0,11 B	0,008 A
	Média	0,88 b	0,23 a	0,26 b	0,33 b	0,12 b	0,009 b
CV (%)		20,5	22,3	21,1	39,7	26,5	25,9

espigas (Tabela 6), apenas o genótipo BR 205 apresentou reduções nos teores de cálcio em função da SI e em grãos (Tabela 6) a concentração de Ca não sofreu influência da SI.

Os teores de cálcio nos órgãos vegetativos se mantiveram dentro do limite adequado para plantas de milho (Islam, Asher e Edwards, 1987). De modo geral, o genótipo BR 205 apresentou teores superiores desse nutriente.

É comum encontrar reduções nos teores de cálcio quando há limitação da disponibilidade hídrica já que a quantidade desse elemento em um determinado órgão da planta depende grandemente da corrente transpiratória, devido ao seu transporte essencialmente xilemático (Marschner, 1995). Não foi encontrado relato na literatura sobre a absorção de cálcio das camadas mais profundas do solo, embora seja possível que isso tenha acontecido. Uma abordagem feita por Pitman (1981) refere-se ao aumento da concentração relativa de cátions, incluindo o cálcio, na solução do solo, com a redução na umidade deste, que pode, consequentemente, afetar a absorção desse nutriente pelas plantas.

Premachandra et al. (1989) trabalhando com oito genótipos de milho, em um experimento de campo encontraram respostas diferenciadas destes ao déficit hídrico com relação à concentração de cálcio no suco celular de folhas, alguns apresentaram redução na concentração, porém o aumento foi a resposta mais freqüente. Porém os mesmos autores, em um outro trabalho (Premachandra et al., 1990) verificaram qua a concentração desse nutriente no tecido seco não diferiu entre plantas estressadas por supressão da irrigação e não estressadas. Em um experimento de casa de vegetação, (Premachandra et al., 1992), novamente as respostas quanto à concentração de cálcio no suco celular em plantas cultivadas em três diferentes níveis de água no solo diferiu entre os genótipos estudados. Esses autores consideraram o cálcio como um soluto osmótico importante em plantas de milho.

O magnésio não teve seus teores foliares, de colmo e de espiga (Tabela 7) significativamente afetados pelos tratamentos de supressão da irrigação, em qualquer dos genótipos estudados. Os teores desse nutriente foram reduzidos nos internódios e pendão do BR 205 e nos grãos do BR 2121, com a SI aos 10 DanF (Tabela 7).

A redução nos teores de magnésio no genótipo BR 205 não se refletiu nos grãos levando à suposição de que a sua translocação não foi afetada nesse genótipo, o inverso porém aconteceu em BR 2121 que manteve seus teores inafetados em todos os órgãos com exceção dos

Tabela 7. Teores de magnésio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
				9	/o		
BR 2121	10 DanF	0,23 A	0,16 A	0,18 A	0,17 A	0,13 A	0,12 A
	15 DapF	0,24 A	0,17 A	0,18 A	0,17 A	0,14 A	0,17 BC
	30 DapF	0,24 A	0,17 A	0,18 A	0,18 A	0,16 A	0,20 C
	50 DapF	0,26 A	0,17 A	0,19 A	0,19 A	0,16 A	0,16 AB
	Média	0,24 a	0,17 a	0,18 a	0,18 a	0,15 a	0,16 a
BR 205	10 DanF	0,27 A	0,15 A	0,18 A	0,17 A	0,14 A	0,12 A
	15 DapF	0,32 A	0,17 B	0,20 A	0,28 B	0,14 A	0,14 A
	30 DapF	0,31 A	0,17 B	0,20 A	0,25 B	0,14 A	0,16 A
	50 DapF	0,31 A	0,17 B	0,19 A	0,27 B	0,13 A	0,15 A
	Média	0,30 b	0,16 a	0,19 a	0,24 b	0,14 a	0,14 a
CV (%)		23,1	22,3	25,5	13,8	17,6	24,0

grãos. A redução não só desse elemento, como também de outros, nos grãos, no genótipo BR 2121, permite inferir que a translocação de nutrientes foi mais afetada pela deficiência hídrica nesse genótipo do que no BR 205.

De modo geral, os teores de magnésio encontrados nesse experimento estão dentro do limite satisfatório para o crescimento de plantas (Marschner, 1995) e particularmente de plantas de milho (Barber e Olson, citados por Fornasieri Filho 1992), embora os teores de magnésio nos grãos de BR 205 sejam inferiores aos encontrados por Hiroce, Furlani e Lima (1989).

Premachandra et al. (1989, 1990) encontraram concentrações superiores de magnésio no suco celular de folhas de plantas de milho estressadas, cultivadas em condições de campo. Resultados semelhantes foram encontrados por esses autores em casa de vegetação (Premachandra et al. 1992).

Os teores de enxofre foram reduzidos pela supressão da irrigação em folhas e colmos (Tabela 8) do genótipo BR 205 pela SI aos 10 DanF e em espigas (Tabela 8) do genótipo BR 2121 a SI aos 10 DanF proporcionou os mais baixos teores desse nutriente diferindo, porém, apenas da SI aos 15 DapF. Nos grãos (Tabela 8) os teores de enxofre se mantiveram constantes, com os tratamentos hídricos, embora muito baixos (comparando-se aos valores encontrados por Hiroce, Furlani e Lima, 1989).

O enxofre parece ser de grande importância para o balanço hídrico das plantas. A interrupção no seu suprimento levou à redução na condutividade hidráulica da raiz e abertura estomática em plantas de cevada (Karmoker et al. 1991).

4.1.2.2 Micronutrientes

Os teores foliares de Fe (Tabela 9) apresentaram níveis tóxicos, segundo Marschner (1995) e Yamauchi (1989), em ambos os genótipos, sendo agravados no tratamento de SI aos 10 DanF. Nos internódios (Tabela 9) apenas no genótipo BR 205 os teores de ferro foram afetados pela SI. No colmo e espiga (Tabela 9) não houve efeito da época de SI sobre os teores de ferro.

Tabela 8. Teores de enxofre em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
				%	, 		
HD 92	10 DanF	0,13 A	0,05 A	0,05 A	0,14 A	0,09 A	0,09 A
	15 DapF	0,16 A	0,06 A	0,06 A	0,15 A	0,11 B	0,09 A
	30 DapF	0,14 A	0,06 A	0,06 A	0,14 A	0,11 AB	0,09 A
	50 DapF	0,13 A	0,06 A	0,06A	0,14 A	0,10 AB	0,09 A
	Média	0,14 a	0,06 a	0,06 a	0,14 a	0,10 a	0,09 a
BR 205	10 DanF	0,16 A	0,09 A	0,08 A	0,14 A	0,12 A	0,08 A
	15 DapF	0,18 AB	0,08 A	0,09 AB	0,15 A	0,12 A	0,07 A
	30 DapF	0,18 AB	0,09 A	0,08 AB	0,15 A	0,12 A	0,07 A
	50 DapF	0,21 B	0,09 A	0,09 B	0,16 A	0,12 A	0,08 A
	Média	0,18 b	0,09 b	0,08 b	0,15 a	0,12 b	0,08 b
CV(%)		14,1	12,4	12,4	13,2	11,5	11,9

Tabela 9. Teores de ferro em folhas, internódios basais às espigas, colmo e espigas de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	espigas
			μg/s	3	
BR 2121	10 DanF	1489,88 A	277,95 A	166,03 A	195,21 A
	15 DapF	693,86 B	296,27 A	229,37 A	206,34 A
	30 DapF	691,62 B	304,78 A	242,02 A	200,66 A
	50 DapF	849,86 B	312,60 A	232,28 A	222,24 A
	Média	931,31 a	297,90 a	217,42 a	206,11 a
BR 205	10 DanF	1936,31 A	271,31 AB	264,50 A	225,56 A
	15 DapF	1441,67 AB	269,37 AB	204,75 A	191,56 A
	30 DapF	1295,09 B	418,79 A	258,20 A	231,92 A
	50 DapF	1763,89 AB	207,30 B	192,23 A	201,56 A
	Média	1609,24 b	291,69 a	229,92 a	212,65 a
CV (%)		39,1	40,4	30,6	44,5

Os altos teores de ferro encontrados discordam com a maioria dos relatos encontrados na literatura, já que teores tóxicos de ferro em tecidos vegetais são frequentemente associados a cultivos inundados (Foy, Chaney e White, 1978; Yamauchi, 1989; Ismunadji e Ardjasa, 1989; Snowden e Wheeler, 1993), embora algumas condições do solo como, baixo pH, excesso de ferro ativo e baixos teores de cátions favoreçam uma elevada disponibilidade desse elemento (Ismunadji e Ardjasa, 1989).

Por outro lado, Price e Hendry (1991) encontraram aumento nos teores de ferro em plantas de trigo sob condições de deficiência hídrica e associaram-no a danos induzidos pela seca em tecidos fotossintéticos causados pela formação de radicais O₂ livres nos cloroplastos, a qual pode ser catalizada por ferro.

A possibilidade de erros analíticos laboratoriais, como contaminação de equipamentos, por exemplo, provocando os altos teores de ferro encontrados neste trabalho, não pode ser descartada. Uma evidência para isso são os altos CVs encontrados nas análises de teores de ferro e para alguns outros micronutrientes.

Os teores de boro não sofreram efeito da deficiência hídrica em folhas, internódios e grãos dos dois híbridos de milho (Tabela 10). A SI aos 10 DanF proporcionou um aumento significativo (p<0,05) nos teores de B em colmo e espiga do BR 205, enquanto que reduziu o teor deste elemento no pendão (Tabela 10).

Os teores de boro encontrados nos diferentes órgãos das plantas foram superiores aos níveis críticos (Marschner, 1995), independente da época de supressão da irrigação e do genótipo, e superiores aos normalmente encontrados em plantas de milho (Hiroce, Furlani e Lima, 1989).

A disponibilidade do boro diminui sob condições de seca, provavelmente devido ao decréscimo na sua mobilidade pelo fluxo de massa para as raízes e pela polimerização do ácido bórico (Kluge, citado por Marschner, 1995; Marschner, 1995). No entanto, neste trabalho não se verificou limitação na absorção desse nutriente, provavelmente devido à sua absorção anterior aos tratamentos de supressão da irrigação e posteriormente, nos últimos estádios reprodutivos, a ocorrência de chuvas pode ter favorecido a sua absorção.

Os teores de molibdênio foram reduzidos com a SI aos 10 DanF apenas no pendão do genótipo BR 205 e grãos de BR 2121 (Tabela 11), nestes e nos demais órgãos os teores desse

Tabela 10. Teores de boro em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espiga e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
		****		με	g/g		
BR 2121	10 DanF	43,39 A	30,15 A	29,60 A	37,45 A	29,98 A	10,80 A
	15 DapF	35,84 A	28,92 A	26,94 A	35,32 A	28,57 A	12,43 A
	30 DapF	37,41 A	29,23 A	29,99 A	37,31 A	30,63 A	11,49 A
	50 DapF	36,56 A	30,42 A	28,68 A	35,62 A	30,69 A	11,72 A
	Média	30,31 a	29,68 a	28,80 a	36,42 a	29,97 a	11,61 a
BR 205	10 DanF	36,42 A	27,08 A	27,78 A	32,16 A	30,79 A	11,98 A
	15 DapF	38,91 A	25,20 A	24,92 AB	42,80 B	26,33 AB	11,88 A
	30 DapF	39,65 A	26,19 A	25,41 AB	44,27 B	27,13 AB	12,66 A
	50 DapF	37,18 A	24,41 A	22,01 B	47,58 B	25,02 B	11,21 A
	Média	38,04 a	25,72 b	25,03 b	41,70 b	27,32 b	11,93 a
CV (%)		17,6	14,1	13,3	18,0	13,8	21,2

Tabela 11. Teores de molibdênio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos
-				μ	g/g		
BR 2121	10 DanF	97,03 A	74,68 A	79,28 A	77,90 A	65,67 A	30,21 A
	15 DapF	98,61 A	74,79 A	78,84 A	77,70 A	66,43 A	44,12 AB
	30 DapF	100,45 A	76,81 A	82,61 A	81,79 A	73,74 A	57,14 B
	50 DapF	103,95 A	79,48 A	83,12 A	85,20 A	72,93 A	39,27 A
	Média	100,01 a	76,44 a	80,96 a	80,66 a	69,69 a	42,68 a
BR 205	10 DanF	109,73 A	71,85 A	80,83 A	82,47 A	70,05 A	27,83 A
	15 DapF	125,56 A	79,66 A	86,39 A	111,87 B	70,99 A	36,37 A
	30 DapF	120,45 A	80,60 A	85,92 A	102,76 B	69,81 A	38,46 A
	50 DapF	120,54 A	76,99 A	83,22 A	109,67 B	66,68 A	37,53 A
	Média	119,07 b	77,27 a	84,09 a	101,69 b	69,38 a	35,05 b
CV (%)		16,4	13,4	17,4	9,6	10,5	31,6

nutriente foram muito superiores aos teores críticos (0,1-1,0 µg de Mo/g de tecido seco) porém não atingiram níveis tóxicos (Marschner, 1995).

Nos grãos de BR 2121 a proximidade de valores no teor de Mo nos tratamentos de SI aos 10 DanF e 50 DapF pode ser explicada por um efeito de diluição desse elemento provocado pela produção superior de grãos nesse último tratamento.

A supressão da irrigação aos 10 DanF reduziu os teores de zinco nas folhas e pendão (Tabela 12) de BR 205, no entanto, a concentração desse nutriente em todos os órgãos manteve níveis adequados para o crescimento normal das plantas (Marschner, 1995).

Não houve redução dos níveis de manganês em nenhum dos órgãos avaliados para qualquer dos genótipos (Tabela 13). No genótipo BR 2121 houve acúmulo desse nutriente em espigas, com a supressão da irrigação aos 10 DanF (Tabela 13). Os teores em todos os órgãos apresentaram-se acima dos níveis críticos, porém níveis tóxicos não foram atingidos (Edwards e Asher, citados por Marschner, 1995).

4.1.2.3 Elementos benéficos e alumínio

Os teores de sódio não foram afetados pela época de supressão da irrigação no genótipo BR 205. No genótipo BR 2121 a concentração de sódio nas folhas (Tabela 14) foi inferior quando a SI ocorreu aos 15 DapF porém diferiu apenas do tratamento de SI aos 50 DapF. Nos internódios desse genótipo (Tabela 14) a SI aos 50 DapF proporcionou os maiores teores desse elemento, os quais foram superiores aos encontrados nos tratamentos de SI aos 10 DanF e 15 DapF. No colmo, o padrão de acúmulo de Na foi semelhante ao de internódios, e no pendão o comportamento dessa variável se assemelhou àquele encontrado para folhas (Tabela 14).

O sódio é usualmente encontrado em altas concentrações em tecidos vegetais e é atualmente considerado como um elemento benéfico para muitas espécies (Marschner, 1995). Esse elemento pode ser excretado através da membrana plasmática ou é acumulado no vacúolo via antiporte Na⁻/H⁻ (Blumwald e Poole 1987; Schroppel-Meier e Kaiser, 1988). Esse ion exerce papéis positivos, sendo apontado como um micronutriente essencial em algumas C₄ (Ohta et al., 1988). Dentre os efeitos benéficos do sódio nessas espécies encontra-se um estímulo na absorção de piruvato evidente nas espécies que apresentam enzimas descarboxilativas do tipo NAD málica e PEP carboxiquinase, mas não em milho (tipo NADP málica) (Ohnishi et al., 1990). Em milho

Tabela 12. Teores de zinco em folhas, pendão e espigas de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	pendão	espigas
			μg/g	
BR 2121	10 DanF	17,77 A	45,69 A	21,37 A
	15 DapF	18,79 A	44,45 A	23,10 A
	30 DapF	22,56 A	50,44 A	31,29 A
	50 DapF	23,81 A	52,50 A	29,96 A
	Média	20,74 a	48,27 a	26,43 a
BR 205	10 DanF	24,54 A	35,02 A	26,11 A
	15 DapF	39,65 B	54,19 AB	21,29 A
	30 DapF	33,96 B	48,78 AB	22,92 A
	50 DapF	39,22 B	73,62 B	22,05 A
	Média	34,34 b	52,90 a	23,09 a
CV (%)		25,6	46,7	33,6

Tabela 13. Teores de manganês em folhas, internódios basais às espigas, colmo, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Ëpoca de SI	folhas	internódios	colmo	espigas	grãos
	-			μg/g		
BR 2121	10 DanF	61,39 A	21,80 A	24,77 A	18,23 A	10,69 A
	15 DapF	58,81 A	20,83 A	27,65 A	17,73 A	13,22 A
	30 DapF	58,76 A	22,90 A	28,21 A	19,68 A	13,57 A
	50 DapF	52,74 A	19,25 A	23,91 A	17,57 A	10,24 A
	Média	57,92 a	21,20 a	26,13 a	18,30 a	11,93 a
BR 205	10 DanF	85,09 A	24,06 A	26,53 A	27,73 A	8,46 A
	15 DapF	78,35 A	22,17 A	26,71 A	16,41 B	10,05 A
	30 DapF	78,92 A	30,66 A	29,65 A	20,23 AB	9,97 A
	50 DapF	76,93 A	20,96 A	24,39 A	15,96 B	10,63 A
	Média	79,82 b	24,46 a	26,82 a	20,08 a	9,78 b
CV (%)		20,1	39,1	36,3	42,7	27,1

Tabela 14. Teores de sódio em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão, espigas e grãos de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódio	colmo	pendão	espigas	grãos			
			μg/g							
BR 2121	10 DanF	310,62 AB	273,11 A	283,57 AB	300,24 AB	276,47 A	30,73 A			
	15 DapF	287,16 A	276,19 A	273,00 A	272,19 A	266,71 A	28,69 A			
	30 DapF	317,63 AB	291,95 AB	308,26 BC	300,20 AB	294,62 AB	36,64 A			
	50 DapF	343,51 B	321,18 B	326,47 C	323,71 B	323,26 B	30,24 A			
	Média	314,73 a	290,61 a	297,83 a	299,11 a	290,26 a	31,54 a			
BR 205	10 DanF	263,99 A	246,44 A	248,93 A	257,01 A	247,22 A	21,28 A			
	15 DapF	279,11 A	253,94 A	258,59 A	258,11 A	250,35 A	26,75 A			
	30 DapF	293,71 A	248,45 A	257,17 A	259,68 A	250,34 A	26,38 A			
	50 DapF	293,42 A	262,07 A	264,23 A	284,59 A	269,20 A	29,81 A			
	Média	282,56 b	252,73 a	257,23 b	264,85 ⁻ b	254,28 b	26,06 b			
CV (%)		9,9	8,7	9,2	10,7	11,2	35,8			

tem sido encontrado efluxo de sódio ativo (contra um gradiente de concentração) nas raízes e o influxo desse elemento parece diferir entre genótipos, levando à conclusão de que ocorre uma mais baixa permeabilidade passiva ao Na⁺ na plasmalema de células corticais e epidérmicas dos genótipos nos quais ocorrem mais baixas taxas de influxo (Schubert e Laüchli, 1990).

Em milho pode ocorrer substituição do K pelo Na nos vacúolos radiculares sem prejuízo para a célula, no entanto, esta substituição no citoplasma provoca mudanças na sua estrutura fina e nas organelas aí presentes (Hecht-Buchholz, citado por Marschner, 1995). Por essa e pelas razões citadas anteriormente, o milho é considerado uma espécie natrofóbica.

Os teores de silício não foram afetados pela época de SI em nenhum órgão do genótipo BR 2121. No genótipo BR 205 os teores foliares de silício (Tabela 15) diferiram entre as duas primeiras épocas de SI, sendo que a SI aos 15 DapF proporcionou a mais alta concentração de silício nesse órgão. No pendão, houve redução do teor de silício com a SI aos 10 DanF (Tabela 15).

Por ser um elemento encontrado em grande proporção na crosta terrestre (o segundo mais abundante, cuja concentração na solução do solo é, em média, 14 a 20 mg/L) (Marschner, 1995), o silício é absorvido em grandes quantidades pelas plantas. A sua essencialidade ainda não foi comprovada, no entanto têm sido caracterizados os seus efeitos benéficos em espécies como cana-de-açúcar e arroz, plantas acumuladoras de silício. O silício parece ser de grande importância para as relações hidricas de plantas, em arroz por exemplo, foi encontrado que plantas cultivadas na presença de silício apresentaram redução na transpiração cuticular (Horiguchi, 1988) e reduções entre o ângulo folha-colmo também foram encontradas pelo efeito desse elemento (Yoshida, Navasero e Ramirez, 1969). Um outro efeito notável, evidente em plantas de *Pinus taeda* sob estresse hidrico, foi o aumento da elasticidade da parede celular durante o crescimento em extensão, pela interação do silício com constituintes da parede celular tais como pectina e polifenóis, encontrado por Emadian e Newton (1989).

Em milho, no entanto, os teores de silício acumulados são baixos em comparação com outras espécies (Marschner, 1995) e estudos envolvendo os efeitos desse elemento no metabolismo da planta necessitam ser realizados. Em teosinto, uma espécie bem próxima ao milho, foi encontrado que o silício reduz os efeitos tóxicos do alumínio (Barcelo, Guevara e Poschenrieder, 1993).

Tabela 15. Teores de silício em folhas, internódios basais às espigas, colmo, pendão e espigas de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Época de SI	folhas	internódios	colmo	pendão	espigas
	-			μg/g -		
BR 2121	10 DanF	83,03 A	44,72 A	46,71 A	43,57 A	37,62 A
	15 DapF	77,36 A	52,78 A	46,29 A	48,56 A	36,26 A
	30 DapF	84,86 A	53,50 A	62,89 A	51,92 A	43,36 A
	50 DapF	97,45 A	56,30 A	65,96 A	63,07 A	47,49 A
	Média	85,67 a	51,83 A	55,46 a	51,78 a	41,18 a
BR 205	10 DanF	40,06 A	19,87 A	26,07 A	22,61 A	17,26 A
	15 DapF	77,50 B	23,96 A	30,38 A	57,29 B	22,26 A
	30 DapF	65,51 AB	29,67 A	24,83 A	51,01 B	20,47 A
	50 DapF	40,68 AB	26,13 A	22,79 A	35,58 AB	18,95 A
	Média	55,94 b	24,91 b	26,02 b	41,62 a	19,734 b
CV (%)		40,9	32,9	40,0	47,6	36,8

Os teores foliares de alumínio não foram afetados pela SI em nenhum dos genótipos, enquanto que nos internódios houve acúmulo desse elemento no tratamento de SI aos 30 DapF, o qual diferiu dos tratamentos de SI aos 15 e 50 DapF (Tabela 16). No colmo os teores de alumínio se mantiveram constantes nos diversos tratamentos de SI. Em espigas do genótipo BR 205, houve acúmulo desse elemento no tratamento de SI aos 10 DanF sendo que este não diferiu do tratamento de SI aos 30 DapF (Tabela 16).

Em milho ocorre um estímulo de crescimento a concentrações de alumínio, no substrato, de 71 a 185 µM (Bollard, 1983). Há evidências de que esse efeito é secundário, por alívio de toxidez causada por outros elementos minerais (Asher citado por Marschner, 1995). Entretanto efeitos negativos do alumínio são a regra. As plantas (ou genótipos) que apresentam resistência ao alumínio o fazem tanto por exclusão do mesmo no ápice radicular, ou convivendo normalmente com altas concentrações nos seus tecidos (tolerância simplásmica) (Kochian, 1995).

4.1.3 Produção de espigas e grãos

Na Tabela 17 observa-se a produção de espigas e grãos dos híbridos estudados. A produção de espigas foi reduzida em 98,29%, 52,48% e 16,59% no genótipo BR 205 com a SI aos 10 DanF, 15 e 30 DapF, respectivamente, comparando-se à testemunha. Para o genótipo BR 2121 a redução na produção de espigas foi da ordem de 92,43% e 35,49% com SI aos 10 DanF e 15 DapF, respectivamente. Já a SI aos 30 DapF não diferiu estatisticamente da SI aos 50 DapF. A SI aos 10 DanF, 15 e 30 DapF reduziu a produção de grãos em 98,35%, 52,91% e 17,86%, respectivamente, para o genótipo BR 205. Os tratamentos de SI aos 10 DanF e 15 DapF reduziram a produção de grãos em 92, 51% e 37,43%, enquanto que a SI aos 30 DapF, da mesma forma que a produção de espigas, não apresentou diferença estatisticamente significativa da SI aos 50 DapF.

A SI aos 10 DanF provavelmente afetou a própria formação dos órgãos florais, reduzindo o número de 'espiguetas' no pendão, o que resulta num reduzido número de grãos de pólen (Hall, Lemcoff e Trapani, 1981), na inflorescência feminina o alongamento do estiloestigma e a sua receptividade aos grãos de pólen podem ter sido afetados (Herrero e Johnson, 1981; Bassetti e Westgate, 1993). Um outro efeito do déficit hídrico nesse período pode ter sido Tabela 16. Teores de alumínio em folhas, internódios basais às espigas, colmo e espigas de dois genótipos de milho submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo Época de SI		folhas	internódios	colmo	espigas
			μ	g/g	
BR 2121	10 DanF	828,91 A	282,95 A	272,69 A	165,85 A
	15 DapF	692,25 A	301,45 A	276,19 A	156,83 A
	30 DapF	726,58 A	313,48 A	298,97 A	164,75 A
	50 DapF	727,95 A	282,18 A	292,62 A	177,76 A
	Média	743,92 a	295,01 a	285,11 a	166,29 a
BR 205	10 DanF	1258,13 A	225,50 AB	269,54 A	161,63 A
	15 DapF	1140,94 A	197,09 A	205,52 A	98,11 B
	30 DapF	1117,70 A	316,46 B	238,56 A	123,24 AB
	50 DapF	1325,41 A	198,89 A	223,80 A	97,59 B
	Média	1210,54 b	234,48 b	234,36 b	120,14 b
CV (%)	<u> </u>	27,2	27,0	19,4	29,3

Médias seguidas de mesma letra maiúscula, dentro dos genótipos, e minúscula entre genótipos, não diferem entre si pelo teste Tukey (p≤0,05).

Época de SI	BR 2121	BR 205
	Espigas	(kg/ha)
10 DanF	529,32 Ca	138,37 Da
15 DapF	4509,74 Ba	3851,31 Cb
30 DapF	7318,37 Aa	6759,73 Ba
50 DapF	6990,70 Ab	8104,37 Aa
CV (%)		21,57
	Grãos (kg/ha)
10 DanF	416,66 Ca	115,74 Da
15 DapF	3482,49 Ba	3310,16 Ca
30 DapF	5812,72 Aa	5773,63 Ba
50 DapF	5565,81 Ab	7029,28 Aa
CV (%)		22,7

Tabela 17. Produção de espigas e grãos dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Médias seguidas de mesma letra maiúscula nas colunas e letra minúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste Tukey (p<0,05).

um aumento na assincronia floral (Hall, Lemcoff e Trapani, 1981; Herrero e Johnson, 1981), diminuindo as chances de polinização e fertilização. Além disso os poucos óvulos fertilizados ainda podem ter sido abortados por falta de suprimento de fotoassimilados para a formação do embrião. É notório, portanto, o fato de se encontrar uma produção de grãos de aproximadamente 7% da produção máxima no genótipo BR 2121 com a SI nesse estádio reprodutivo, estendendose até o final do ciclo da cultura.

Aos 15 DapF provavelmente já havia ocorrido fertilização da maioria dos óvulos nas espigas (Magalhães, Durães e Paiva, 1995) no entanto, o déficit hídrico nesse estádio provavelmente provocou aborto de embriões (Boyle, Boyer e Morgan, 1991b; Westgate e Boyer, 1991b) e o enchimento dos grãos remanescentes também foi comprometido, nesse caso o peso de grãos foi o componente mais afetado (NeSmith e Ritchie, 1992b). Com a SI aos 30 DapF apenas parte do período de enchimento de grãos foi afetado, o que foi suficiente para reduzir a produção de grãos em, aproximadamente, 18% no genótipo BR 205, indicando que nesse genótipo o período de enchimento de grãos é mais longo (e talvez mais susceptível à seca) que no BR 2121.

O genótipo BR 2121 apresentou uma maior estabilidade de produção em condições de deficiência hídrica, apesar de apresentar um potencial produtivo menor em condições de bom suprimento hídrico.

O Índice de espigas (Figura 9A) foi superior para o genótipo BR 2121 em todos os tratamentos. No entanto observando-se a produção de espigas (Tabela 17), verifica-se que no tratamento de SI aos 50 DapF esta foi superior no BR 205, significando portanto, que este genótipo apresentou espigas mais pesadas que o BR 2121. O tratamento de SI aos 10 DanF reduziu significativamente o índice de espigas, mostrando que houve um grande número de plantas nesse tratamento que não chegou a produzir espigas, provavelmente pelo aborto das mesmas. No genótipo BR 205 esse índice foi próximo de zero.

O Índice de Colheita (IC) (Figura 9B) foi muito baixo no tratamento de SI aos 10 DanF, especialmente para o genótipo BR 205 (0,021). Nesse genótipo apenas o tratamento de SI aos 30 DapF não diferiu da testemunha, enquanto que no BR 2121 os tratamentos de SI aos 15, 30 e 50 DapF apresentaram Índice de colheita estatisticamente semelhantes.

O IC é a razão entre o produto econômico e a biomassa da parte aérea à colheita e estima o particionamento de matéria seca entre os grãos (no caso de culturas graníferas) e a parte

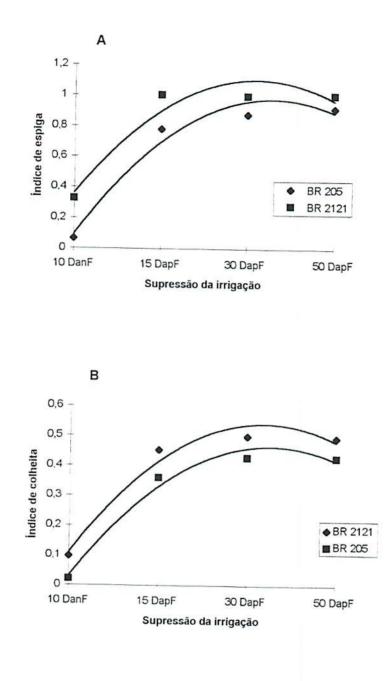


Figura 9. Índice de espigas (A) e índice de colheita (B) dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro épocas de supressão da irrigação (10 dias antes da floração, 15, 30 e 50 dias após floração) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

aérea restante (Snyder e Carlson, 1984). Segundo Boyer (1996), a manutenção do IC é de importância crítica quando o suprimento de água é limitado.

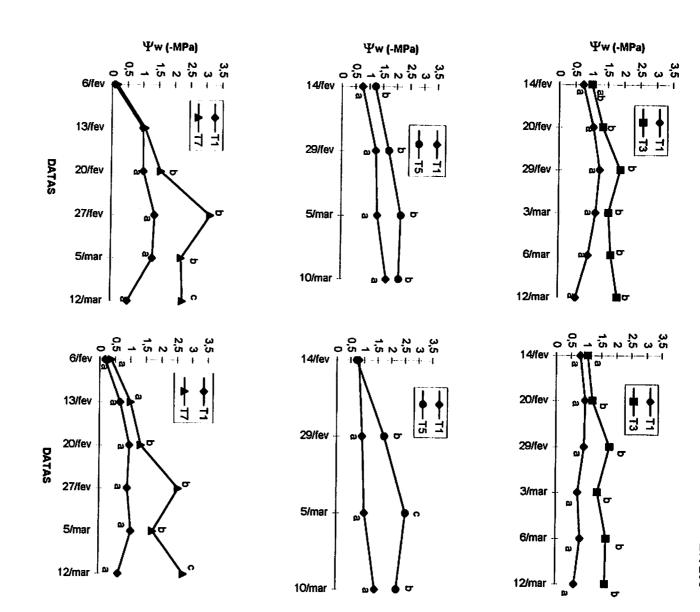
Sinclair, Bennett e Muchow (1990) encontraram uma relação linear entre acúmulo de biomassa e produção de grãos em experimentos de moderado estresse hídrico, no entanto, quando o déficit hídrico foi severo a produção de grãos foi mais afetada provocando decréscimo no IC. Boyle, Boyer e Morgan (1991b), encontraram ausência de grãos em um experimento onde a deficiência hídrica foi induzida à época da polinização.

4.2 Experimento 2

4.2.1 Potencial hídrico foliar (Ψ_W)

Nas duas primeiras semanas experimentais o Ψ_w das plantas (leituras de 06, 13 e 14 de fevereiro) não diferiu entre os tratamentos (Figura 10). Isto aconteceu porque nessa época as plantas ainda estavam no início do desenvolvimento (estádios V4 a V6) e a água no solo era mantida certamente pela ausência de uma superficie transpirante expressiva. A partir do dia 20 de fevereiro, a testemunha (T1) começou a diferir dos demais tratamentos, nessa data porém os tratamentos T3 e T7 não diferiram entre si. De modo semelhante, no dia 29 de fevereiro os tratamentos T3 e T5 não diferiram entre si. À medida, porém, que as plantas foram aumentando sua superficie transpirante, o potencial hídrico foliar foi diminuindo a cada ciclo de déficit hídrico. Nas avaliações do dia 05 de março, observou-se diferença significativa (p<0,05) entre os tratamentos T5 e T7, sendo que o Ψ_w das plantas do genótipo BR 2121 no tratamento T5 foram inferiores (mais negativos) ao das plantas do tratamento T7. Segundo Jones (1992), em algumas ocasiões o Ψ_w pode ser mais alto em plantas sob estresse hídrico, com estômatos mais fechados, que em plantas bem irrigadas. Este fato é explicado por uma resposta ao Ψ_w do solo, via 'sinal químico'enviado para a parte aérea. No dia 12 de março, para ambos os genótipos, houve diferença significativa entre os tratamentos T3 e T7.

Figura 10. Potencial hídrico foliar (Ψ_w) dos genótipos de milho Br 2121 e BR 205 submetidos a 1996). em datas individuais, Médias de 4 plantas. intervalos de 3, 5 quatro intervalos de œ As letras comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos, -1 pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE imgação (Tldias entre as irrigações, respectivamente) avaliado as 9:00h. plantas irrigadas diariamente, ŢĴ, LAGOAS-MG, TS Ø T7-



BR 205

BR 2121

8

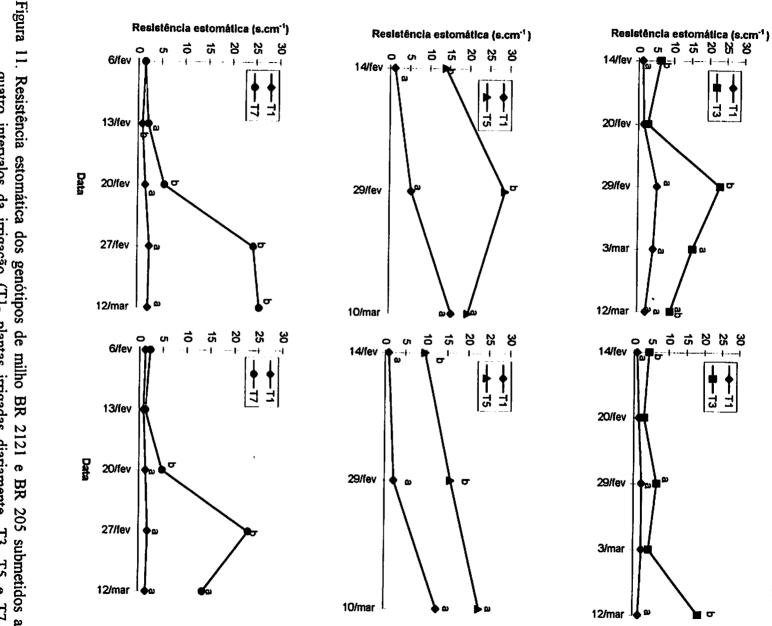
O estado hídrico das plantas, representado pelos valores de Ψ_w , refletiu bem a situação do solo, em termos de disponibilidade de água, a qual era favorável nas duas primeiras semanas experimentais, independente dos intervalos entre as irrigações. A partir daí porém, à medida que se aumentou os intervalos entre irrigações e as plantas se desenvolveram, o solo secou, progressivamente mais a cada período de deficiência hídrica, refletindo, portanto, no Ψ_w das plantas. No tratamento T7, porém, observou-se uma tendência de aumento no potencial hídrico (valores menos negativos) no final do experimento (leituras de 05 e 12 de março). Nesse período ocorreram dias nublados e chuvosos com umidades relativas mais altas, resultando em DPVs mais baixos, o que provavelmente favoreceu esse aumento no Ψ_w em relação às leituras anteriores mais próximas.

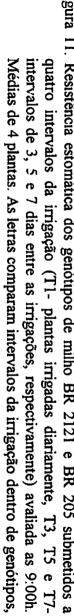
4.2.2 Resistência estomática e transpiração

Nas Figuras 11 e 12 observam-se os valores de resistência estomática e transpiração das plantas, respectivamente, para os diferentes tratamentos. Nas primeiras semanas experimentais os valores de resistência estomática são baixos, independente do intervalo entre irrigações, com exceção do dia 14/02. Esses resultados corroboram aqueles observados para potencial hídrico foliar, confirmando que nesse período experimental a condição hídrica do solo ainda era bastante favorável. Na avaliação do dia 20/02 se observa diferença significativa entre os tratamentos T1 e T7 e nas próximas avaliações todos os tratamentos mostraram diferenças entre si, exceto entre os tratamentos T1 e T3 no genótipo BR 205, onde só houve diferença entre estes tratamentos no dia 12/03. Os valores de transpiração como não poderia deixar de ser, seguem padrão de valores oposto àquele da resistência estomática.

O número de leituras realizadas para resistência estomática e transpiração foram inferiores aos de potencial hídrico foliar. Isto aconteceu devido à ocorrência de dias com excessiva instabilidade, com constantes passagens rápidas de nuvens, o que provocava grande variação nos valores lidos, algumas vezes impossibilitando as leituras.

O genótipo BR 2121 parece exercer um ajustamento estomático maior em condições de secagem no solo, o que poderia lhe conferir vantagens em tais condições em relação ao BR 205, o qual só apresentou valores elevados de resistência estomática (e valores mais baixos





ຽ

BR 205

BR 2121

1 I 13

ι ET

Ť 1

σ

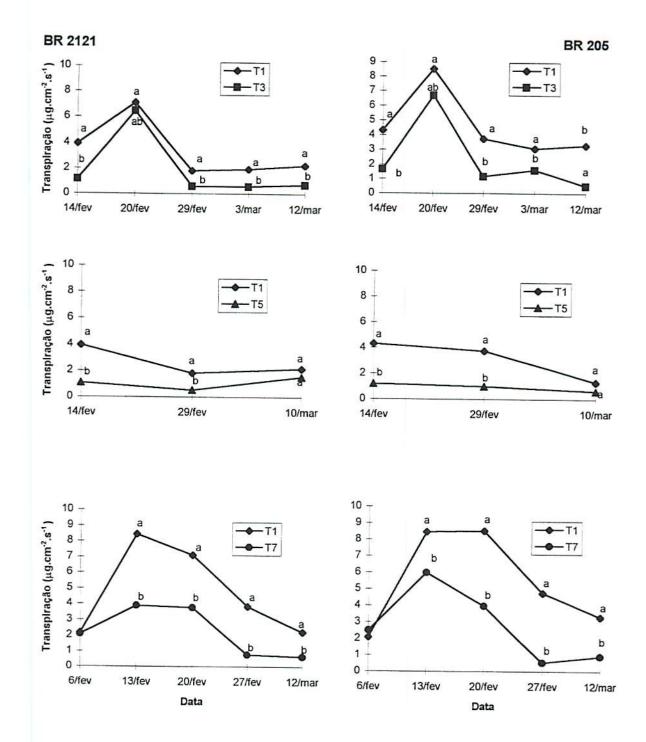


Figura 12. Transpiração dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a quatro intervalos da irrigação (T1- plantas irrigadas diariamente, T3, T5 e T7- intervalos de 3, 5 e 7 dias entre irrigações, respectivamente) avaliada as 9:00h. Médias de 4 plantas. As letras comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos, em datas individuais, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

de transpiração) mais tarde, quando as plantas já bem mais desenvolvidas (estádio V7 a V10 em 29/02) esgotavam mais rapidamente a água do substrato.

Há inúmeros trabalhos relacionando comportamento estomático e estado hídrico do solo, e geralmente é assumido que o controle é exercido via estado hídrico foliar, no entanto, em uma revisão sobre o assunto, Schulze (1986) mostra que há evidências de que as respostas estomáticas se correlacionam com a disponibilidade de água do solo independentemente do estado hídrico da folha. No presente trabalho este pode ter sido o caso, pelo menos em algumas ocasiões, por exemplo, nos dias 13 e 20/02, onde se observa valores de Ψ_w da ordem de -1,0 a -1,5 MPa enquanto que a resistência estomática é mantida a níveis baixos, provavelmente devido a um teor de umidade favorável no solo.

Observando-se os dados de DPV (Figura 13) encontra-se um valor bastante elevado no dia 14/02; neste dia os valores de resistência estomática foram mais elevados que aqueles observados nas outras avaliações feitas próximas a esta data (tanto anteriores quanto posteriores). Isto pode indicar que os estômatos responderam ao DPV preferencialmente que ao estado hídrico do solo. Laffray e Louguet (1990) afirmam que a transpiração de plantas com bom suprimento hídrico no solo depende estritamente do DPV, o qual determina o gradiente de potencial hídrico folha-ar. Estes autores ressaltam ainda que a resposta estomática ao aumento de DPV é importante na tolerância à seca.

4.2.3 Potencial osmótico

Na Tabela 18 observam-se os valores de potencial osmótico a total turgor (π_{100}), nos tratamentos T1 e T5, para os genótipos BR 2121 e BR 205, estimados a partir das curvas pressão-volume (houve tentativas de realizar esse estudo comparando os tratamentos T1 e T7 no entanto os resultados obtidos não foram satisfatórios, provavelmente devido a dificuldades metodológicas). Observa-se que não houve variação para o genótipo BR 2121 entre os tratamentos, enquanto que no genótipo BR 205 houve uma variação de 0,14 MPa, indicando uma tendência de ajustamento osmótico neste genótipo já que, segundo Jones e Turner (1980) e

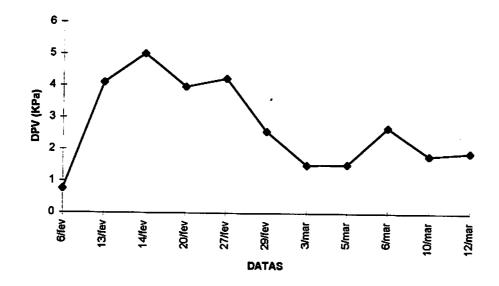


Figura 13. Déficit de pressão de vapor (DPV) as 9:00h para algumas datas estratégicas do experimento (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

Tabela 18. Potencial osmótico a total turgor (π_{100}) em folhas de dois genótipos de milho submetidos a intervalos de 1 e 5 dias entre irrigações (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1994).

Genótipo	Intervalo da irrigação (dias)	π_{100} (MPa)
BR 2121	1	-0,93
	5	-0,93
BR 205	1	-0,64
	5	-0,78

Turner (1988), a comparação do π_{100} em plantas irrigadas adequadamente e naquelas sujeitas a déficit hídrico permite estimar o ajustamento osmótico.

Premachandra et al. (1989) encontraram uma ampla variação em potenciais osmóticos em 8 genótipos de milho, com diferenças entre plantas irrigadas e estressadas de 0,11 a 0,73 MPa, dependendo do genótipo, em experimento de campo. Em casa-de-vegetação a variação foi de 0,08 a 0,43 MPa em 5 genótipos, dos quais 3 são comuns a ambos os experimentos (Premachandra et al., 1992). Comparando-se os genótipos comuns aos dois experimentos observa-se que a magnitude do ajustamento osmótico foi superior (chegando a 3,6 vezes) no campo, entretanto, a tendência dos genótipos em expressar ou não ajustamento osmótico em resposta ao déficit hídrico, foi mantida.

Embora sejam encontrados alguns estudos na literatura sobre ajustamento osmótico como resposta ao déficit hídrico em plantas de milho, a herdabilidade genética desta característica ainda é uma questão em aberto.

4.2.4 Área foliar, altura de plantas e diâmetro de colmo

A área foliar das plantas de milho foram reduzidas pela deficiência hídrica induzida pelo aumento nos intervalos entre irrigações (Figura 14A). No genótipo BR 205, os intervalos de 5 e 7 dias entre irrigações proporcionaram áreas foliares significativamente menores que os intervalos de 1 e 3 dias. No genótipo BR 2121, a área foliar só foi significativamente reduzida no intervalo de 7 dias entre irrigações.

Comparando-se a área foliar apresentada pelas plantas cultivadas no campo, observa-se comportamento semelhante entre os genótipos, já que no campo, o genótipo BR 205 mostrou diferença significativa na redução da área foliar pela supressão da irrigação, o mesmo acontecendo em casa de vegetação.

A altura de plantas (Figura 14B) apresentou redução significativa entre a testemunha (T1) e os demais tratamentos, para o genótipo BR 2121. No genótipo BR 205 o intervalo de 3 dias entre irrigações não foi suficiente para reduzir a altura das plantas, no entanto os intervalos de 5 e 7 dias apresentaram reduções crescentes nessa variável.

66

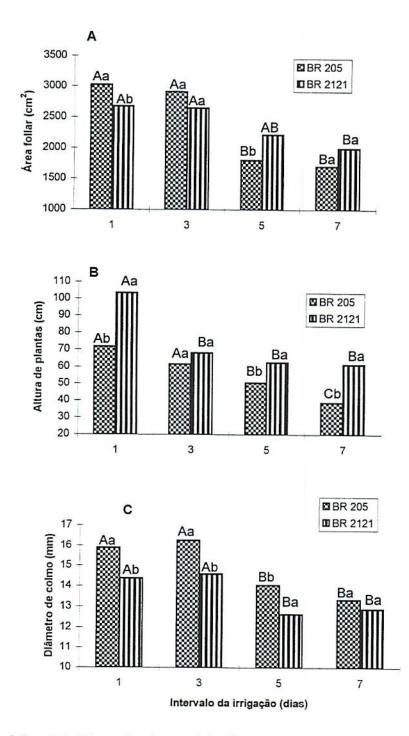


Figura 14. Área foliar (A), Altura de plantas (B), diâmetro do colmo (C) dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205, submetidos a quatro intervalos da irrigação (1, 3, 5 e 7 dias). Letras maiúsculas comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos e minúsculas genótipos dentro de intervalos da irrigação, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

Observa-se comportamento oposto entre os genótipos, com relação a essa variável, nos experimentos de campo e casa de vegetação (Figuras 6 e 14B). No campo a altura de plantas do BR 2121 não foi reduzida com os tratamentos de deficiência hídrica, porém em casa de vegetação a altura de plantas desse genótipo apresentou uma maior redução que a do genótipo BR 205.

Comportamento diferenciado de plantas entre experimentos de campo e casa-devegetação tem sido bem documentado na literatura (Turner e Begg, 1981; Laffray e Louguet, 1990) e diversos fatores podem estar envolvidos, entre os quais a taxa de secagem do solo. Além disso o estádio de desenvolvimento no qual o déficit hídrico ocorre influencia nas respostas dos genótipos.

O diâmetro do colmo (Figura 14C) apresentou comportamento semelhante entre os genótipos. O intervalo de 3 dias entre irrigações não proporcionou redução nessa variável, ao passo que os intervalos de 5 e 7 dias entre irrigações reduziu igualmente o diâmetro de colmos de ambos os genótipos. O diâmetro de colmo, em milho, parece estar bem relacionado com a deposição de carboidratos nos parênquimas de reserva deste órgão já que nas monocotiledôneas não ocorre crescimento secundário do caule (Esau, 1974). O efeito da deficiência hídrica, neste caso, seria via produção fotossintética, reduzindo o teor de açúcares para tal órgão.

4.2.5 Produção e distribuição de matéria seca

Na Figura 15 observam-se os valores de peso da matéria seca das plantas, obtidos ao final do período experimental. A deficiência hídrica no solo, induzida pelo aumento nos intervalos entre irrigações, proporcionou uma redução crescente na produção de matéria seca, tanto na parte aérea (folhas + colmo), quanto no sistema radicular das plantas de milho, reduzindo portanto, a matéria seca total destas. Reduções na atividade fotossintética, em função do fechamento estomático, resistência do mesofilo à difusão de CO₂, bem como inibição na atividade de diversas enzimas (não apenas fotossintéticas), induzidas por deficiência hídrica tem sido uma resposta comum (Chaves, 1991; Chaves, 1995; Turner e Begg, 1981), o que influencia diretamente no acúmulo de matéria seca das plantas.

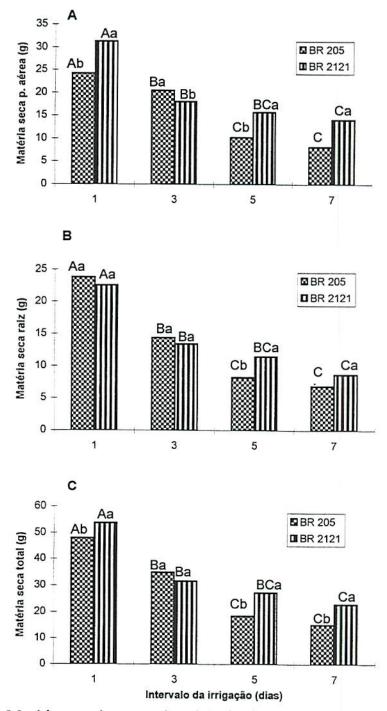


Figura 15. Matéria seca da parte aérea (A), do sistema radicular (B) e total (C), em gramas, dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205, submetidos a diferentes intervalos entre irrigações (1, 3, 5 e 7 dias). Médias de 8 plantas. Letras maiúsculas comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos e minúsculas genótipos dentro de intervalos da irrigação, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

Na literatura é bem relatado o aumento na proporção raiz/parte aérea em plantas sob condições de deficiência hídrica (Sharp, Silk e Hsiao, 1988; Snyder e Carlson, 1984). Relatos onde essa proporção não variou, em plantas de milho sob deficiência hídrica, também são encontrados (O'Regan, Cress e Van Staden, 1993). No presente trabalho não se observou diferença significativa entre os tratamentos quanto à essa variável (Figura 16). Tal fato pode ser atribuído às elevadas temperaturas ocorrendo no interior da casa-de-vegetação, mesmo com o sistema de refrigeração, (Figura 3), o que pode ter provocado aquecimento do solo no interior dos vasos, principalmente naqueles onde havia maiores intervalos de tempo no fornecimento de água, limitando aí o crescimento radicular. Esta suposição baseia-se em relatos de que temperaturas supra-ótimas na zona radicular limitam o crescimento das raízes (Sattelmacher, Marschner e Kühne, 1990; Huang, Taylor e McMichael, 1991), embora, no presente trabalho não tenham sido registradas as temperaturas no interior dos vasos.

4.2.6 Acúmulo e partição de nutrientes

4.2.6.1 Macronutrientes

Os teores de N nas folhas foram superiores nos tratamentos onde ocorreu deficiência hídrica (Tabela 19), para ambos os genótipos. Esse efeito pode ter ocorrido devido a uma maior redução no acúmulo de matéria seca do que na absorção desse nutriente, uma outra consideração a ser feita é que no período da avaliação não havia ocorrido translocação desse nutriente das folhas para os órgãos reprodutivos.

Chapin (1991) afirma que pode-se esperar um aumento na concentração de alguns nutrientes nos tecidos vegetais se o suprimento de água restringe mais fortemente o crescimento que a absorção de nutrientes. Aumento na concentração de N na folha sob condições de deficiência hídrica foram também encontrados em trigo por Heitholt, Johnson e Ferris (1991) e em milho por Premachandra et al. (1990).

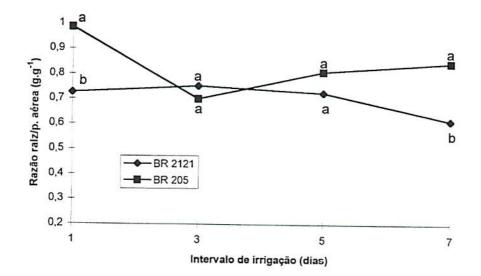


Figura 16. Razão raiz/parte aérea de plantas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a diferentes intervalos entre irrigações (1, 3, 5 e 7 dias). As letras comparam genótipos dentro de intervalos da irrigação, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

4.2.6 Acúmulo e partição de nutrientes

4.2.6.1 Macronutrientes

Os teores de N nas folhas foram superiores nos tratamentos onde ocorreu deficiência hídrica (Tabela 19), para ambos os genótipos. Esse efeito pode ter ocorrido devido a uma maior redução no acúmulo de matéria seca do que na absorção desse nutriente, uma outra consideração a ser feita é que no período da avaliação não havia ocorrido translocação desse nutriente das folhas para os órgãos reprodutivos.

Chapin (1991) afirma que pode-se esperar um aumento na concentração de alguns nutrientes nos tecidos vegetais se o suprimento de água restringe mais fortemente o crescimento que a absorção de nutrientes. Aumento na concentração de N na folha sob condições de deficiência hídrica foram também encontrados em trigo por Heitholt, Johnson e Ferris (1991) e em milho por Premachandra et al. (1990).

O genótipo BR 2121 apresentou um comportamento atípico nos diferentes tratamentos hídricos com relação ao teor de N no colmo (Tabela 19). Foi encontrado um teor muito baixo desse nutriente na testemunha (T1) e no tratamento de intervalo de 5 dias entre irrigações, nos demais tratamentos o teor de N nesse órgão foi elevado. Este comportamento não pode ser explicado simplesmente pela redução no acúmulo de matéria seca, exceto para a testemunha onde pode ter ocorrido um "efeito de diluição" pelo maior acúmulo de matéria seca nesse tratamento (Figura 15). No genótipo BR 205, entretanto, os teores de N no colmo foram inferiores nos tratamentos onde houve intervalo de 1 e 3 dias entre irrigações e aumentaram proporcionalmente nos demais, esse comportamento é o inverso do que ocorreu para acúmulo de matéria seca nesse órgão no genótipo BR 205 (Figura 15).

Nas raízes o teor de N diferiu entre os tratamentos T1 e T7, sendo superior no último, no genótipo BR 2121 (Tabela 19). No genótipo BR 205 os teores de N radicular nos tratamentos T1 e T3 não diferiram entre si e foram significativamente inferiores aos dos tratamentos T5 e T7.

Genótipo	Intervalo da irrigação		N		Р			
	(dias)	folhas	colmo	raiz	folha	colmo	raiz	
					%			
BR 2121	1	1,16 A	0,44 A	0,69 A	0,06 A	0,04 A	0,11 A	
	3	1,46 B	1,11 B	0,83 AB	0,08 B	0,06 AB	0,13 BC	
	5	1,44 B	0,81 C	0,86 AB	0,09 B	0,06 AB	0,13 C	
	7	1,49 B	1,16 B	0,89 B	0,08 B	0,09 B	0,11 AB	
	Média	1,39 a	0,88 a	0,82 a	0,08 a	0,06 a	0,12 a	
BR 205	1	1,29 A	0,56 A	0,630 A	0,08 A	0,06 A	0,11 A	
	3	1,43 A	0,74 A	0,715 A	0,08 A	0,06 A	0,12 AB	
	5	1,79 B	1,37 B	1,017 B	0,12 B	0,10 B	0,13 AB	
	7	1,79 B	1,78 C	1,133 B	0,10 B	0,15 C	0,13 B	
	Média	1,58 b	1,12 b	0,874 a	0,09 b	0,09 b	0,12 a	
CV(%)		8,3	14,5	16,9	17,7	29,2	10,3	

Tabela 19. Teores de nitrogênio e fósforo em folhas, colmo e raiz de dois genótipos de milho submetidos a diferentes intervalos da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro de genótipos, e minúsculas entre genótipos não diferem entre si pelo teste Tukey (p≤0,05).

Os teores de P nas folhas (Tabela 19), em ambos os genótipos, apresentaram comportamento semelhante aos teores de N. No colmo (Tabela 19), entretanto, o teor de P no genótipo BR 2121 aumentou à medida que aumentaram os intervalos entre as irrigações, sendo que houve diferença significativa apenas entre os tratamentos T1 e T7. No genótipo BR 205, novamente os teores desse nutriente apresentaram comportamento semelhante aos teores de N para o mesmo genótipo. O teor de P nas raízes (Tabela 19), no genótipo BR 2121, aumentou com o aumento no intervalo entre as irrigações até o intervalo de 5 dias, quando este foi de 7 dias o teor de P diminuiu, assemelhando-se ao encontrado para a testemunha. No genótipo BR 205, o P aumentou progressivamente com o aumento no intervalo entre as irrigações.

Esses resultados, mais uma vez, indicam um efeito de aumento na concentração do nutriente provocado por uma redução na fitomassa, em função do déficit hídrico.

Os teores foliares de K (Tabela 20) aumentaram com o aumento no intervalo entre irrigações em ambos os genótipos, sendo que no genótipo BR 205 o tratamento de intervalo de 3 dias entre irrigações não diferiu da testemunha. O genótipo BR 205 apresentou valores médios de K na folha superiores ao BR 2121, com excessão do tratamento T3. No colmo e nas raízes (Tabela 20) os teores de K, em ambos os genótipos, aumentaram com o aumento no intervalo entre irrigações, também nesse órgão os teores de K foram inferiores no BR 2121.

O K parece ter sido importante no ajustamento osmótico do BR 205 (Tabela 18). Esse ion é amplamente citado na literatura como um importante contribuinte para o ajustamento osmótico (Morgan 1994; Premachandra et al. 1989, 1990). Premachandra, Saneoka e Fujita, (1993) encontraram ajustamento osmótico superior em 3 genótipos de milho, sob deficiência hídrica, nos tratamentos com níveis elevados de K.

As concentrações de cálcio nas folhas e nas raízes (Tabela 20) não variaram em função dos intervalos da irrigação nos dois híbridos estudados. Nesses órgãos a absorção de cálcio parece ter sido tão comprometida quanto o crescimento. Esse nutriente, bastante imóvel no floema, depende inteiramente da corrente transpiratória para a sua absorção e translocação para as diversas partes da planta (Marschner, 1995). Levando-se em conta a sua concentração nos órgãos e o peso de matéria seca obtem-se quantidades totais inferiores nas plantas que sofreram deficiência hídrica. No colmo (Tabela 20), entretanto, a concentração desse nutriente aumentou com o aumento nos intervalos entre irrigações, em ambos os genótipos.

Tabela 20. Teores de potássio e cálcie	o em folhas, colmo e	raiz de dois genótipos	de milho
submetidos a diferentes ir	ntervalos da irrigação	(EMBRAPA/SETE L	AGOAS-
MG, 1996) .			

Genótipo	Intervalo da irrigação		K			Ca	
	(dias)	folhas	colmo	raiz	folha	colmo	гаіz
				%			
BR 2121	1	0,68 A	0,51 A	0,40 A	0,53 A	0,28 A	0,59 A
	3	0,32 B	0,74 AB	0,54 AB	0,43 A	0,38 B	0,67 A
	5	0,33 B	0,96 BC	0,50 AB	0,43 A	0,42 B	0,54 A
	7	0,45 B	1,29 C	0,59 B	0,44 A	0,05 B	0,63 A
	Média	1,19a	0,87 a	0,51 a	0,46 a	0,38 a	0,61 a
BR 205	1	0,99 A	0,58 A	0,38 A	0,42 A	0,34 A	0,59 A
	3	1,18 A	0,74 A	0,50 AB	0,42 A	0,35 A	0,65 A
	5	1,63 B	1,75 B	0,66 B	0,46 A	0,52 B	0,64 A
	7	1,57 B	2,59 C	0,92 C	0,44 A	0,63 C	0,80 A
	Média	1,34 b	1,41 b	0,62 b	0,44 a	0,46 b	0,67 b
CV(%)		11,0	15,3	16,0	16,5	10,7	12,2

Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro de genótipos, e minúsculas entre genótipos não diferem entre si pelo teste Tukey (p≤0,05).

Tabela 21. Teores de magnésio e enxofre em folhas, colmo e raiz de dois genótipos de milho submetidos a diferentes intervalos da irrigação (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

Genótipo	Intervalo da irrigação	8				S			
		folhas	colmo	raiz	folha	colmo	raiz		
	-			0	%				
BR 2121	1	0,28 A	0,18 A	0,17 A	0,07 A	0,03 A	0,19 A		
	3	0,24 AB	0,24 B	0,22 AB	0,08 A	0,05 B	0,22 AB		
	5	0,21 B	0,24 B	0,23 B	0,08 A	0,05 B	0,26 C		
	7	0,22B	0,28 B	0,25 B	0,08 A	0,05 B	0,25 BC		
	Média	0,24 a	0,24 a	0,22 a	0,08 a	0,045 a	0,23 a		
BR 205	1	0,42 A	0,23 A	0,20 A	0,07 A	0,03 A	0,19 A		
	3	0,42 A	0,23 A	0,21 A	0,08 A	0,04 A	0,23 B		
	5	0,46 A	0,32 B	0,24 AB	0,10 B	0,06 B	0,22 AB		
	7	0,44 A	0,36 B	0,29 B	0,09AB	0,07 B	0,21 AB		
- Mill 61 - 5	Média	0,44 a	0,29 b	0,23 a	0,085 b	0,05 b	0,21 b		
CV(%)		13,4	9,7	16,3	12,6	10,5	10,8		

Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro de genótipos e minúscula entre genótipos não diferem entre si, pelo teste Tukey (p≤0,05).

A concentração de Mg nas folhas (Tabela 21), no genótipo BR 2121, foi superior na testemunha (T1) diferindo entre esta e os tratamentos de intervalos de 5 e 7 dias entre as irrigações, o que indica que nesse genótipo, o déficit hídrico reduziu mais a absorção desse nutriente do que o acúmulo de matéria seca nas folhas, ao contrário do que ocorreu com a maioria dos demais nutrientes. Em BR 205 a concentração foliar de Mg não variou entre os tratamentos. No colmo e nas raízes (Tabela 21), a concentração desse nutriente aumentou com o aumento no intervalo entre as irrigações, em ambos os genótipos.

Os teores foliares de S (Tabela 21) não diferiram entre os tratamentos no genótipo BR 2121, já no BR 205 a concentração foliar desse nutriente aumentou no tratamento T5, diferindo de T1 e T3, o tratamento T7, porém não diferiu de nenhum dos demais tratamentos, ou seja apresentou valores intermediários. No colmo, os teores de S aumentaram com o aumento no intervalo entre irrigações, em ambos os genótipos (Tabela 21). Nas raízes (Tabela 21) houve uma maior concentração de S nos tratamentos T5 e T7 para BR 2121 e em T3 para BR 205.

4.2.6.2 Micronutrientes

Os teores de Zn nas folhas, colmo e raiz (Tabela 22) não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos no genótipo BR 2121. Para o BR 205 a concentração desse nutriente aumentou com o aumento no intervalo entre as irrigações nas folhas e colmo.

As concentrações de cobre nas folhas e raiz diminuiram com o aumento no intervalo entre irrigações, em ambos os genótipos, porém, o inverso ocorreu com os teores desse nutriente no colmo (Tabela 22).

Não houve diferença entre os tratamentos quanto à concentração de Mn em folhas e colmo (Tabela 22) do genótipo BR 2121, enquanto que nas raízes desse genótipo (Tabela 22) os teores desse nutriente diminuíram com o aumento nos intervalos entre irrigações. No BR 205, os teores de Mn nas folhas e colmos apresentaram os mais baixos teores no tratamento T3 e os maiores no tratamento T5, enquanto que nas raízes desse genótipo houve redução nos teores de Mn com o aumento no intervalo entre irrigações.

Genótipo	Intervalo da irrigação	••••	Teor de Nutrientes (µg/g)							
	(dias)	(dias) Zn			Cu			Mn		
		folha	colmo	raiz	folha	colmo	raiz	folha	colmo	raiz
BR 2121	1	18,59 A	17,75 A	127,35 A	10,82 A	10,09 A	18,23 A	30,53 A	15,92 A	191,51 AB
	3	20,12 A	22,05 A	69,80 AB	8,01 B	15,02 B	19,60 A	27,79 A	14,37 A	205,71 A
	5	21,17 A	19,15 A	46,12 B	6,15 BC	16,40 B	15,74 A	30,21 A	16,73 A	162,84 AB
	7	18,09 A	19,18 A	51,40 AB	4,99 C	14,00 AB	13,97 A	27,53 A	1 5,36 A	1 45,56 B
	Média	19,49 a	19,53 a	73,67 a	7,49 a	13,88 a	16,88 a	29,02 a	15,60 a	128,53 a
BR 205	1	21,61 A	20,29 A	74,57 A	12,58 A	9,03 A	1 8,79 A	27,78 AB	18,32 A	19 8,5 9 A
	3	22,38 A	20,38 A	56,74 A	7,58 B	12,13 A	17,12 AB	25,95 A	13,98 B	184,84 A
	5	26,97 B	27,76 B	54,05 A	6,69 B	13,62 B	15,80 AB	32,94 B	19,87 A	161,48 AB
	7	23,68 AB	27,49 B	58,71 A	6,15 B	10 ,22 AB	13,39 B	28,63 AB	18,02 A	129,47 B
	Média	23,66 b	23,98 b	61,02 a	8,25 a	11,25 b	16,27 a	28,82 a	17,55 a	168,59 b
CV (%)		12,1	12,2	57,6	23,6	24,7	18,9	14,9	17,5	20,3

Tabela 22. Teores de zinco, cobre e manganês em folhas, colmo, e raiz de dois genótipos de milho, em função do intervalo entre irrigações. (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

Médias seguidas de mesma letra maiúscula dentro de genótipos e minúscula entre genótipos não diferem entre si, pelo teste Tukey, (p≤0,05).

4.2.7 Açúcares solúveis e prolina

Os teores de açúcares solúveis totais nas folhas de ambos os genótipos é visto na Figura 17A. No genótipo BR 2121 não houve diferença entre os tratamentos para essa variável, enquanto que no genótipo BR 205 o teor de açúcares solúveis aumentou com o aumento no intervalo de supressão entre as irrigações.

Esses resultados sugerem que açúcares solúveis podem ser de grande importância no ajustamento osmótico nas folhas de BR 205. Premachandra et al. (1989, 1992) encontraram importante contribuição dos açúcares para o ajustamento osmótico em folhas de milho. Os mecanismos pelos quais os açúcares solúveis são acumulados em folhas sob estresse hídrico podem incluir aumento na hidrólise do amido, síntese por outras rotas ou diminuição na conversão para outros produtos (Jones, Osmond e Turner, 1980).

No colmo de ambos os genótipos, entretanto, os teores de açúcares solúveis (Figura 17B) foram significativamente reduzidos pela deficiência hídrica. A redução na atividade fotossintética e a diminuição da exportação das folhas para o colmo certamente foram as causas para a redução na concentração de açúcares nos colmos.

O teor de prolina na folha (Figura 18) diferiu entre os genótipos. No genótipo BR 205 a concentração desse aminoácido foi baixa e não diferiu entre os tratamentos, enquanto que no BR 2121 foi significativamente superior no tratamento T5, que à época da coleta da folha representava o tratamento sob deficiência hídrica, sendo que os demais tratamentos (T3 e T7) haviam sido irrigados no dia anterior, ou seja encontravam-se em recuperação do estresse. Isso pode significar que se há alguma contribuição da prolina para o ajustamento osmótico nesse genótipo isso não foi detectado pela análise das curvas pressão-volume, realizada sob condições de turgidez, já que nessas condições o teor de prolina cai rapidamente (Thakur e Rai, 1981). Há evidências de que a prolina e outros aminoácidos que aumentam sob seca desempenham importante papel na estabilização de proteínas em condições de aquecimento (Arakawa e Timasheff, 1985) situação esta que ocorre em folhas de plantas sob estresse hídrico.

A prolina é considerada o principal soluto osmótico contribuindo para o ajustamento osmótico e consequentemente, manutenção do turgor, em ápices radiculares de milho (Ober e Sharp, 1994; Voetberg e Sharp, 1991).

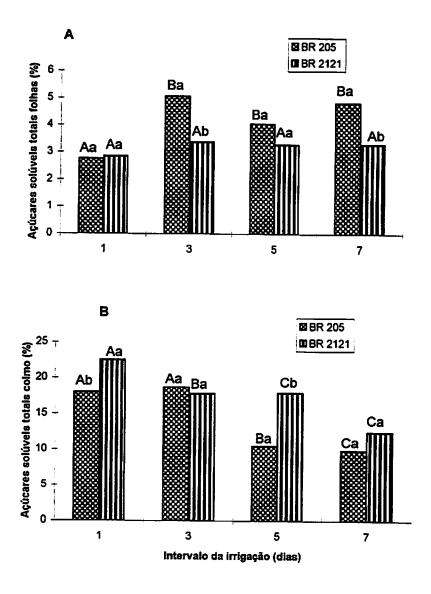


Figura 17. Açúcares solúveis totais em folhas (A) e colmo (B) de plantas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a diferentes intervalos entre irrigações (1, 3, 5 e 7 dias). Letras maiúsculas comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos e minúsculas comparam genótipos dentro de intervalos da irrigação, pelo teste Tukey (p≤0,05) (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

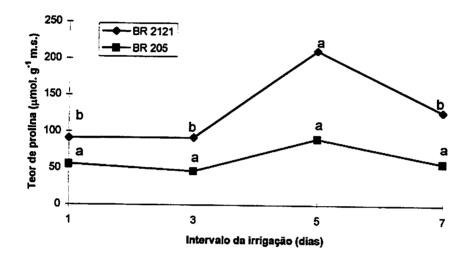


Figura 18. Teor de prolina em folhas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a diferentes intervalos entre irrigações (1, 3, 5 e 7 dias). As letras comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos, pelo teste Tukey (p≤0,05). À época da amostragem os tratamentos T3 e T7 estavam em recuperação do estresse (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

4.2.8 Enzimas do metabolismo do nitrogênio

A redutase do nitrato (RN) na folha apresentou atividade significativamente superior no tratamento T7 (recuperação de estresse severo) em ambos os genótipos (Figura 19A). Em BR 2121 a atividade dessa enzima não diferiu entre os demais tratamentos, entretanto em BR 205 no tratamento T5 (estresse) a atividade da RN foi inferior aos demais tratamentos. O genótipo BR 205 mostrou atividade superior da enzima em todos os tratamentos. Segundo Shanner e Boyer (1976a), a atividade da RN nas folhas é regulada pelo fluxo de nitrato para as mesmas. Uma possível explicação para o aumento da atividade da RN no tratamento T7 pode ser o fluxo intenso de nitrato neste tratamento após a irrigação, favorecido pelo acúmulo de nitrato no solo, como consequência do reduzido número de irrigações no tratamento.

A atividade da GS seguiu padrões semelhantes à da RN com maior atividade nos tratamentos sob recuperação (Figura 19B). Porém não houve diferença significativa entre os tratamentos. A Fd-GOGAT apresentou comportamento diferente entre os genótipos com relação aos tratamentos hídricos (Figura 19C). No genótipo BR 205 observou-se atividade superior desta enzima no tratamento T5 (estresse) e no genótipo BR 2121 a atividade desta enzima foi inferior no controle (T1). Entretanto as diferenças observadas entre os tratamentos não foram significativas (p<0,05).

Navari-Izzo, Quartacci e Izzo (1990) encontraram aumento significativo em diversos aminoácidos livres, incluindo glutamato, na parte aérea de plantas de milho sob estresse hídrico. É possível que isso explique, em parte, a maior atividade da Fd-GOGAT nos tratamentos sob estresse (T5) no presente trabalho. É provável que esta enzima não seja tão susceptível ao estresse hídrico o quanto é a RN.

A literatura é escassa quanto a relatos das atividades das enzimas GS e Fd-GOGAT, em plantas de milho sujeitas à deficiência hídrica. Em folhas de tomate, Berteli et al. (1995) encontraram aumento na atividade da Fd-GOGAT sob estresse salino, o que relacionaram ao requerimento de um maior suprimento de glutamato, necessário para dar suporte ao aumento na concentração de prolina, comum em situações de estresse.

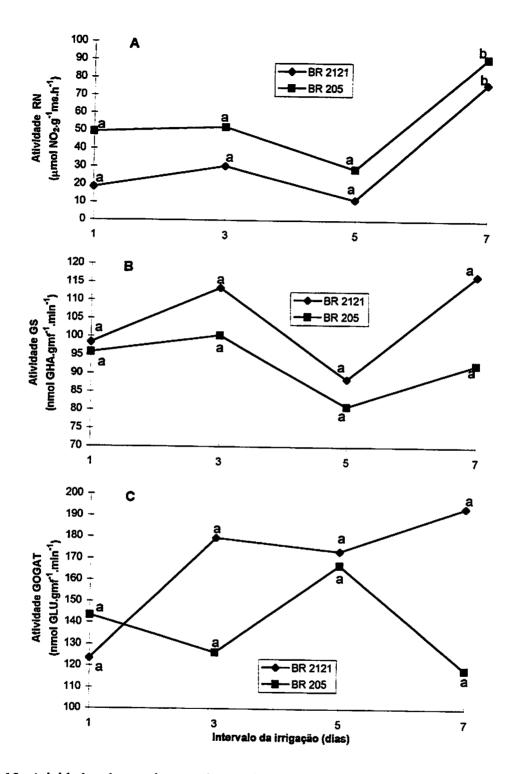


Figura 19. Atividades das enzimas redutase do nitrato (A), glutamina sintetase (B) e glutamato sintase (C), em folhas dos genótipos de milho BR 2121 e BR 205 submetidos a diferentes intervalos entre irrigações (1, 3, 5 e 7 dias). Médias de 3 repetições. As letras comparam intervalos da irrigação dentro de genótipos, pelo teste Tukey (p≤0,05). À época da amostragem os tratamentos T3 e T7 estavam em recuperação do estresse. (EMBRAPA/SETE LAGOAS-MG, 1996).

5 CONCLUSÕES

O parcelamento da adubação de cobertura de N e K, nas doses utilizadas, não mostrou efeito sobre o crescimento e produção de plantas de BR 2121 e BR 205.

A área foliar e altura de plantas do genótipo BR 205 mostraram-se mais sensíveis ao déficit hídrico, no campo, que a de BR 2121.

A matéria seca de espigas foi significativamente reduzida pela supressão da irrigação aos 10 DanF, e foi a responsável pela redução na matéria seca total da parte aérea, aos 30 dias após floração.

O genótipo BR 205 teve os teores de nutrientes mais reduzidos pela supressão da irrigação nos tecidos vegetativos, enquanto que nos grãos essa redução foi maior no BR 2121. O déficit hídrico, neste genótipo, afetou a translocação dos nutrientes. Em ambos os genótipos, a deficiência hídrica provocou acúmulo de Fe e B em folhas e grãos.

O teor de Na foi superior no BR 2121, e nesse genótipo a supressão da irrigação aos 10 DanF reduziu os teores desse íon. O Si teve seus teores reduzidos pela supressão da irrigação em folhas e pendão do BR 205, genótipo que apresentou os mais baixos teores desse elemento. Os teores de Al foram inferiores e indiferentes ao deficit hídrico no BR 2121.

O deficit hídrico, sobretudo quando houve supressão da irrigação aos 10 DanF e 15 DapF, reduziu a produtividade em ambos os genótipos, porém BR 205, foi o genótipo mais afetado, tanto em produção de espigas e grãos como no índice de colheita.

Em casa de vegetação, ambos os genótipos apresentaram sensibilidade estomática ao estado hídrico do solo e ao DPV, sendo que o genótipo BR 2121 apresentou ajustamento superior quando o estresse hídrico foi mais severo. Apenas o genótipo BR 205 apresentou ajustamento osmótico na folha, como resposta ao deficit hídrico.

A altura de plantas, área foliar e diâmetro de colmo foram significativamente reduzidos pelo déficit hídrico. Como no campo, a área foliar de BR 205 foi mais sensível ao déficit hídrico que a de BR 2121.

A matéria seca de raizes e parte aérea foram sensivelmente reduzidas pelo deficit hídrico induzido pelo aumento no intervalo entre irrigações. A relação raiz/parte aérea não variou significativamente, entre os tratamentos. A matéria seca radicular do BR 205 foi mais sensível ao deficit hídrico do que a do BR 2121.

A concentração de N e P, em ambos os genótipos, e K e Mg, em BR 205, aumentaram com o aumento no intervalo entre irrigações, como consequência de uma maior redução no crescimento que na absorção desses nutrientes.

Os açúcares solúveis totais juntamente com K e Mg provavelmente foram os principais contribuintes para o ajustamento osmótico nas folhas do BR 205.

O teor de prolina livre na folha mostrou sensibilidade ao deficit hídrico no genótipo BR 2121.

A RN foi mais sensível ao deficit hídrico do que GS e Fd-GOGAT. Houve atividade superior desta enzima na recuperação de estresse severo.

O genótipo BR 2121 apresentou uma maior estabilidade de produção quando houve limitação hídrica no estádio reprodutivo; em casa de vegetação esse genótipo apresentou uma maior sensibilidade estomática e maior produção de raízes. Esses fatores analisados conjuntamente sugerem uma maior tolerância à seca neste genótipo em comparação ao BR 205.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAKAWA, T.; TIMASHEFF, S. N. The stabilization of proteins by osmolytes. Biophysical Journal, Bethesda, v.47, p.411-414, 1985.
- BARCELO, J.; GUEVARA, P.; POSCHENRIEDER, C. H. Silicon amelioration of aluminum toxicity in teosinte (*Zea mays L. ssp mexicana*). Plant and Soil, Netherlands, v.154, n.2, p.249-255, July 1993.
- BARDZIK, J. M.; MARSH JR., H. V.; HAVIS, J. R. Effects of water stress on the activities of three enzymes in maize seedlings. Plant Physiology, Maryland, v.47, n.3, p.828-831, June 1971.
- BASSETTI, P.; WESTGATE, M. E. Water deficit affects receptivity of maize silks. Crop Science, Madison, v.33, n.2, p.279-282, Mar./Apr. 1993.
- BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for waterstress studies. **Plant and Soil**, Netherlands, v.39, n.2, p.205-207, 1973.
- BEADLE, C. L.; STEVENSON, K. R.; NEUMANN, H. H.; THURTELL, G. W.; KING, K. M. Diffusive resistance, transpiration, and photosynthesis in single leaves of corn and sorghum in relation to leaf water potential. Canadian Journal of Plant Science, Ottawa, v.53, p.537-544, July 1973.

- BEGG, J. E. Morphological adaptations of leaves to water stress. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. Adaptation of plant to water and high temperature stress. New York: John Wiley & Sons, p.33-42. 1980.
- BERKOWITZ, G. A.; CHEN, C.; GIBBS, M. Stromal acidification mediates *in vivo* water stress inhibition of non-stomatal-controlled photosynthesis. Plant Physiology, Maryland, v.72, n.4, p.1123-1126, Dec. 1983.
- BERTELI, F.; CORRALES, E.; GUERRERO, C.; ARIZA, M. J.; PLIEGO, F.; VALPUESTA,
 V. Salt stress increases ferredoxin-dependent glutamate synthase activity and protein level in the leaves of tomato. Physiologia Plantarum, Copenhagen, v.93, n.2, p.259-264, Feb. 1995.
- BJÖRKMAN, O.; POWLES, S. B. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. Planta, Berlin, v.161, n.6, p.490-504, Dec. 1984.
- BLACKMAN, P. G.; DAVIES, W. J. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. Journal of Experimental Botany, Oxford, v.36, n.162, p.39-48, Jan. 1985.
- BLUMWALD, E.; POOLE, R. J. Salt tolerance in suspension cultures of sugar beet. Induction of Na⁺/H⁺ antiport activity at the tonoplast by growth in salt. Plant Physiology, Maryland, v.83, n.4, p.884-887, Dec. 1987.
- BOLLARD, E. G. Involvement of unusual elements in plant growth and nutrition. In: LÄUCHLI, A.; BIELESKI, R. L. (eds.). Encyclopedia of plant physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1983. v.15B. p.695-755.
- BOYER, J. S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiology, Maryland, v.46, n.2, p.233-235, Aug. 1970a.
- BOYER, J. S. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. Plant Physiology, Maryland, v.46, n.2, p.236-239, Aug. 1970b.
- BOYER, J. S. Plant productivity and environment. Science, Washington, v.218, n.4571, p.443-448, Oct. 1982.

- BOYER, J. S. Advances in drought tolerance in plants. Advances in Agronomy, New York, v.56, p.187-218, 1996.
- BOYER, J. S.; JOHNSON, R. R.; SAUPE, S. G. Afternoon water deficits and grain yields in old and new soybean cultivars. Agronomy Journal, Madison, v.72, n.6, p.981-986, Nov./Dec. 1980.
- BOYLE, M. G.; BOYER, J. S.; MORGAN, P. W. Stem infusion in maize plants. Crop Science, Madison, v.31, n.5, p.1241-1245, Sept./Oct. 1991a.
- 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, Madison, v.31, n.5, p.1246-1252, Sept./Oct. 1991b.
- BUNCE, J. A. Comparative responses of leaf conductance to humidity in single attached leaves. Journal of Experimental Botany, Oxford, v.32, n.134, p.629-634, 1981.
- CHAPIN, F. S. III. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. In: MOONEY, H. A.; WINNER, W. E.; PELL, E. J. (eds.) Response of plants to multiple stresses. San Diego: Academic Press, 1991. p.67-88.
- CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. Journal of Experimental Botany, Oxford, v.42, n.234, p.1-16, Jan. 1991.
- CHAVES, M. M. Carbon assimilation by plants under water and high temperature stress regulation at the leaf and the whole plant level. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISIOLOGIA VEGETAL, 5, Lavras, 1995. Conferências... Lavras: SBFV/UFLA, 1995. p.75-90.
- CLAASSEN, M.M.; SHAW, R. H. Water deficits effects on corn. II. Grain components. Agronomy Journal, Madison, v.62, n.4, p.652-655, July/Aug. 1970.

- COELHO, A. M. Fertigação. In: COSTA, E. F. da; VIEIRA, R. F.; VIANA, P. A. (eds.) Quimigação: aplicação de produtos químicos e biológicos via irrigação. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1994. p.201-228.
- COELHO, A. M.; FRANÇA, G. E. de. Adubação potássica em cultivos sucessivos de milho e feijão sob irrigação. Produção de grãos e silagem. Relatório técnico anual do Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo 1992-1993. Sete Lagoas: EMBRAPA/CNPMS, 1994. v.6, p.36-38.
- CORNIC, G.; LE GOUALLEC, J. L.; BRIANTAIS, J. M.; HODGES, M. Effect of dehydration and high light on photosynthesis of two C₃ plants (*Phaseolus vulgaris* L. and *Elatostema repens* (Lour.) Hall f.). Planta, Berlin, v.177, n.1, p.84-90, Jan. 1989.
- CUTLER, J. M.; SHAHAN, K. W.; STEPONKUS, P. L. Characterization of internal water relations of rice by a pressure-volume method. Crop Science, Madison, v.19, n.5, p.681-685, Sept./Oct. 1979.
- DAI, Z.; EDWARDS, G. E.; KU, M. S. B. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (Castor Bean) by leaf to air vapor pressure deficit. Plant Physiology, Maryland, v.99, n.4, p.1426-1434, Aug. 1992.
- DAVIES, W. J.; TARDIEU, F.; TREJO, C. L. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil?. Plant Physiology, Maryland, v.104, n.2, p.309-314, Feb. 1994.
- DAVIES, W. J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, Palo Alto, v.42, p.55-76, 1991.
- DOUGALL, D. K. Evidence for the presence of glutamate synthase in extracts of carrot cell cultures. Biochemical and Biophysical Research Communications, San Diego, v.58, p.639-649, 1974.

- DOWSWELL, C. R.; PALIWAL, R. L.; CANTRELL, R. P. Maize in the third world. Boulder: Westview Press, 1996. 268p.
- DUBÉ, P. A.; STEVENSON, K. R.; THURTELL, G. W.; HUNTER, R. B. Effects of water stress on leaf transpiration, transpiration rates in dark and cuticular resistance to water vapor diffusion of two corn inbreds. Canadian Journal of Plant Science, Ottawa, v.55, n.3, p.565-572, July 1975.
- EMADIAN, S. F.; NEWTON, R. J. Growth enhancement of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) by silicon. Journal of Plant Physiology, v.134, n.1, p.98-103, 1989.
- ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blücher. 1974. 293p.
- FELLOWS, R. J.; BOYER, J. S. Structure and activity of chloroplasts of sunflower leaves having various water potentials. Planta, Berlin, v.132, n.3, p.229-239, 1976.
- FLANNERY, R. L. Exigências nutricionais do milho em estudo de produtividade máxima. Informações Agronômicas, Piracicaba, n.37, p.6-7, Mar. 1987.
- FORNASIERI FILHO, D. A Cultura do milho. Jaboticabal: FUNEP. 1992. 273p.
- FOY, C. D., CHANEY, R. L., WHITE, M. C. The physiology of metal toxicity in plants. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v.29, p.511-566, 1978.
- FRANCIS, C. A.; RUTGER, J. M.; PALMER, A. F. E. A rapid method for plant leaf area estimation in maize (Zea mays L.). Crop Science, Madison, v. 9, n.5, p.537-539, Sept./Oct. 1969.
- FREDERICK, J. R.; BELOW, F. E.; HESKETH, J. D. Carbohydrate, nitrogen and dry matter accumulation and partitioning of maize hybrids under drought stress. Annals of Botany, London, v.66, n.4, p.407-415, Oct. 1990.
- GALON, J. A.; BAUMGARTNER, J. G.; BANZATTO, D. A. Adubação nitrogenada e potássica em cultivares de milho (Zea mays L.): I. Efeitos sobre os teores foliares dos nutrientes. In:

CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 21, Londrina, 1996. Resumos... Londrina: ABMS/IAPAR, 1996. p.132.

- GENTY, B.; BRIANTAIS, J. M.; SILVA, J. B. V. da. Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. **Plant Physiology**, Maryland, v.83, n.2, p.360-364, Feb. 1987.
- GOLLAN, T.; PASSIOURA, J. B.; MUNNS, R. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v.13, n.4, p.459-464. 1986.
- GUIMARÃES, P. E. O.; PARENTONI, S. N.; SANTOS, M. X.; LOPES, M. A.; GAMA, E. E.
 G.; SILVA, A. E.; VIEIRA JÚNIOR, P. A.; PACHECO, C. A. P. BR 2121 Híbrido amarelo de milho com qualidade proteica melhorada (QPM). In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 21, Londrina, 1996. Resumos... Londrina: ABMS/IAPAR, 1996. p.17.
- HALL, A. J.; LEMCOFF, J. H.; TRAPANI, N. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components, and their determinants. Maydica, Bergamo, v.26, n.1, p.19-38, 1981.
- HANSON, A. D.; HITZ, W. D. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v.33, p.163-203, 1982.
- HEITHOLT, J. J.; JOHNSON, R. C.; FERRIS, D. M. Stomatal limitation to carbon dioxide assimilation in nitrogen- and drought -stressed wheat. Crop Science, Madison, v.31, n.1, p.131-139, Jan./Feb. 1991.
- HERRERO, M. P.; JOHNSON, R. R. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. Crop Science, Madison, v.21, n.1, p.105-110, Jan./Feb. 1981.
- HIROCE, R.; FURLANI, A. M. C.; LIMA, M. Extração de nutrientes na colheita por populações e híbridos de milho. Campinas: IAC, 1989. 24p. (Boletim Científico, 17).

- HORIGUCHI, T. Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants. IV. Effects of silicon alleviation of manganese toxicity of rice plants. Soil Science and Plant Nutrition, Tokyo, v.34, n.1, p.65-73, Mar. 1988.
- HSIAO, T. C. Plant responses to water stress. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v.24, p.518-570, 1973.
- HUANG, B. R.; TAYLOR, H. M.; McMICHAEL, B. L. Effects of temperature on the development of metaxylem in primary wheat roots and its hydraulic consequence. Annals of Botany, London, v.67, n.2, p.163-166, Feb. 1991.
- HUFFAKER, R. C.; RADIN, T.; KLEINKOPF, G. E.; COX, E. L. Effects of mild water stress on enzymes of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. Crop Science, Madison, v.10, n.5, p.471-474, Sept./Oct. 1970.
- INGRAM, J.; BARTELS, D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, Palo Alto, v.47, p.377-403, 1996.
- ISLAM, A. K. M. S.; ASHER, C. J.; EDWARDS, D. G. Responses of plants to calcium concentration in flowing solution culture with chloride or sulphate as the counter-ion. Plant and Soil, Netherlands, v.98, n.3, p.377-395, 1987.
- ISMUNADJI, M.; ARDJASA, W. S. Potash fertilization for lowland rice can prevent iron toxicity losses. Better Crops International, Atlanta, v.5, n.2, p.12-14, Dec. 1989.
- JARVIS, P. G. Stomatal response to water stress in conifers. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. (ed.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. New York: John Wiley and Sons. 1980. p.105-122.
- JONES, H. G. Plants and microclimate. 2.ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1992, 428 p.

- JONES, M. M.; OSMOND, C. B.; TURNER, N. C. Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v.7, n.2, p.193-205, 1980.
- JONES, M. M.; TURNER, N. C. Osmotic adjustment in expanding and fully expanded leaves of sunflower in response to water deficits. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v.7, n.1, p.181-189, 1980.
- JONES, R. J.; GENGENBACH, B. G.; CARDWELL, V. B. Temperature effects on *in vitro* kernel development of maize. Crop Science, Madison, v.21, n.5, p.761-766, Sept./Oct. 1981.
- JORDAN, W. R.; SHOUSE, P. J.; BLUM, A.; MILLER, F. R.; MONK, R. L. Environmental physiology of sorghum. II. Epicuticular wax load and cuticular transpiration. Crop Science, Madison, v.24, n.6, p.1168-1173, Nov./Dec. 1984.
- KAISER, W. M. Correlation between changes in photosynthetic activity and changes in total protoplast volume in leaf tissue from hygro-, meso-, and xerophytes under osmotic stress. Planta, Berlin, v.154, n.2, p.538-545, Feb. 1982.
- KAISER, W. M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. Physiologia Plantarum, Copenhagen, v.71, n.1, p.142-149, Sep. 1987.
- KAISER, W. M.; SCHROPPEL-MEIER, G.; WIRTH, E. Enzyme activities in an artificial stroma medium. An experimental model for studying effects of dehydration on photosynthesis. Planta, Berlin, v. 167, n.2, p.292-329, Feb. 1986.
- KARAMI, E.; KRIEG, D. R.; QUISENBERRY, J. E. Water relations and carbon-14 assimilation of cotton with different leaf morphology. Crop Science, Madison, v.20, n.4, p.421-426, July/Aug. 1980.

- KARMOKER, J. L.; CLARKSON, D. L.; SAKER, L. R.; ROONEY, J. M.; PURVES, J. V. Sulphate deprivation depresses the transport of nitrogen to the xylem and the hydraulic conductivity of barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. Planta, Berlin, v.185, n.2, p.269-278, Oct. 1991.
- KOCHIAN, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. Annual. Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, Palo Alto, v.46, p.237-260, 1995.
- KRAMER, P. J. Water relations of plants. New York: Academis Press, 1983. 489p.
- LAFFRAY, D.; LOUGUET, P. Stomatal responses and drought resistance. Bulletin de la Societe Botanique de France, Paris, v.137, n.1, p.47-60, 1990.
- LANGE, O. L.; LÖSCH, R.; SCHULZE, E. D.; KAPPEN, L. Responses of stomata to changes in humidity. Planta, Berlin, v.100, n.1, p.76-86, May 1971.
- LILLO, C. Studies of diurnal variations of nitrate reductase activity in barley using various assay methods. Physiologia Plantarum, Copenhagen, v.52, p.357-362, 1983.
- LORENS, G. F.; BENNETT, J. M.; LOGGALE, L. B. Differences in drought resistance between two corn hybrids. II. Component analysis and growth rates. Agronomy Journal, Madison, v.79, n.5, p.808-813, Sept./Oct. 1987.
- LUDLOW, M. M.; MUCHOW, R. C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. Advances in Agronomy, New York, 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. 27p. (Circular Técnica, 20).
- MARSCHNER, H. Mineral nutrition of higher plants. 2.ed. London: Academic Press. 1995. 889p.

- MARTIN, B.; RUIZ-TORRES, N. A. Effects of water-deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) Plant Physiology, Maryland, v.100, n.2, p.733-739, Oct. 1992.
- MATTAS, R. E.; PAULI, A. W.; Trends in nitrate reduction and nitrogen fractions in young corn (Zea mays L.) plants during heat and moisture stress. Crop Science, Madison, v.5, n.1, p.181-184, Jan./Feb. 1965.
- MICHELENA, V. A.; BOYER, J. S. Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongation region of maize leaves. **Plant Physiology**, Maryland, v.69, n.5, p.1145-1149, May 1982.
- MORGAN, J. M. Osmoregulation as a criterion for drought tolerance in wheat. Australian Journal of Agricultural Research, Victoria, v.34, n.6, p.607-614, 1983.
- MORGAN, J. M. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v.35, p.299-319, 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**, Madison, v.11, n.3, p.368-372, May/June 1971.
- MUNNS, R.; SHARP, R. E. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soils of low water potential. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v.20, n.4/5, p.425-437, 1993.
- MYERS, P. N.; SETTER, T. L.; MADISON, J. T.; THOMPSON, J. F. Abscisic acid inhibition of endosperm cell division in cultured maize kernels. **Plant Physiology**, Maryland, v.94, n.3, p.1330-1336, Nov. 1990.
- NAVARI-IZZO, F.; QUARTACCI, M. F.; IZZO, R. Water-stress induced changes in protein and free aminoacids in field-grown maize and sunflower. Plant Physiology and Biochemistry, v.28, p.531-537, 1990.

- NESMITH, D. S.; RITCHIE, J. T. Effects of soil water-deficits during tassel emergence on development and yield component of maize (Zea mays). Field Crops Research, Amsterdam, v.28, p.251-256, 1992a.
- NESMITH, D. S.; RITCHIE, J. T. Maize (Zea mays L.) response to a severe soil water-deficit during grain-filling. Field Crops Research, Amsterdam, v.29, p.23-35, 1992b.
- NONAMI, H.; BOYER, J. S. Turgor and growth at low water potentials. Plant Physiology, Maryland, v.89, n.3, p.798-804, Mar. 1989.
- OBER, E. S.; SHARP, R. E. Proline accumulation in maize (Zea maysL.) primary roots at low water potentials. Plant Physiology, Maryland, v.105, n.3, p.981-987, July 1994.
- OHNISH, J.; FLÜGGE, U.; HELDT, H. W.; KANAI, R. Involvment of Na⁺ in active uptake of pyruvate in mesophyl chloroplasts of some C₄ plants. Plant Physiology, Maryland, v.94, n.3, p.950-959, Nov. 1990.
- OHTA, D.; MATSUI, J.; MATOH, T.; TAKAHASHI, E. Sodium requirement of monocotyledonous C₄ plants for growth and nitrate reductase activity. **Plant Cell Physiology**, Kyoto, v.29, n.8, p.1429-1432, Dec. 1988.
- O'REGAN, B. P.; CRESS, W. A.; VAN STADEN, J. Root growth, water relations, abscisic acid and proline levels of drought-resistant and drought-sensitive maize cultivars in response to water stress. South African Journal of Botany, v.59, n.1, p.98-104, 1993.
- OSMOND, C. B.; AUSTIN, M. P.; BERRY, J. A. BILLINGS, W. D.; BOYER, J. S.; DACEY, J. W. H.; NOBEL, P. S.; SMITH, S. D. Stress physiology and the distribution of plants. Bioscience, Washington, v.37, n.1, p.38-48, Jan. 1987.
- O'TOOLE, J. C.; BLAND, W. L. Genotypic variation in crop root systems. Advances in Agronomy, New York, v.41, p.91-145, 1987.
- O'TOOLE, J. C.; CRUZ, R. T. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. Plant Physiology, Maryland, v.65, n.3, p.428-432, Mar. 1980.

- PARKER, J. Drought-resistance mechanisms. In: KOZLOWSKI, T. T. (ed.). Water deficits and plant growth., New York: Academic Press. 1968. v.1.
- PITMAN, M. G. Ion uptake. In: PALEG, L. G.; ASPINALL, D. (ed.) The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Sydney: Academic Press. 1981, p.71-96.
- PREMACHANDRA, G. S.; SANEOKA, H.; FUJITA, K. Water stress and potassium fertilization in field grown maize (*Zea mays* L.): Effects on leaf water relations and leaf rolling. Journal of Agronomy and Crop Science, v.170, n.3, p.195-201, 1993.
- PREMACHANDRA, G. S.; SANEOKA, H.; FUJITA, K.; OGATA, S. Cell membrane stability and leaf water relations as affected by nitrogen nutrition under water stress in maize. Soil Science and Plant Nutrition, Tokyo, v.36, n.4, p.653-659, 1990.
- PREMACHANDRA, G. S.; SANEOKA, H.; FUJITA, K.; OGATA, S. Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize. Journal of Experimental Botany, Oxford, v.43, n.256, p.1451-1456, Nov. 1992.
- PREMACHANDRA, G.S.; SANEOKA, H.; KANAYA, M.; OGATA, S. Responses of relative growth rate, water relations and solute accumulation to increasing water deficits in maize. Journal of Plant Physiology, v.135, p.257-260, 1989.
- PRICE, A. H.; HENDRY, G. A. F. Iron-catalysed oxygen radical formation and its possible contribution to drought damage in nine native grasses and three cereals. Plant, Cell and Environment, Oxford, v.14, n.4, p.477-484, Apr. 1991.
- QUICK, W. P.; SIEGL, G.; NEUHAUS, E.; FEIL, R.; STITT, M. Short-term water stress leads to a stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose phosphate synthase. **Planta**, Berlin, v.177, n.4, p.535-547, Apr. 1989.
- RADIN, J. W. Responses of transpiration and hydraulic conductance to root temperature in nitrogen- and phosphorus -deficient cotton seedlings. Plant Physiology, Maryland, v.92, n.3, p.855-857, Mar. 1990.

- RASCIO, A.; CEDOLA, M. C.; TOPONI, M.; FLAGELLA, Z.; WITTMER, G. Leaf morphology and water status changes in *Triticum durum* under water stress. Physiologia Plantarum, Copenhagen, v.78, n.3, p.462-467, Mar. 1990.
- RAWSON, H. M.; TURNER, N. C.; BEGG, J. E. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. IV: Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v.5, n.2, p.195-209, 1978.
- RITCHIE, S. W.; HANWAY, J. J.; BENSON, G. O. How a corn plant develops. Ames: Iowa State University of Science and Technology, 1989. 21p. (Special Report, 48)
- SAAB, I. N.; SHARP, R. E.; PRITCHARD, J.; VOETBERG, G. S. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. Plant Physiology, Maryland, v.93, n.4, p.1329-1336, Aug. 1990.
- SARRUGE, J. R.; HAAQ, H. P. Análises químicas em plantas. Piracicaba: ESALQ. 1974. 122p.
- SATTELMACHER, B.; MARSCHNER, H.; KÜHNE, R. Effects of the temperature of the rooting zone on the growth and development of roots of potato (Solanum tuberosum L.). Annals of Botany, London, v.65, n.1, p.27-36, June 1990.
- SCHOLANDER, P. F.; HAMELL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. Science, Washington, v.148, n.3668, p.339-346, Apr. 1965.
- SCHRÖPEL-MEIER, G.; KAISER, W. M. Ion homeostasis in chloroplasts under salinity and mineral deficiency I. Solute concentrations in leaves and chloroplasts from spinach plants under NaCl or NaNO₃ salinity. Plant Physiology, Maryland, v.87, n.4, p.822-827, Aug. 1988.
- SCHUBERT, S.; LÄUCHLI, A. Sodium exclusion mechanisms at the root surface of two maize cultivars. Plant and Soil, Netherlands, v.123, n.2, p.205-209, Apr. 1990.



99

- SCHULZE, E. D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. Annual Review of Plant Physiology, Palo Alto, v.37, p.247-274, 1986.
- SCHULZE, E. D.; HALL, A. E. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. (eds.) Encyclopedia of plant physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1982. v.12B. p.181-230,
- SCHUSSLER, J. R.; WESTGATE, M. E. Maize kernel set at low water potential: I. sensitivity to reduced assimilates during early kernel growth. Crop Science, Madison, v.31, n.5, p.1189-1196, Sept./Oct. 1991a.
- SCHUSSLER, J. R.; WESTGATE, M. E. Maize kernel set at low water potential: II. sensitivity to reduced assimilates at pollination. Crop Science, Madison, v.31, n.5, p.1197-1203, Sept./Oct. 1991b.
- SCHUSSLER, J. R.; WESTGATE, M. E. Increasing assimilate reserves does not prevent kernel abortion at low water potential in maize. Crop Science, Madison, v34, n.6, p.1569-1576, Nov./Dec. 1994.
- SHARKEY, T. D.; BADGER, M. R. Effects of water stress on photosynthetic electron transport, photophosphorylation and metabolite levels of *Xanthium strumarium* cells. Planta, Berlin, v.156, n.3, p.199-206, Mar. 1982.
- SHANER, D. L.; BOYER, J. S. Nitrate reductase activity in maize (Zea mays L.) leaves I.Regulation by nitrate flux. Plant Physiology, Maryland, v.58, n.4, p.499-504, Oct. 1976a.
- SHANER, D. L.; BOYER, J. S. Nitrate reductase activity in maize (Zea mays L.) leaves II. Regulation by nitrate flux at low leaf water potential. Plant Physiology, Maryland, v.58, n.4, p.505-509, Oct. 1976b.

- SHARP, R. E.; DAVIES, W. J. Solute regulation and growth by roots and shoots of waterstressed maize plants. Planta, Berlin, v.147, n.1, p.43-49, 1979.
- SHARP, R. E.; HSIAO, T. C.; SILK, W. K. Growth of the maize primary root at low water potentials II. Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment. Plant Physiology, Maryland, v.93, n.4, p.1337-1346, Aug. 1990.
- SHARP, R. E.; SILK, W. K.; HSIAO, T. C. Growth of the maize primary root at low water potentials I. Spatial distribution of expansive growth. Plant Physiology, Maryland, v.87, n.1, p.50-57, May 1988.
- SINCLAIR, T. R.; BENNET, J. M.; MUCHOW, R. C. Relative sensitivity of grain yield and biomass accumulation to drought in field-grown maize. Crop Science, Madison, v.30, n.3, p.690-693, May/June 1990.
- SINCLAIR, T. R.; LUDLOW, M. M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. Australian Journal of Plant Physiology, Victoria, v.13, n.3, p.329-341, 1986.
- SINHA, S. K.; NICHOLAS, D. J. D. Nitrate reductase. In: PALEG, L. G.; ASPINALL, D. (eds.). The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Sydney: Academic Press. 1981, p. 145-169.
- SMIRNOFF, N.; STEWART, G. R. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences. Physiologia Plantarum, Copenhagen, v.64, n.2, p.133-140, June 1985.
- SNYDER, F. W.; CARLSON, G. E. Selecting for partitioning of photosynthetic products in crops. Advances in Agronomy, New York, v.37, p.47-72, 1984.
- SNOWDEN, R. E. D.; WHEELER, B. D. Iron toxicity to fen plant species. Journal of Ecology, Oxford, v.81, n.1, p.35-46, Jan. 1993.

- SOBRADO, M. A. Drought responses of tropical corn. 1. Leaf area and yield components in maize. Maydica, Bergamo, v.35, p.221-226, 1990.
- SOJKA, R. E.; STOLZY, L. H.; FISCHER, R. A. Seasonal drought response of selected wheat cultivars. Agronomy Journal, Madison, v.73, n.5, p.838-845, Sept./Oct. 1981.
- STASOVSKI, E.; PETERSON, C. A. The effects of drought and subsequent rehydration on the structure and vitality of Zea mays seedling roots. Canadian Journal of Botany, Ottawa, v.69, n.6, p.1170-1178, June 1991.
- STEPONKUS, P. L.; CUTLER, J. M.; O'TOOLE, J. C. Adaptation to water stress in rice. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. Adaptation of plant to water and high temperature stress. New York: John Wiley & Sons, 1980. p.401-418.
- STEWART, G. R.; RHODES, D. A. A comparison of the characteristics of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase from *Lemma minor* L. New Phytologist, Cambridge, v.79, p.257-268, 1977.
- THAKUR, P. S.; RAI, V. K. Growth characteristics and proline content in relation to water staus in two Zea mays L. cultivars during rehydration. Biologia Plantarum, Praha, v.23, n.2, p.98-103, 1981.
- TURNER, N. C. Crop water deficits: a decade of progress. Advances in Agronomy, New York, v.39, p.1-51, 1986.
- TURNER, N. C. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. Irrigation Science, Berlin, v.9, p.289-308, 1988.
- TURNER, N. C.; BEGG, J. E. Plant-water relations and adaptation to stress. Plant and Soil, Netherlands, v.58, n.1, p.97-131, Jan. 1981.
- TURNER, N. C.; JONES, M. M. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. Adaptation of plant to water and high temperature stress. New York: John Wiley & Sons, 1980. p.87-104.

- VOETBERG, G. S.; SHARP, R. E. Growth of the maize primary root at low water potentials. III. Role of increased proline deposition in osmotic adjustment. Plant Physiology, Maryland, v.96, n.4, p.1125-1130, Aug. 1991.
- VU, J. C V.; ALLEN JR., L. H.; BOWES, G. Drought stress and elevated CO₂ effects on soybean ribulose *bis*phosphate carboxylase activity and canopy photosynthetic rates. Plant Physiology, Maryland, v.83, n.3, p.573-578, Mar. 1987.
- VU, J. C. V.; YELENOSKY, G. Water deficit and associated changes in some photosynthetic parameters in leaves of 'Valencia' orange (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck.). Plant Physiology, Maryland, v.88, n.2, p.375-378, Oct. 1988.
- WESTGATE, M. E.; Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. Crop Science, Madison, v.34, n.1, p.76-83, Jan./Feb. 1994.
- WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize. Crop Science, Madison, v.25, n.5, p.762-769, Sept./Oct. 1985a.
- WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. Planta, Berlin, v.164, n.4, p.540-549, July 1985b.
- WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Silk and pollen water potentials in maize. Crop Science, Madison, v.26, n.5, p.947-951, Sept./Oct. 1986a.
- WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize. Crop Science, Madison, v.26, n.5, p.951-956, Sep./Oct. 1986b.
- WESTGATE, M. E.; BOYER, J. S. Water status of the developing grain of maize. Agronomy Journal, Madison, v.78, n.4, p.714-719, July/Aug. 1986c.
- WILSON, J. B. A review of evidence on the control of shoot : root ratio, in relation to models. Annals of Botany, London, v.61, n.4, p.433-449, Apr. 1988.

- WRIGHT, G. C.; SMITH, R. C. G.; MORGAN, J. M. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. III. Physiological responses. Australian Journal of Agricultural Research, Victoria, v.34, n.6, p.637-651, 1983.
- YAMAUCHI, M. Rice bronzing in Nigeria caused by nutrient imbalances and its control by potassium sulfate application. Plant and Soil, Netherlands, v.117, n.2, p.275-286, July 1989.
- YOSHIDA, S.; NAVASERO, S.A.; RAMIREZ, E. A. Effects of silica and nitrogen on some leaf characters of the rice plant. Plant and Soil, Netherlands, v.31, n.1, p.48-56, Aug. 1969.
- YOUNIS, M. A.; PAULI, A. W.; MITCHELL, H. L.; STICKER, F. C. Temperature and its interaction with light and moisture in nitrogen metabolism of corn (*Zea mays L.*) seedlings. Crop Science, Madison, v.5, n.2, p.321-326, Mar./Apr. 1965.
- ZHANG, J.; DAVIES, W. J. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth, Plant Cell and Environment, Oxford, v.13, p.277-285, 1990a.
- ZHANG, J.; DAVIES, W. J. Does ABA in the xylem control the rate of leaf growth in soil-dried maize and sunflower plants?. Journal of Experimental Botany, Oxford, v.41, n.230, p.1125-1132, Sept. 1990b.
- ZINSELMEIER, C.; WESTGATE, M. E.; JONES, R. J. Kernel set at low water potential does not vary with source/sink ratio in maize. Crop Science, Madison, v.35, n.1, p.158-163, Jan./Feb. 1995
- ZINSELMEIER, C.; LAUER, M. J.; BOYER, J. S. Reversing drought-induced losses in grain yield: sucrose maintains embryo growth in maize. Crop Science, Madison, v.35, n.5, p.1390-1400, Sept./Oct. 1995.
- ZINSELMEIER, C.; WESTGATE, M. E.; SCHUSSLER, J. R.; JONES, R. J. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize (Zea mays L.) ovaries. Plant Physiology, Maryland, v.107, n.2, p.385-391, Feb. 1995.