



ALEJANDRO SANDRIA DÍAZ

**FORMAÇÃO DE AERÊNQUIMA E FISIOLOGIA
DE DOIS GENÓTIPOS DE MILHO SOB
DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE
FÓSFORO E DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

LAVRAS – MG

2016

ALEJANDRO SANDRIA DÍAZ

**FORMAÇÃO DE AERÊNQUIMA E FISILOGIA DE DOIS
GENÓTIPOS DE MILHO SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE
FÓSFORO E DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das Exigências do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Fabrício José Pereira

Coorientador

Dr. Evaristo de Mauro Castro

LAVRAS – MG

2016

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha
Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados
informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Díaz, Alejandro Sandria.

Formação de aerênquima e fisiologia de dois genótipos de milho sob diferentes concentrações de fósforo e disponibilidade hídrica / Alejandro Sandria Díaz. – Lavras: UFLA, 2016.

62 p.

Dissertação (mestrado acadêmico) – Universidade Federal de Lavras, 2016.

Orientador(a): Fabrício José Pereira.

Bibliografia.

1. Anatomia radicular. 2. Déficit hídrico. 3. Solução fosfatada. 4. *Zea mays* L. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

ALEJANDRO SANDRIA DÍAZ

**FORMAÇÃO DE AERÊNQUIMA E FISIOLOGIA DE DOIS
GENÓTIPOS DE MILHO SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE
FÓSFORO E DISPONIBILIDADE HÍDRICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das Exigências do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 29 de agosto de 2016.

Dr. Paulo César Magalhães EMBRAPA

Dr. Douglas José Marques UNIFENAS

Dr. Fabrício José Pereira

Orientador

Dr. Evaristo de Mauro Castro

Coorientador

LAVRAS – MG

2016

À Agueda Díaz, minha mãe, por ser a guerreira lutadora na vida, por fazer de mim uma pessoa de bem e ser minha força de inspiração para continuar com os objetivos de vida.

Ao Enrique Romero, (meu pai adotivo) pela paciência e ensino e ao Alberto Sandria, meu pai biológico.

Aos meus avós, David Díaz e Adelina Luis, pelo exemplo de vida.

Ao Omar Romero, meu irmão, pela amizade e pelo apoio.

Ao Alexón Zaid, meu sobrinho e afilhado, por ser a força de minha vida em cada dia.

Obrigado por ser parte de minha vida.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia (CONACYT), pela confiança de permitir-me a concessão da bolsa para lograr este objetivo de vida.

À Universidade Federal de Lavras / Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, pela oportunidade e possibilidade da realização da formação profissional.

Ao Tecnológico Nacional do México (TecNM), pelo apoio na gestão da documentação e pelas passagens aéreas.

Ao Grupo COIMBRA das Universidades Brasileiras, pela oportunidade no acesso a Universidade Federal de Lavras.

À Embaixada do MÉXICO – BRASIL, pelo constante apoio em nossa estadia e pelos estudos no Brasil.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelos recursos ao Programa de Pós-Graduação e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento das análises nutricionais.

Ao Instituto Tecnológico de Úrsulo Galván (ITUG), pelo apoio na gestão da documentação na cidade do México.

Ao grupo comunitário La Mancha en Movimiento, S de S. S., pelo apoio para as viagens no Brasil.

Ao Dr. Fabricio José Pereira, pela orientação, pela paciência, e pelos ensinamentos fundamentais para minha formação.

Ao Dr. Evaristo Mauro de Castro, pela oportunidade concedida para formar parte dos mestrandos em Botânica Aplicada.

À Giselle Aguiar, (estudante de Biologia), pela ajuda na execução e realização do experimento de pesquisa, ao Marcio Pereira (Doutorando em Botânica), pela ajuda nas medições fisiológicas no experimento de pesquisa.

Ao Daniel Pérez (Mexicano), pelos conselhos, pela amizade e pela ajuda na execução do experimento de pesquisa.

À Adi Lazos (Mexicana), pela ajuda nos processos burocráticos no México, pela amizade e pelo apoio no Brasil.

À Eliana C Kneipp (secretária da Botânica), pela recepção a minha chegada à UFLA e ajuda nos processos burocráticos e, ao Daniel Silva (Doutorando em Botânica), por me ajudar a procurar o lugar que foi minha moradia e por me ensinar o funcionamento da universidade.

Aos grandes amigos que viraram família, Kiliani Arcia (Colombia), Soledad Jerez (Chile), Hilda Wencomo (Cuba), Yojana Menéndez (Cuba), Yesenia Mendoza (México), Carla de Pina (Cabo verde), Annelise Hernan (Bélgica), Daniel Pérez (México), Cristino (Brasil), João Cesar (Cabo verde), os mexicanos do Programa PROPAT-BRASIL-MÉXICO, Aos amigos e colegas do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada (PPGBA). Pelo apoio nesta fase de minha vida.

Aos amigos de Ecologia Funcional (INECOL), Dra. Patrícia Moreno, Dr. Sergio Guevara, Adi Lazos, Judith Bonavides, Lorena Sánchez, Nadia Guzmán, pela amizade, pelo ensino, pela indução na área de pesquisa e pelo apoio antes e durante o processo de formação de mestrado.

À Dra. Ofelia Ângulo, Dr. Jesus Flores, Lic. Estrella Armenta, Dra. Beatriz Paredes, Lic. Rejane de Deus, Dr. Marco António Díaz, pelo apoio na realização desta fase de minha vida.

RESUMO

A deficiência do fósforo no solo e as mudanças climáticas, têm promovido consequências negativas nas culturas agrícolas, originando mudanças estruturais e fisiológicas nas plantas afetando diretamente o crescimento e produtividade. Estas modificações ocorrem nas características fisiológicas, morfológicas, anatômicas, bioquímicas e moleculares. Poucos trabalhos são encontrados relacionando a deficiência de fósforo e estresse hídrico na formação de aerênquima, um tecido associado à tolerância à seca em condições naturais. Portanto, o presente trabalho aborda a relação entre estes fatores em plantas de milho como planta modelo na formação de aerênquima lisígeno. O objetivo foi avaliar as variações anatômicas radiculares e fisiológicas de genótipos de milho sob diferentes concentrações de fósforo e disponibilidades hídricas com foco no desenvolvimento de aerênquima e sua relação com a tolerância a esses fatores. O material vegetal consistiu de dois genótipos de milho contrastantes para a tolerância à seca, DKB 390 (tolerante) e BRS 1010 (sensível). As plantas foram submetidas por 30 dias à diferentes lâminas de irrigação sendo: capacidade de campo, 75%, 50% e 25% da capacidade de campo, aplicando solução nutritiva, modificada quanto ao teor de fósforo de 0,1; 0,4; 0,8 mM. Com um delineamento experimental inteiramente casualizado em esquema fatorial 3x4. Foram analisados: percentual de espaços intercelulares do aerênquima cortical, espessura da epiderme, espessura do córtex, espessura da endoderme, diâmetro dos elementos de vaso do metaxilema, percentual do xilema, percentual do floema no cilindro vascular, taxa assimilatória líquida, taxa de crescimento relativo, alocação de biomassa na raiz, alocação de biomassa no caule, alocação de biomassa na folha e a concentração de fósforo nas plantas. Observou-se que o milho DKB390 apresenta maior percentual de espaços intercelulares de aerênquima cortical do que milho BRS1010 independentemente da disponibilidade de água e de fósforo. As variáveis de espessura da epiderme, espessura do córtex, espessura da endoderme e diâmetro do metaxilema nos dois genótipos apresentaram diferenças significativas nos dois fatores. No entanto nas variáveis de crescimento só apresentaram diferenças significativas sob as diferentes disponibilidades hídricas. O que as diferentes disponibilidades de água não estimulam a formação de aerênquima nos genótipos de milho na zona pilífera, mas a deficiência de fósforo induz a formação de aerênquima apenas no genótipo DKB390, o qual demonstrou maior modificação na anatomia radicular o que pode atribuir uma melhor tolerância ao estresse hídrico, através da eficiência na condução da água.

Palavras-chave: Anatomia radicular. Déficit hídrico. Solução fosfatada. *Zea mays* L.

ABSTRACT

The deficiency of phosphorus in the soil and climatic changes have promoted negative consequences on agricultural crops, creating structural and physiological changes in plants, directly affecting the growth and productivity. These modifications occur in physiological, morphological, anatomical, biochemical and molecular characteristics. There are few studies relating the deficiency of phosphorus and water stress in the formation of aerenchyma, a tissue associated with drought tolerance in natural conditions. Therefore, this study discusses the relationship between these factors in maize plants as plant model in the formation of lysigenous aerenchyma. The objective was to evaluate the physiological and radicular anatomical variations of maize genotypes under different concentrations of phosphorus and water availability, with focus on the development of aerenchyma and its relationship with the tolerance to these factors. The plant material consisted of two maize genotypes contrasting for drought tolerance, DKB 390 (tolerant) e BRS 1010 (sensitive). The plants were submitted to different levels of irrigation by 30 days: field capacity, 75%, 50% e 25% of the field capacity, applying nutritive solution, modified on the phosphorus content of 0.1; 0.4; 0.8 mM., with a completely randomized experimental design in a 3x4 factorial schema. It was analyzed: percentage of intercellular spaces of the cortical aerenchyma, thickness of the epidermis, the thickness of the cortex, thickness of the endoderm, diameter of vessel elements of the metaxylem, percentage of xylem, percentage of phloem in the vascular cylinder, net assimilation rate, relative growth rate, biomass allocation in the root, biomass allocation in the stem, biomass allocation in sheet and the phosphorus concentration in plants. It was observed that the DKB390 maize presents a higher percentage of intercellular spaces of the cortical aerenchyma than BRS1010 maize regardless the water and phosphorus availability. The variables of thickness of the epidermis, thickness of the cortex, thickness of the endodermis and diameter of the metaxylem in both genotypes showed significant differences in the two factors. However, the growth variables only presented significant differences under different water availability. Different water availability does not stimulate the formation of aerenchyma in the maize genotypes in pilifera area, but phosphorus deficiency induce the aerenchyma formation only in DKB390 genotype, which demonstrated greater changes in root anatomy, which may provide a better tolerance to water stress, through water irrigation efficiency.

Keywords: Root anatomy. Water deficit. Phosphate solution. *Zea mays* L.

LISTA DE FIGURAS

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

- Figura 1 - Absorção de fósforo em plantas de milho DKB390 (tolerante a seca) e BRS 1010 (sensível à seca) sob as diferentes disponibilidades hídricas (A) e doses de fósforo (B).....41
- Figura 2 - Espaços intercelulares no aerênquima no milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca).....42
- Figura 3 - Percentual de espaços intercelulares no aerênquima dos genótipos de milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca) em relação a diferentes disponibilidades hídricas (A) e doses de fósforo (B).43
- Figura 4 - Secções transversais de raízes de milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca) evidenciando a proporção de espaços intercelulares no aerênquima cortical submetido a diferentes disponibilidades hídricas.44
- Figura 5 - Secções transversais de raízes de milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca) evidenciando a proporção de espaços intercelulares no aerênquima cortical submetido a diferentes doses de fósforo.....45

LISTA DE TABELAS

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

Tabela 1 - Crescimento em plantas de milho DKB 390 e BRS 1010 sob diferentes disponibilidades hídricas.	39
Tabela 2 - Crescimento de plantas de milho DKB 390 e BRS 1010 sob diferentes concentrações de fósforo.	40
Tabela 3 - Modificações nos tecidos radiculares dos genótipos de milho DKB390 (tolerante) e BRS1010 (sensível) sob as diferentes disponibilidades hídricas.	46
Tabela 4 - Características fisiológicas nos tecidos radiculares de plantas de milho DKB 390 e BRS 1010 sob as diferentes concentrações de fósforo.	47

LISTA DE ABREVIATURAS

C%	Percentual de alocação de biomassa do caule
F%	Percentual de alocação de biomassa foliar
FL%	Percentual do floema
R%	Percentual de alocação de biomassa da raiz
XI%	Percentual do xilema
ABA	Ácido abscísico
AE%	Percentual de espaços intercelulares do aerênquima cortical
Ci	Carbono interno
DM	Diâmetro do metaxilema
EED	Espessura da endoderme
EP	Espessura da epiderme
ETC	Espessura do córtex
TAL	Taxa assimilatória líquida
mM	Milimol
TCR	Taxa de crescimento relativo
µm	Micrômetros

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	13
1	INTRODUÇÃO	13
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1	Descrição e importância do milho	15
2.2	Efeito do fósforo no milho	16
2.3	Efeito do déficit hídrico na fisiologia do milho	17
2.4	Mecanismos de tolerância ao estresse hídrico	18
2.5	Aerênquima	20
3	CONSIDERAÇÕES GERAIS	22
	REFERÊNCIAS	23
	SEGUNDA PARTE	30
	ARTIGO 1 SECA E DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO RELACIONADOS À FORMAÇÃO DE AERÊNQUIMA EM MILHO E SUA RELAÇÃO COM O CRESCIMENTO	30

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

Na atualidade, os fenômenos climáticos são mais prolongados e extremos com impacto negativo nas plantas, causando mudanças em seu ambiente. A variação dos fenômenos climáticos é parcialmente devida às atividades antrópicas que dão origem às mudanças climáticas (YEPES; BUCKERIDGE, 2011). Essas mudanças climáticas têm tido consequências negativas nas culturas agrícolas, devido ao aumento das temperaturas e variações nos regimes pluviais, afetando diretamente o crescimento e produtividade das plantas (NELSON, 2009).

Além das mudanças climáticas, outro fator de impacto negativo nos cultivos é a deficiência de macronutrientes no solo, principalmente em regiões tropicais e subtropicais (GIASSON, 2000). Para enfrentar esses problemas avanços biotecnológicos vêm sendo desenvolvidos para melhorar as culturas, fazendo com que as plantas possam tolerar por tempo prolongado o estresse produzido pelos fatores bióticos ou abióticos (AGRO-BIO, 2009). O Brasil possui grande potencial agrícola, sendo considerado o único país tropical como um grande “*player*” no cenário agrícola mundial (SILVEIRA; BORGES; BUAINAIN, 2005).

A cultura do milho tem grande importância econômica, sua produtividade é resultado do potencial genético dos cultivares, das condições edafoclimáticas e do manejo da cultura (SANTOS; MATEUS; SOUZA, 2010). A Empresa Brasileira de Pesquisa em Agropecuária - EMBRAPA MILHO E SORGO (2010), informou que, na safra 2010/11, 362 cultivares de milho foram utilizados, entre elas 71 novas (12 variedades, 1 híbrido intervarietal, 10 híbridos, duplos, 16 híbridos triplos e 32 híbridos simples).

O milho DKB 390 se destaca pela tolerância ao déficit hídrico, alto potencial produtivo e excelente qualidade de colmo e raiz; por sua vez, o BRS 1010 é sensível ao déficit hídrico com ciclo precoce, mas possui alta eficiência na utilização do fósforo (PARENTONI et al., 2004). Devido aos efeitos do estresse biótico e abiótico produzidos nas plantas, sua resposta é desenvolver mecanismos a partir de adaptações anatômicas e fisiológicas com o propósito de sobreviver às condições nas quais estão submetidas (KOLB; JOLY, 2009).

Diante ao exposto e para contribuição com o conhecimento científico da adaptação das plantas aos fatores ambientais, no presente trabalho o objetivo foi avaliar as modificações na anatomia radicular e no crescimento dos genótipos de milhos DKB390 e BRS1010 contrastantes quanto à tolerância à seca.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Descrição e importância do milho

O milho (*Zea mays* L.) pertence à família Poaceae, essa cultura se originou mediante a domesticação pelas antigas culturas mesoamericanas a partir do “teocinte”, que é uma poácea similar ao milho que se reproduz naturalmente no México e América Central (SÁNCHEZ, 2011). O México é considerado como o país de origem, domesticação e diversificação do milho que conhecemos hoje em dia, sendo desde a antiguidade a principal fonte de alimento básico nas culturas mesoamericanas (TRUEBA, 2009). Portanto, o milho é o único cereal nativo das Américas (PATERNIANI; NASS; SANTOS, 2000).

A cultura do milho está espalhada por uma vasta região que vai desde o nível do mar até três mil e oitocentos metros de altitude, sendo cultivado em países de clima tropical, subtropical e temperado (ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN - FAO, 2001). O milho é uma das poáceas de maior importância econômica do mundo, utilizado para o consumo humano, animal e na produção industrial (FEDERAÇÃO DE INDÚSTRIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO - FIESP, 2015).

O milho é o cereal de maior volume de produção no mundo, estimando-se valores mundiais na safra 2016/2017 de até 1011,177 milhões de toneladas (UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE - USDA, 2016). Os Estados Unidos de América, China e Brasil são os países com maior produção, representando 70% da produção mundial, sendo assim um dos produtos agrícolas que produz maior entrada de divisas (FIESP, 2015; USDA; NATIONAL AGRICULTURAL STATISTICS SERVICE - NASS, 2015). No entanto, o milho segunda safra ou safrinha (cultivado nas entrelinhas da própria cultura do milho

da safra normal), apresenta um crescimento e importância no cenário econômico no Brasil (MANGILI; ELY, 2016), estimando-se uma produção do milho segunda safra de 52,3 milhões de toneladas neste ano 2016 (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2016).

Atualmente, o milho tem mostrado um melhor rendimento na produção, devido às variedades genéticas melhoradas que promovem mais potencial produtivo (TURRENT-FERNÁNDEZ; WISE; GARVEY, 2012). Os pequenos produtores preferem as variedades de milho locais, devido às vantagens que têm em solos e climas mais limitantes (TURRENT-FERNÁNDEZ; WISE; GARVEY, 2012). Uma alternativa viável na cultura do milho e outros cultivos é a seleção ou criação de genótipos tolerantes a estresses abióticos, que permitam ter uma maior viabilidade e rendimento sob alguns tipos de estresse (FIDELIS; MIRANDA; FALUBA, 2010).

2.2 Efeito do fósforo no milho

O fósforo (P) é classificado como um nutriente primário ou macronutriente, indispensável para o crescimento e desenvolvimento da planta. Possui um papel importante em processos vitais relacionados à transferência de energia, síntese de ácidos nucleicos, metabolismo de carboidratos, respiração, síntese de membranas, ativação de enzimas, reações de oxirredução sendo, portanto, essencial para os processos fisiológicos e crescimento das plantas (ABEL; TICCONI; DELATORRE, 2002; BATISTA, 2012; COELHO et al., 2006; RAUSCH; BUCHER, 2002; SCHÜNEMANN et al., 2004). O fornecimento de doses adequadas de P desde o início do desenvolvimento das culturas estimula o desenvolvimento radicular, é um nutriente importante para a formação dos primórdios das partes reprodutivas sendo essencial para a boa formação de frutos (ALMEIDA JÚNIOR et al., 2009)

Os solos das regiões tropicais e subtropicais têm, tipicamente, um baixo nível de P disponível, dessa forma, seu aproveitamento pelas plantas é muito restrito, a menos que sejam aplicados ao solo fertilizantes fosfatados. A deficiência de fósforo no solo é um dos principais problemas nutricionais, apenas superado pelo nitrogênio, sendo que esses nutrientes limitam a produção agrícola (HOLFORD, 1997; SANTOS et al., 2002). Segundo Sousa et al. (2012), os solos brasileiros apresentam uma baixa concentração de fósforo, o que é considerado como um dos fatores limitantes para o desenvolvimento e produção das plantas.

Além dos benefícios do fósforo para as plantas, uma deficiência desse nutriente reduz a respiração e a fotossíntese, além de reduzir a síntese de ácidos nucleicos e de proteínas (GRANT et al., 2001). Dessa forma, na deficiência do fósforo ocorrem modificações na anatomia das rices, como a formação de aerênquima radicular, que foram reportados em cultivos de feijão (FAN et al., 2003), sorgo (BATISTA, 2012), e no milho, tanto em linhagens transgênica e não transgênicas (COELHO et al., 2006).

2.3 Efeito do déficit hídrico na fisiologia do milho

A água é um dos fatores mais importantes para o desenvolvimento das plantas e a sua falta constitui uma das principais fontes de estresse. De acordo com Costa et al. (2008), o déficit hídrico é caracterizado quando a quantidade de água perdida pelo vegetal é maior que sua absorção e, seus efeitos na planta dependem da intensidade e do período da exposição à restrição hídrica. Dessa forma, a intensidade e duração do estresse hídrico influenciam na capacidade de tolerância das plantas (ENGELBRECHT; KURSAR, 2003; GARAU et al., 2009; LUNA et al., 2012).

Quando o déficit hídrico se apresenta paulatinamente, as plantas podem demonstrar aclimatização que advém de suas características morfológicas e

fisiológicas, principalmente na folha e raiz (POTTERS et al., 2007; SHAO; CHU; JALEEL, 2008). A deficiência hídrica reduz o crescimento das plantas, isso pode ser um reflexo das modificações na fisiologia das plantas, provocando: diminuição da área foliar, aceleração da senescência e abscisão das folhas, redução dos espaços intercelulares e do tamanho das células do mesofilo (CUTLER; BOTHA; STEVENSON, 2011).

Além da diminuição da concentração do carbono interfoliar, redução da fotossíntese (SOUZA et al., 2013). As mudanças nas reações fotossintéticas causadas pelo estresse hídrico conduzem à formação das espécies reativas de oxigênio (EROs) as quais promovem as reações oxidativas (GHANNOUM et al., 2003), contudo, essas EROs podem ser de muita importância nas respostas de defesa nas plantas ao estresse hídrico (MITTLER, 2002).

Além disso, o estresse hídrico promove o fechamento estomático, reduz a eficiência fotossintética e limita absorção de nutrientes (SILVA et al., 2006), causando perdas na produção de biomassa e dos grãos (ZARCO-PERELLÓ et al., 2005). No genótipo de milho DKB390 (tolerante a seca), ocorre um aumento da espessura da exoderme, maior número de elementos metaxilema, menor diâmetro dos elementos de vaso nas raízes, enquanto nas folhas ocorre um maior número de estômatos e menor distância entre os feixes vasculares (MAGALHÃES; SOUZA; ALBUQUERQUE, 2012).

Outras pesquisas mostraram que em genótipos de milho BRS1010 ocorre o aumento da concentração do carbono interno (Ci) e aumenta as concentrações de (ABA) ácido abscísico sob estresse hídrico (AVILA, 2015).

2.4 Mecanismos de tolerância ao estresse hídrico

Atualmente, as mudanças climáticas ocorrem com mais frequência, tendo como consequência mudanças nas estações do ano, alterações no regime da chuva

e períodos de estiagem mais prolongados e críticos (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE - IPCC, 2014; NEPOMUCENO et al., 2001).

Devido a esses fatores aos quais as plantas se encontram submetidas, elas podem modificar suas características fisiológicas, anatômicas, bioquímicas e moleculares, permitindo a sua sobrevivência (HAMMOND; BROADLEY; WHITE, 2004). Sendo assim, quando as plantas sofrem agressões por agentes abióticos e bióticos, elas são capazes de reagir através da ativação das barreiras físicas ou químicas (DIAS; RANGEL, 2007). Esse tipo de mecanismo de defesa é acionado com a interação entre a molécula indutora e proteínas nas membranas das células vegetais (RÖMER et al., 2012; RUFINO et al., 2012), permitindo a sinalização para as mudanças e uma maior adaptabilidade e desenvolvimento. Contudo, o tipo de resposta pode variar de acordo com a espécie e o fator no qual a planta se encontra.

No entanto, um mecanismo de aclimação pode se ativar quando a planta está exposta ao estresse hídrico (NILSEN; ORCUTT, 1996). Quando o déficit hídrico ocorre paulatinamente pode-se observar redução no crescimento da planta, na expansão foliar, na fotossíntese e no crescimento radicular (POTTERS et al., 2007; SHAO; CHU; JALEEL, 2008). O sistema radicular pode formar raízes adventícias com interconexões longitudinais de espaços de gás chamados aerênquima (VOESENEK et al., 2006).

Outro mecanismo de tolerância é o fechamento dos estômatos, que são os responsáveis pelo controle da transpiração nas plantas (TAIZ; ZEIGER, 2006), o fechamento ocorre quando o mesófilo começa a sofrer desidratação e é regulado pelo ácido abscísico (ABA) (AVILA, 2015; LEUNG; GIRAUDAT, 1998). Ao nível celular, outra resposta é o ajuste osmótico o qual diminui o potencial hídrico promovendo a entrada da água na planta (CUSHMAN, 2001). As modificações fisiológicas e anatômicas podem ser adaptações das plantas para reduzir custos

metabólicos para crescimento e exploração do solo e poder ter uma sobrevivência nesses ambientes.

2.5 Aerênquima

A formação de aerênquima é uma adaptação que muitas espécies vegetais possuem com a finalidade de tolerar diferentes tipos de fatores ambientais como: deficiência hídrica, alagamento e excesso ou deficiência de nutrientes (GONÇALVES; LYNCH, 2014; LYNCH, 2007). De acordo com o Cutler, Botha e Stevenson (2011), o aerênquima pode ser definido como um tecido parenquimático caracterizado pela presença de grandes espaços intercelulares, cuja função principal é auxiliar na troca de gases em raízes e caules submersos e aumentar a flutuabilidade em ambiente aquático, podendo ser encontrado em folhas hidromorfos e mesomorfos.

Sanchs (1982) descrevendo o mecanismo da formação de aerênquima relata que o tecido pode originar-se de modo esquizógeno (por separação das células gerando espaços intercelulares) e de modo lisígeno (formação a partir da morte celular gerando espaços intercelulares que posteriormente são preenchidos por gás). O desenvolvimento de aerênquima se efetua devido às condições impostas pelo ambiente, particularmente, pela falta de O₂ (EVANS, 2003; GONÇALVES; LYNCH, 2014; JACKSON; ARMSTRONG, 1999).

O aerênquima é característico das plantas hidrófitas, cuja formação do tecido lhes permite uma maior adaptação às condições de alagamento (ROCHA; MARTINS, 2011). Genótipos tolerantes ao alagamento intermitente como o milho “Saracura” têm demonstrado que a formação de aerênquima é uma adaptação anatômica fundamental para tolerar esse tipo de ambiente (PEREIRA et al., 2010; PIRES et al., 2015). Segundo Postma e Lynch (2011) e Siyiannis et al. (2012), a formação de aerênquima ocorre quando a planta se encontra

submetida à deficiência de nitrogênio, fósforo, sulfato e potássio. De acordo com Fan et al. (2003) e Postma e Lynch (2011), a formação de aerênquima é uma característica adaptativa para a aquisição de fósforo pela remobilização do nutriente presente nas células do córtex e está relacionada com a diminuição da taxa respiratória radicular, ocorrendo um aumento da eficiência metabólica para maior crescimento radicular e exploração do solo.

No entanto, o milho é considerado como uma planta modelo na formação de aerênquima lisígeno induzido pelo ambiente tanto no alagamento quanto na seca (LENOCHOVÁ; SOUKUP; VOTRUBOVÁ, 2009). As funções do aerênquima, de espécies submetidas à deficiência hídrica são: levar O₂ até as regiões internas das raízes espessas, favorecendo a difusão de oxigênio para as raízes (DREW, 1997), que estão associadas na redução da energia metabólica para as raízes em crescimento, além de diminuir a densidade de tecido radicular (LYNCH; HO, 2005). De acordo com Levitt (1980) a presença do aerênquima aumenta a resistência ao estresse hídrico nas plantas.

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Devido aos problemas nas plantas causados pelos fatores abióticos que refletem na produção agrícola, é necessário conhecer as respostas fisiológicas e anatômicas das plantas para tolerar o estresse ao qual estão submetidas.

REFERÊNCIAS

ABEL, S.; TICCONI, C. A.; DELATORRE, C. A. Phosphate sensing in higher plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 115, n. 1, p. 1-8, 2002.

AGRO-BIO. **Biotecnología & alimentación**. 2009. Disponível em: <<http://www.agrobio.org/bfiles/agro-biofile-27.pdf>>. Acesso em: 20 maio 2016.

ALMEIDA JÚNIOR, A. B. A. et al. Efeito de doses de fósforo no desenvolvimento inicial da mamoneira. **Revista Caatinga**, Mossoró, Brasil, v. 22, n. 1, p. 217-221, 2009.

ÁVILA, R. G. **Relação entre raízes, metabolismo antioxidante e ABA na fotossíntese e produtividade do milho sob déficit hídrico**. 2015. 53 p. Tese (Mestrado em Agronomia / Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2015.

BATISTA, D. K. **Características morfoanatômicas de raízes de milho e de sorgo cultivados sob diferentes concentrações de fósforo**. 2012. 87 p. Tese (Doutorado em Ciência do Solo) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

COELHO, G. T. C. et al. Formação de aerênquima em raízes de milho sob estresse de fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 5, n. 3, p. 443-449, 2006.

COSTA, R. C. L. et al. Biochemical and physiological responses in two *Vigna unguiculata* (L.) Walp. cultivars under water stress. **Agronomy Journal**, Madison, v. 7, p. 98- 101, 2008.

CUSHMAN, J. C. Osmoregulation in plants: implications for agriculture. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 41, n. 4, p. 758-769, 2001.

CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. **Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada**. Porto Alegre: Artmed, 2011. 304 p.

DIAS, G. B.; RANGEL, T. B. A. Indução de resistência em plantas: O papel do oxido nítrico. **Revista Capixaba de Ciência e Tecnologia**, Vitória, n. 3, p. 1-8, 2007.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 48, n. 1, p. 223-250, 1997.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA EM AGROPECUÁRIA MILHO E SORGO. **Cultivo do milho**. 2010. Disponível em: <http://www.cnpms.embrapa.br/publicacoes/milho_6_ed/cultivares.htm>. Acesso em: 20 fev. 2016.

ENGELBRECHT, B. M. J.; KURSAR, T. A. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plant. **Oecologia**, Berlin, v. 136, n. 3, p. 383-393, 2003.

EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, Cambridge, v. 161, p. 35-49, 2003.

FAN, M. et al. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 5, p. 493-506, 2003.

FEDERAÇÃO DE INDUSTRIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO. **Safra Mundial de milho 2015/2016: 2º levantamento do USDA**. Disponível em: <<http://www.fiesp.com.br/indices-pesquisas-e-publicacoes/safra-mundial-de-milho-2/>>. Acesso em: 29 mar. 2016.

FIDELIS, R. R.; MIRANDA, G. V.; FALUBA, J. J. Capacidade de combinação de populações de milho tropicais sob estresse de baixo nitrogênio. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 26, n. 3, p. 358-366, 2010.

GARAU, A. M. et al. Weeds in *Eucalyptus globulus* subs. *Maidenii* (F. Muell) establishment: effects of competition on sapling growth and survivorship. **New Forests**, Dordrecht, v. 37, n. 3, p. 251-264, 2009.

GHNNOUM, O. et al. Non-stomatal limitations are responsible for drought-induced photosynthetic inhibition in four C4 grasses. **New Phytologist**, Cambridge, v. 159, n. 3, p. 835-844, 2003.

GIASSON, E. Los principales factores ambientales de suelos que influyen sobre la productividad y el manejo. In: **MANUAL de prácticas integradas de manejo y conservación de suelos: basado en el curso de capacitación sobre el manejo y conservación de suelos**. 2000. Disponível em: <<ftp://ftp.fao.org/agl/agll/docs/lw8s.pdf>>. Acesso em: 19 mar. 2016.

GONÇALVES, S. L.; LYNCH, J. P. **Raízes de plantas anuais: tolerância a estresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipos.** Londrina: Embrapa Soja, 2014. 67 p. (Documentos, 357). Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/999754>>. Acesso em: 30 mar. 2016.

GRANT, C. A. et al. "The importance of early season phosphorus nutrition." **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 81, n. 2, p. 211-224, 2001.

HAMMOND, J. P.; BROADLEY, M. R.; WHITE, P. J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, London, v. 94, n. 3, p. 323-332, 2004.

HOLFORD, I. C. R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. **Australian Journal of Soil Research**, Melbourne, v. 35, n. 2, p. 227-239, 1997.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Estatística da produção agrícola janeiro de 2016.** Brasília, 2016. p. 1-72.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Cambio climático 2014: informe de síntesis.** Genebra, 2014. 157 p.

JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 1, p. 274-287, 1999.

KOLB, R. M.; JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, Oxford, v. 204, n. 7, p. 528-535, 2009.

LENOCHOVÁ, Z.; SOUKUP, A.; VOTRUBOVÁ, O. Aerenchyma formation in maize roots. **Biologia Plantarum**, Praha, v. 53, n. 2, p. 263-270, 2009.

LEUNG, J.; GIRAUDAT, J. Abscisic acid signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 49, n. 1, p. 199-222, 1998.

LEVITT, J. Water, radiation, salt and other stresses. In: _____. **Responses of plants to environmental stresses.** London: Academic, 1980. v. 2. 497 p.

LUNA, W. F. et al. Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. **Terra Latinoamericana**, Texcoco, v. 30, n. 4, p. 343-353, 2012.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and Soil**. Dordrecht, n. 269, p. 45-46, 2005.

LYNCH, J. P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, p. 493-512, 2007.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C.; ALBUQUERQUE, P. E. P. **Efeito do estresse hídrico na produção de grãos e na fisiologia da planta de milho**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2012. 39 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 51). Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/942408>>. Acesso em: 18 mar. 2016.

MANGILI, F. B.; ELY, D. F. Análise da relação da produção do milho safrinha com o balanço hídrico em Londrina (PR). **Geografia**, Londrina, v. 25, n. 1, p. 65-85, 2016.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002.

NELSON, G. C. et al. **Cambio climático**: el impacto en la agricultura y los costos de adaptación. Washington: International Food Policy Research Institute, 2009. p. 1-30. Disponível em: <<http://www.fao.org/agronoticias/agro-publicaciones/agro-publicacion-detalle/en/c/54369/>>. Acesso em: 18 mar. 2016.

NEPOMUCENO, A. L. et al. Tolerância à seca em 9 plantas. **Biociência & Desenvolvimento**, Brasília, n. 23, p. 12-18, nov./dez. 2001.

NILSEN, E. T.; ORCUTT, D. M. **Physiology of plant under stress**: abiotic factors. New York: J. Wiley, 1996.

ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN. **El maíz en los trópicos**: mejoramiento y producción. Roma, 2001. 392 p.

PARENTONI, S. N. et al. **Híbrido simples de milho BRS 1010**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2004. (Comunicado Técnico, 107). Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/487433/1/Com107.pdf>>. Acesso em: 19 mar. 2016.

- PATERNIANI, E.; NASS, L. L.; SANTOS, M. X. **O valor dos recursos genéticos de milho para o Brasil**: uma abordagem histórica da utilização do germoplasma. Brasília: Paralelo, 2000. v. 15, p. 11-41.
- PEREIRA, F. J. et al. Atividade do sistema antioxidante e desenvolvimento de aerênquima em raízes de milho 'Saracura'. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, p. 451-456, 2010.
- PIRES, M. F. et al. Etileno e peróxido de hidrogênio na formação de aerênquima em milho tolerante a alagamento intermitente. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 50, n. 9, p. 779-787, 2015.
- POSTMA, J. A.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, n. 3, p. 1190-1201, July 2011.
- POTTERS, G. et al. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 12, n. 3, p. 99-105, 2007.
- RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, Berlin, v. 216, n. 1, p. 23-37, 2002.
- ROCHA, D. C.; MARTINS, D. Adaptações morfoanatômicas de Cyperaceae ao ambiente aquático. **Planta Daninha**, Rio de Janeiro, v. 29, n. 1, p. 7-15, 2011.
- RÖMER, C. et al. Early drought stress detection in cereals: simplex volume maximisation for hyperspectral image analysis. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 39, n. 11, p. 878-890, 2012.
- RUFINO, C. A. et al. Desempenho de genótipos de milho submetidos ao déficit hídrico no estágio vegetativo. **Magistra**, Cruz das Almas, v. 24, n. 3, p. 217-225, 2012.
- SÁNCHEZ, G. J. J. **Diversidad del maíz y el Teocintle**. Guadalajara: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2011.
- SANCHS, J. A. **A text book of botany**. Oxford: Oxford University, 1882.
- SANTOS, H. Q. et al. Níveis críticos de fósforo no solo e na planta para gramíneas forrageiras tropicais, em diferentes idades. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 26, n. 1, p. 173-182, 2002.

SANTOS, N. C.; MATEUS, G. P.; SOUZA, L. C. D. Avaliação de híbridos de milho precoce na safrinha no oeste do estado de São Paulo. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 28., 2010, Goiânia. **Anais...** Goiânia: ABMS, 2010. p. 1-6. Disponível em: <http://www.abms.org.br/cn_milho/trabalhos/0102.pdf>. Acesso em: 20 mar. 2016.

SCHÜNEMANN, P. H. D. et al. Promoter analysis of the barley pht1: 1 phosphate transporter gene identifies regions controlling root expression, and responsiveness to phosphate deprivation. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 136, n. 4, p. 4205-4214, 2004.

SHAO, H. B. L.Y.; CHU, C. A.; JALEEL, C. X. Z. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Science Direct**, Oxford, v. 331, n. 3, p. 215-225, 2008.

SILVA, M. N. P. et al. Eficiência fotoquímica de gramíneas forrageiras tropicais submetidas à deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 35, n. 1, p. 67-74, 2006.

SILVEIRA, J. M. F. J.; BORGES, I. C.; BUAINAIN, A. M. Biotecnologia e agricultura: da ciência e tecnologia aos impactos da inovação. **São Paulo em Perspectiva**, São Paulo, v. 19, n. 2, p. 101-114, 2005.

SIYIANNIS, V. F. Comparative spatiotemporal analysis of root aerenchyma formation processes in maize due to sulphate, nitrate or phosphate deprivation. **Protoplasma**, Athens, v. 249, n. 3, p. 671-686, 2012.

SOUSA, S. M. et al. A role for root morphology and related candidate genes in P acquisition efficiency in maize. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 39, p. 925-935, 2012.

SOUZA, T. C. et al. Morphophysiology, morphoanatomy, and grain yield under field conditions for two maize hybrids with contrasting response to drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, Heidelberg, v. 35, n. 11, p. 3201-3211, 2013.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2006.

TRUEBA, C. C. El origen del maíz naturaleza y cultura en Mesoamérica. **Ciencias**, Madrid, n. 92/93, p. 4-13, 2009.

TURRENT-FERNÁNDEZ, A.; WISE, T. A.; GARVEY, E. Factibilidad de alcanzar el potencial productivo de maíz de México. **Mexican Rural Development Research Reports**, México, v. 24, p. 1-36, 2012.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE; NATIONAL AGRICULTURAL STATISTICS SERVICE (NASS). “**Crop production**.” **2015**. p. 1-52. Disponível em: <<http://www.usda.gov/nass/PUBS/TODAYRPT/crop1115.pdf>>. Acesso em: 23 abr. 2016.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **World agricultural supply and demand estimates**, p. 1-40, 2016. Disponível em: <<http://www.usda.gov/oce/commodity/wasde/latest.pdf>>. Acesso em: 23 abr. 2016.

VOESENEK, L. A. C. J. et al. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist**, Cambridge, v. 170, n. 2, p. 213–226, 2006.

YEPES, A.; BUCKERIDGE, M. S. Respuestas de las plantas ante los factores ambientales del cambio climático global: revisión. **Colombia Forestal**, Bogotá, v. 14, n. 2, p. 213-232, 2011.

ZARCO-PERELLÓ, E. et al. Physiological markers for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). **Agrociencia**, Chapingo, v. 9, n. 5, p. 517-528, 2005.

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

SECA E DISPONIBILIDADE DE FÓSFORO RELACIONADOS À FORMAÇÃO DE AERÊNQUIMA EM MILHO E SUA RELAÇÃO COM O CRESCIMENTO

RESUMO

O estresse hídrico e por restrição do fósforo, são os principais fatores que afetam os cultivos das regiões tropicais e subtropicais, influenciando nas modificações fisiológicas e anatômicas das plantas. Este trabalho objetivou avaliar as variações anatômicas radiculares e o crescimento de genótipos de milho sob diferentes concentrações de fósforo e disponibilidades hídricas com foco no desenvolvimento de aerênquima e sua relação com a tolerância a esses fatores. O material vegetal consistiu de dois genótipos de milho contrastantes para a tolerância à seca, DKB 390 (tolerante) e BRS 1010 (sensível). As plantas foram submetidas por 30 dias à diferentes lâminas de irrigação sendo: capacidade de campo, 75%, 50% e 25% da capacidade de campo, aplicando solução nutritiva, modificada quanto ao teor de fósforo de 0,1; 0,4; 0,8 mM. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado em esquema fatorial 3x4. Foram analisados: percentual de espaços intercelulares do aerênquima cortical, espessura da epiderme, espessura do córtex, espessura da endoderme, diâmetro dos elementos de vaso do metaxilema, percentual do xilema, percentual do floema no cilindro vascular, taxa assimilatória líquida, taxa de crescimento relativo, alocação de biomassa na raiz, alocação de biomassa no caule, alocação de biomassa na folha e a concentração de fósforo nas plantas. Verificou-se que o milho DKB390 apresentaram maior percentual de espaços intercelulares do aerênquima cortical do que milho BRS1010 independentemente da disponibilidade de água e de fósforo. No entanto, as disponibilidades de água não estimularam a formação de aerênquima nos genótipos de milho na zona pilífera, mais sob a deficiência de fósforo induz a formação de aerênquima apenas no genótipo DKB390, as variáveis da espessura da epiderme, espessura do córtex, espessura da endoderme e diâmetro do metaxilema no dois genótipos de milho apresentaram diferenças significativas para no dois fatores e nas variáveis de crescimento só apresentam diferenças significativas apenas nas diferentes disponibilidades hídricas. O milho DKB390 demonstrou maior modificações na anatomia radicular o que pode atribuir

uma melhor tolerância ao estresse hídrico, através da eficiência na condução da água.

Palavra-chave: Anatomia radicular. Déficit hídrico. Solução fosfatada. *Zea mays* L.

ABSTRACT

The water stress and phosphorus restriction are the main factors affecting the cultivation of tropical and subtropical regions, influencing the physiological and anatomical changes of plants. This study aimed to evaluate the radicular anatomical variations and growth of maize genotypes under different concentrations of phosphorus and water availability with focus on the development of aerenchyma and its relationship with the tolerance to these factors. The plant material consisted of two maize genotypes contrasting for drought tolerance, DKB 390 (tolerant) e BRS 1010 (sensitive). The plants were submitted to different levels of irrigation by 30 days: field capacity, 75%, 50% e 25% of the field capacity, applying nutritive solution, modified on the phosphorus content of 0.1; 0.4; 0.8 mM. The experimental design was completely randomized in a 3x4 factorial schema. It was analyzed: percentage of intercellular spaces of the cortical aerenchyma, thickness of the epidermis, thickness of the cortex, thickness of the endoderm, diameter of vessel elements of the metaxylem, percentage of xylem, percentage of phloem in the vascular cylinder, net assimilation rate, relative growth rate, biomass allocation in the root, biomass allocation in the stem, biomass allocation in sheet and the concentration of phosphorus in plants. It was observed that the DKB390 maize presented a higher percentage of intercellular spaces of the cortical aerenchyma than BRS1010 maize regardless water and phosphorus availability. However, the availability of water did not stimulate the formation of aerenchyma in the maize genotypes in the pilifera area, but under phosphorus deficiency it induces the formation of aerenchyma only in DKB390 genotype. The variables of the thickness of the epidermis, thickness of the cortex, thickness of the endodermis and diameter of the metaxylem in both maize genotypes presented significant differences for both factors and the growth variables only have significant differences in different water availability. The DKB390 maize presented greater changes in the root anatomy, which can assign a better tolerance to water stress, through efficiency in the water irrigation.

Keyword: Root anatomy. Water deficit. Phosphate solution. *Zea mays* L.

1 INTRODUÇÃO

Entre os principais fatores que afetam a produção das culturas agrícolas nas regiões tropicais e subtropicais está a falta de água (ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN - FAO, 2001) e a baixa disponibilidade de fósforo no solo (FERNÁNDEZ; TURRIÓN, 2011). A intensidade e o tempo de exposição da planta à restrição hídrica e de fósforo influenciam as suas respostas anatômicas, fisiológicas, morfológicas e bioquímicas (DOMÍNGUEZ et al., 2014; HAMMOND; BROADLEY; WHITE, 2004), que podem refletir na tolerância ao estresse (ENGELBRECH; KURSAR, 2003; GARAU et al., 2009; LUNA et al., 2012). Sendo as raízes os primeiros órgãos a ter contato com o estresse e são também os primeiros a apresentar respostas adaptativas (BATISTA, 2012; JAIN, 2007).

A deficiência hídrica influi negativamente em processos fisiológicos como: fotossíntese, respiração e produção de metabólitos (FAROQ et al., 2009), na atividade enzimática (ABEL; TICCONI; DELATORRE, 2002; RAUSCH; BUCHER, 2002; SCHÜNMANN et al., 2004). Esse fator promove ainda aumento das concentrações do ácido abscísico (ABA) (ÁVILA, 2015) e redução no crescimento e produção da planta (REZAEI et al., 2012).

O fósforo é essencial para o crescimento e desenvolvimento das plantas. Gabelman e Gerloff (1983) reportaram que sob baixas concentrações de fósforo ocorrem alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas no sistema radicular das plantas, tendo como consequência, limitações da produção dos cultivos (TAWARAYA; HIROSE; WAGATSUMA, 2012). Uma das adaptações mais peculiares descritas na deficiência de fósforo é a formação de aerênquima (COELHO et al., 2006; FAN et al., 2003; HE; MORGAN; DREW, 1992). Não obstante, essas adaptações fisiológicas, morfológicas e anatômicas compõem

mecanismos de reposta envolvendo uma relação “custo – benefício” que as plantas desenvolvem para tolerar o estresse no qual estão submetidas. Apenas da formação de aerênquima ser relatada em plantas sob estresse hídrico e de fósforo, não se conhece os efeitos da combinação entre esses fatores com a formação de aerênquima e nem a relação desse tecido com a tolerância à seca e restrição nutricional.

Portanto, o presente trabalho teve como objetivo avaliar as modificações anatômicas radiculares e de crescimento de genótipos de milho sob diferentes concentrações de fósforo e disponibilidades hídricas com foco no desenvolvimento de aerênquima e sua relação com a tolerância a esses fatores.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em casa de vegetação localizada no departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA) (21°14'S, 45°00'W). O material vegetal consistiu de dois genótipos de milho contrastantes para a tolerância à seca, sendo DKB 390 (tolerante) e BRS 1010 (sensível). As sementes foram obtidas na Embrapa Milho e Sorgo localizada em Sete Lagoas, MG.

A germinação das sementes ocorreu em bandejas de plástico de 4 litros, contendo vermiculita saturada com água até a capacidade de campo. As bandejas foram mantidas em germinador com temperatura ambiente e luz constante. As plantas foram selecionadas quanto à homogeneidade e transplantadas quando estavam com aproximadamente 10 cm de altura e 4 folhas desenvolvidas. Três plantas correspondentes a cada tratamento e repetição foram colocadas em vasos plásticos com 3 litros de vermiculita média. As plantas foram submetidas a diferentes lâminas de irrigação, sendo: capacidade de campo (atingida com 42% do volume da vermiculita utilizada), 75%, 50% e 25% da capacidade de campo utilizada. Em todas as lâminas de irrigação foi aplicada a solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) para garantir à adequada nutrição das plantas. Contudo, a solução nutritiva foi modificada quanto ao teor de fósforo. Sendo utilizados três concentrações de fosfato de amônia como única fonte de fosfato da solução, considerando-se como deficiência de P (0,1 mM), dose adequada de P (0,4 mM) e rica em P (0,8 mM), nas soluções (SANTOS et al., 2015). A água perdida pela evapotranspiração foi repostada diariamente e a solução nutritiva semanalmente. O tempo de duração total do experimento foi de 30 dias. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado em esquema fatorial 3x4, sendo três as concentrações de fósforo (0,1; 0,4; 0,8 mM) e quatro condições hídricas (capacidade de campo, 75%, 50% e 25%) com três repetições.

Para anatomia radicular foram coletadas raízes inteiras e fixadas em solução de formaldeído, ácido acético e etanol 70% (F.A.A._{70%}) por 72 horas e posteriormente preservadas em etanol a 70% (JOHANSEN, 1940). Foram confeccionadas lâminas semipermanentes com cortes histológicos transversais da raiz na região pilífera à aproximadamente 2,5 cm do ápice radicular. Os cortes transversais da raiz foram feitos em micrótomo manual de mesa (modelo LPC). As secções foram coradas com solução aquosa de safranina 1% e azul de astra 0,1% na proporção de 3:7 e montadas em glicerol 50% (KRAUS; ARDUIM, 1997). As lâminas foram fotografadas em microscópio Trinocular Olympus (CX31, Olympus, Tokyo, Japan) e analisadas no programa de análise de imagens de ImageTool, versão 3.0 (University of Texas Health Science Center in San Antonio, San Antonio, TX, EUA). Foi confeccionada uma lâmina por repetição nas quais três campos de três secções diferentes foram analisados. Os parâmetros analisados na raiz foram: percentual de espaços intercelulares do aerênquima cortical (AE%), espessura da epiderme (EEP), espessura do córtex (ECT), espessura da endoderme (EED), diâmetro dos elementos de vaso do metaxilema (DM), percentual do xilema (XI%) e percentual do floema (FL%) no cilindro vascular.

Foi coletada uma planta por repetição, sendo separadas as raízes, caule e folhas e levadas para secar em estufa a 60 °C até peso constante. A massa seca das raízes, caule e folhas foi avaliada em balança analítica (AY 220, Shimadzu, Japan). As folhas frescas de cada planta foram escaneadas e a área foliar mensurada no *software* ImageTool. As variáveis: taxa de crescimento relativo (TCR) e razão de área foliar (RAF) foram calculadas de acordo com Hunt (2002). A taxa assimilatória líquida foi calculada multiplicando-se o TCR pela RAF. A alocação de biomassa nos diferentes órgãos foi calculada por meio da equação: alocação de biomassa (%) = $M_{so} / M_{st} * 100$, onde: M_{so} = Massa seca do órgão

avaliado (raiz, caule ou folha), Mst = Massa seca total da planta (SANTOS et al., 2015).

Para determinar a concentração de P foi utilizada uma planta por repetição. A planta foi coletada, lavada em água corrente e posteriormente seca em estufa a 60 °C por 72 h. A massa seca foi triturada em moinho de facas tipo Wiley. Após essa etapa, 1 g de massa seca foi pesada em balança analítica, e submetida à digestão nitroperclórica, segundo método proposto por Sarruge e Haag (1974). Foram misturados 10 mL de HNO₃ concentrado, deixando-se as amostras em repouso durante 12 h. A digestão foi feita a 150 °C por 30 min até a redução de aproximadamente a metade do volume de HNO₃ adicionado. Depois desse período foi adicionado 1,0 mL de HClO₄ e a temperatura do bloco aumentada para 210 °C por 20 min, até o clareamento da solução. O produto da digestão (amostra) foi transferido para balão volumétrico de 25 mL, completando o volume com água destilada e levado para leitura em Espectrômetro de Absorção Atômica, modalidade chama.

Os dados obtidos foram submetidos à análise estatística no software SISVAR 5.3 (FERREIRA, 2011). Foi realizada análise de variância (ANAVA) e as médias foram avaliadas pelo teste de Scott-Knott a 0,05%. Antes da ANAVA os dados foram avaliados quanto à normalidade utilizando-se o teste de Shapiro-Wilk.

3 RESULTADOS

A taxa assimilatória líquida do genótipo DKB 390 não apresentou diferenças em função das diferentes disponibilidades hídricas, no entanto, para o BRS 1010 ocorreu uma diminuição nessa característica quando se apresenta um déficit hídrico, sendo a disponibilidade de 25% a que apresentou menores médias (Tabela 1). A taxa de crescimento relativo do milho DKB 390 manteve-se semelhante nos substratos à capacidade de campo e a 75% da disponibilidade hídrica, reduzindo apenas a 50% e 25% (Tabela 1). Contudo, no milho BRS 1010 sob capacidade de campo as maiores médias da TAL foi observada com uma redução gradativa em função da restrição hídrica (Tabela 1).

A alocação de biomassa nos órgãos foi modificada em função da disponibilidade hídrica. No genótipo DKB 390 à medida que o déficit hídrico vai aumentando a alocação da biomassa nas folhas diminuiu, contudo, o milho BRS 1010 não apresentou diferenças significativas para esta característica (Tabela 1). Quanto ao percentual de alocação de biomassa no caule, tanto o milho DKB 390 quanto o BRS 1010 não apresentam diferenças significativas, apesar de uma pequena queda no tratamento a 50% da capacidade de campo no genótipo BRS 1010 (Tabela 1). O percentual de alocação de biomassa na raiz foi maior no tratamento a 25% da capacidade de campo no genótipo DKB 390, contudo, não ocorrem diferenças significativas para o milho BRS 1010 (Tabela 1).

Tabela 1 - Crescimento em plantas de milho DKB 390 e BRS 1010 sob diferentes disponibilidades hídricas.

Milho DKB 390					
Disponibilidade e hídrica	<i>TAL</i> (g x cm ² x D ⁻¹)	<i>TRC</i> (g x D ⁻¹)	% <i>F</i>	% <i>C</i>	% <i>R</i>
Capacidade de campo	0,000516 a	0,052001 a	32,39 a	17,83 a	49,76 b
75%	0,000412 a	0,041078 a	32,04 a	15,96 a	52,00 b
50%	0,001128 a	0,034815 b	30,68 a	16,67 a	52,65 b
25%	0,000199 a	0,022359 b	27,50 a	15,32 a	57,18 a
Milho BRS 1010					
Capacidade de campo	0,000353 a	0,039737 a	27,16 a	14,09 a	58,75 a
75%	0,000235 b	0,025276 b	25,37 a	13,29 a	61,34 a
50%	0,000226 b	0,025214 b	25,31 a	11,30 b	63,39 a
25%	0,000057 c	0,006460 c	26,27 a	15,57 a	58,16 a

*As médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$; *TAL*, taxa assimilatória líquida; *TRC*, taxa de crescimento relativo; *F%*, percentual de alocação de biomassa na folha; *C%*, percentual de alocação de biomassa no caule; *R%*, percentual de alocação de biomassa na raiz.

Sob as diferentes doses de fósforo não houve diferenças significativas na taxa assimilatória líquida e nem da taxa de crescimento relativo para ambos os genótipos de milho (Tabela 2). O genótipo BRS 1010 não apresentou diferenças significativas para a alocação de biomassa no caule, raízes ou folhas (Tabela 2). Contudo, o genótipo DKB 390 apresenta maior alocação de biomassa nas folhas quando exposto a maiores concentrações de fósforo (Tabela 2).

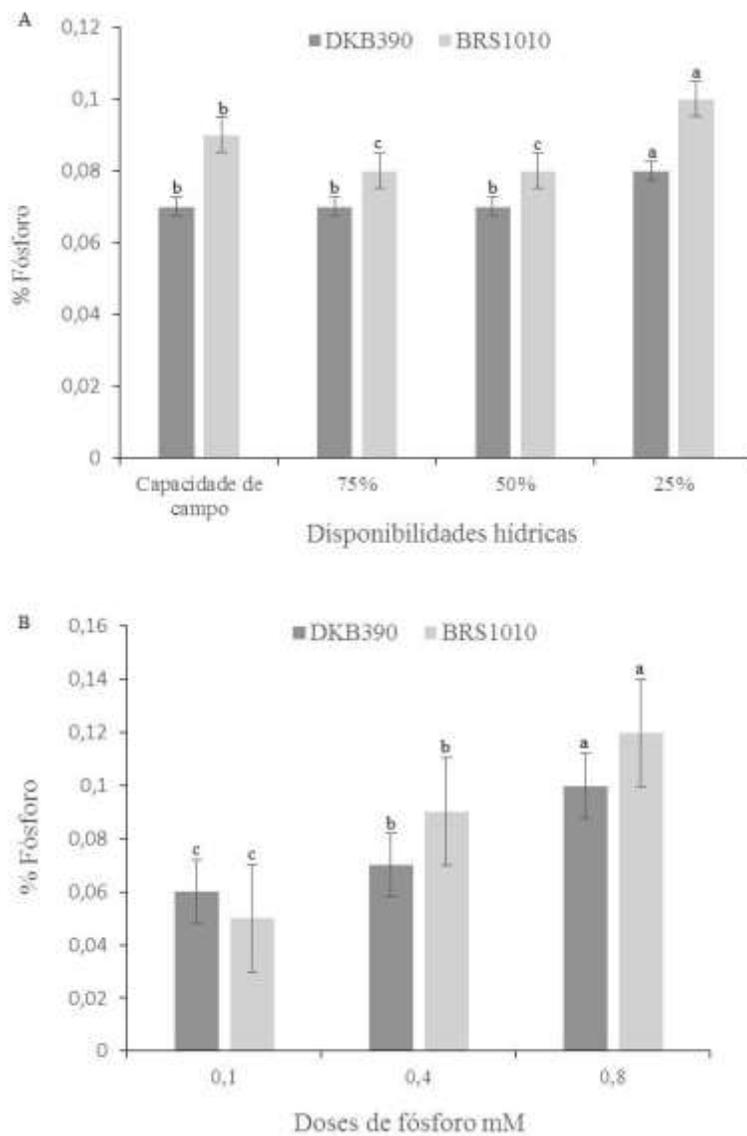
Tabela 2 - Crescimento de plantas de milho DKB 390 e BRS 1010 sob diferentes concentrações de fósforo.

Milho DKB 390					
Fósforo (mM)	<i>TAL</i> (g x cm ² x D ⁻¹)	<i>TRC</i> (g x D ⁻¹)	% <i>F</i>	% <i>C</i>	% <i>R</i>
0,1	0,000905 a	0,031955 a	31,18 a	16,45 a	52,37 a
0,4	0,000419 a	0,043244 a	30,06 a	16,59 a	53,35 a
0,8	0,000367 a	0,037492 a	30,71 a	16,30 a	52,99 a
Milho BRS 1010					
0,1	0,000174 a	0,018570 a	25,98 a	12,90 a	61,12 a
0,4	0,000200 a	0,021593 a	26,37 a	13,41 a	60,21 a
0,8	0,000201 a	0,021912 a	25,73 a	14,37 a	59,90 a

*As médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$; *TAL*, taxa assimilatória líquida; *TRC*, taxa de crescimento relativo; *F%*, percentual de alocação de biomassa na folha; *C%*, percentual de alocação de biomassa no caule; *R%*, percentual de alocação de biomassa na raiz.

O genótipo DKB 390 não apresenta diferenças significativas para a absorção de fósforo em função da disponibilidade hídrica, contudo, a 25% da capacidade de campo o genótipo BRS1010 apresenta maior absorção desse elemento (Figura 1). Ambos os genótipos DKB 390 e BRS 1010 apresentam maior absorção de fósforo à medida que se aumenta a concentração do elemento na solução nutritiva (Figura 1).

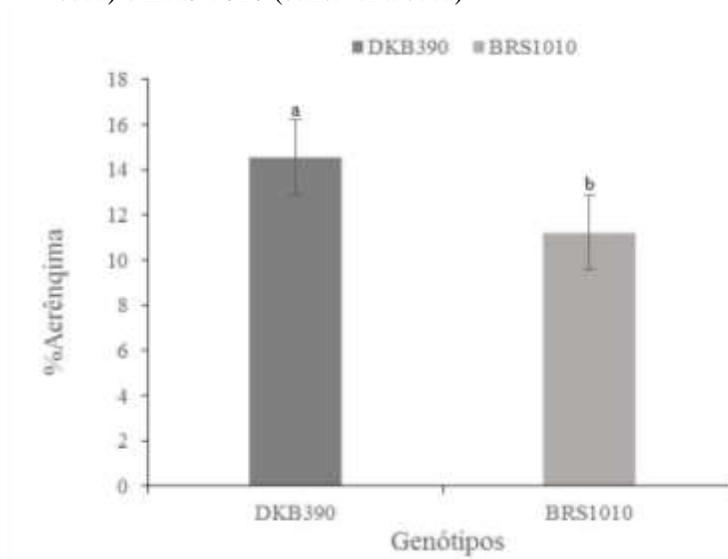
Figura 1 - Absorção de fósforo em plantas de milho DKB390 (tolerante a seca) e BRS 1010 (sensível à seca) sob as diferentes disponibilidades hídricas (A) e doses de fósforo (B).



As médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$.

Independentemente da disponibilidade de água e de fósforo, o genótipo DKB 390 (tolerante) apresenta maior percentual de espaços intercelulares no aerênquima do que o genótipo e BRS 1010 (sensível) (Figura 2).

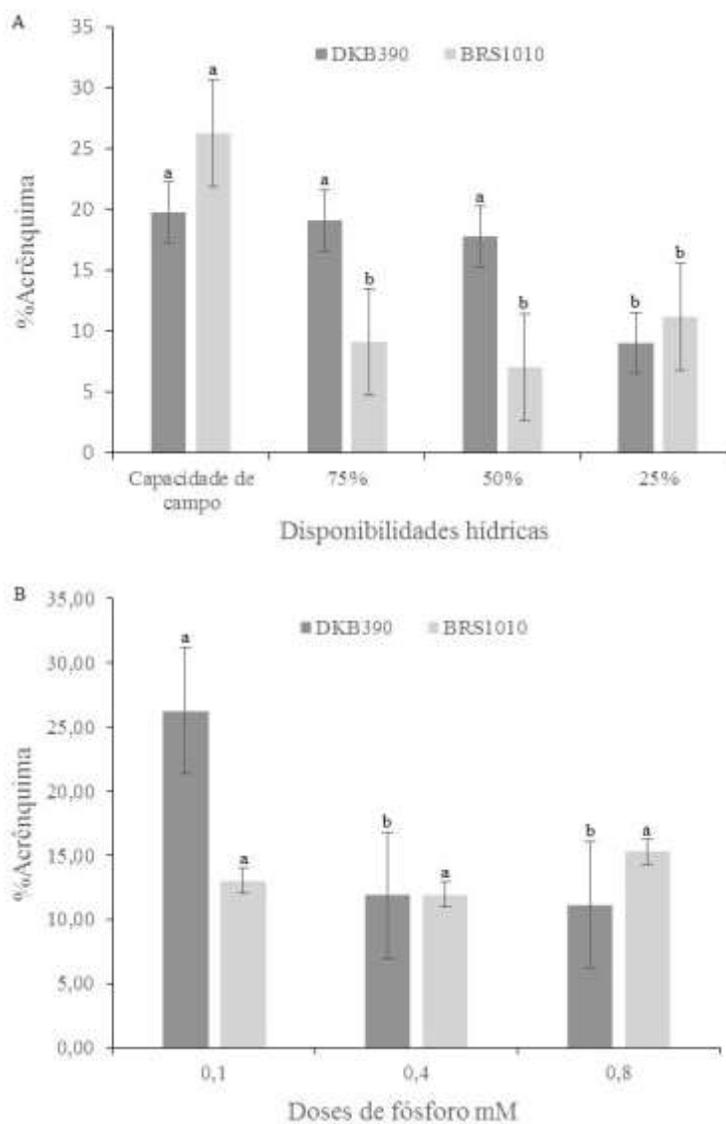
Figura 2 - Espaços intercelulares no aerênquima no milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca).



As médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$.

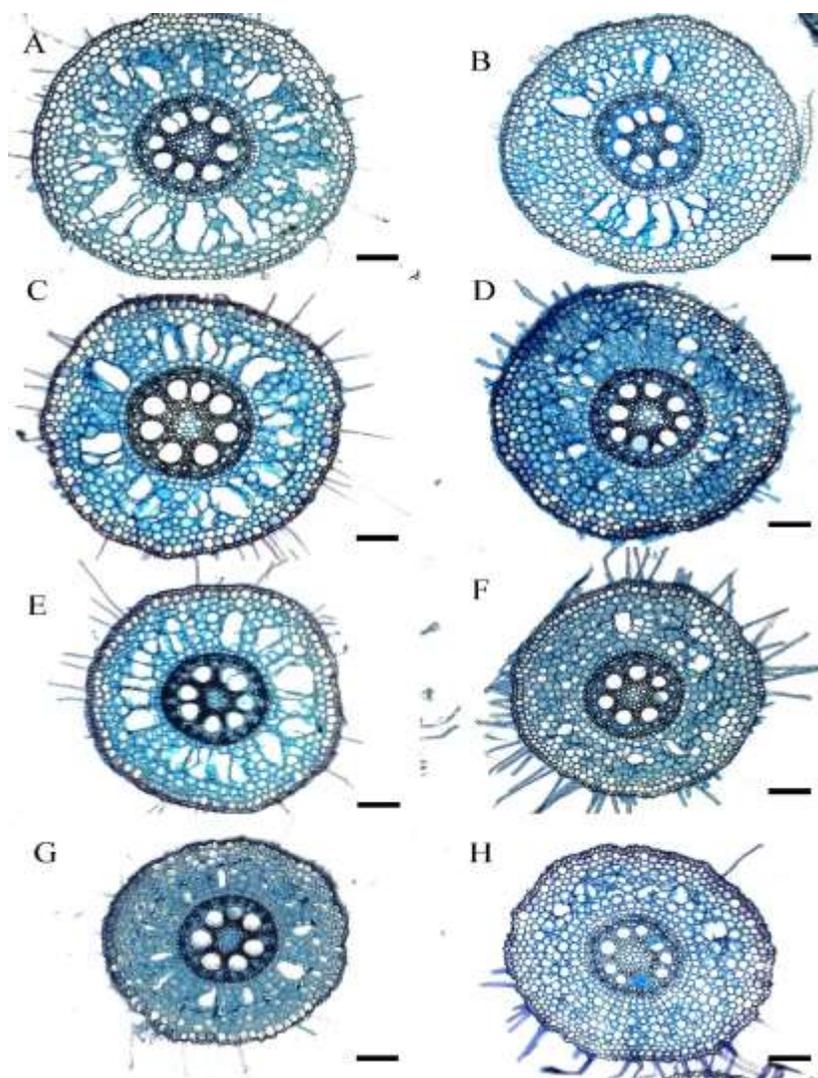
Para o genótipo DKB 390 não houve interação entre o fator seca e concentração de P na solução e não ocorreram diferenças significativas na formação de aerênquima em função da seca (Figuras 3 e 4). Contudo, a menor concentração de P promoveu um aumento na formação de aerênquima desse genótipo (Figura 3 e 5). No milho BRS 1010 também não ocorreu interação entre os fatores, contudo, houve maior formação de aerênquima sob capacidade de campo e com a restrição hídrica a formação de aerênquima foi menor (Figura 3, 4). O milho BRS 1010 não apresentou diferenças significativas com relação às doses de fósforo para a formação de aerênquima (Figura 3, 5).

Figura 3 - Percentual de espaços intercelulares no aerênquima dos genótipos de milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca) em relação a diferentes disponibilidades hídricas (A) e doses de fósforo (B).



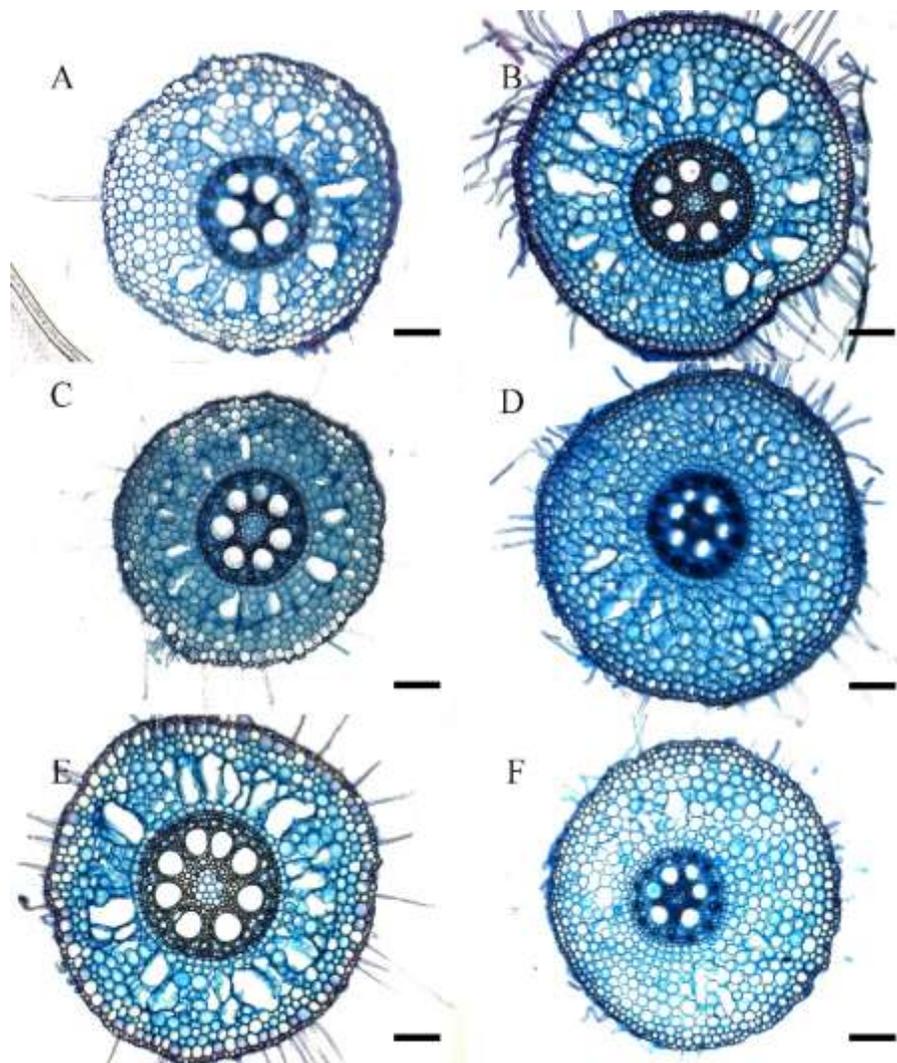
As médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$.

Figura 4 - Secções transversais de raízes de milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca) evidenciando a proporção de espaços intercelulares no aerênquima cortical submetido a diferentes disponibilidades hídricas.



Milho DKB 390 tolerante ao estresse hídrico (A, capacidade de campo; C, 75%; E, 50%; G, 25%). Milho BRS 1010 sensível ao estresse hídrico (B, capacidade de campo; D, 75%; F, 50%; H, 25%). A barra corresponde a 100 μ m.

Figura 5 - Secções transversais de raízes de milho DKB 390 (tolerante à seca) e BRS 1010 (sensível à seca) evidenciando a proporção de espaços intercelulares no aerênquima cortical submetido a diferentes doses de fósforo.



Milho DKB 390 tolerante ao estresse hídrico (A, 0,8 mM; C, 0,4 mM; E, 0,1 mM). Milho BRS 1010 sensível ao estresse hídrico (B, 0,8 mM; D, 0,4 mM; F, 0,1 mM). A barra corresponde a 100 μ m.

O córtex radicular no genótipo DKB 390 apresentou uma maior espessura a 75% da capacidade de campo e uma diminuição gradual nos tratamentos de 50% e 25%, este último com valores semelhantes aos observados para o substrato em capacidade de campo (Tabela 3). Contudo, o genótipo BRS 1010 apresentou maior espessura do córtex sob capacidade de campo em relação aos tratamentos com menor disponibilidade hídrica (Tabela 3).

Tabela 3 - Modificações nos tecidos radiculares dos genótipos de milho DKB390 (tolerante) e BRS1010 (sensível) sob as diferentes disponibilidades hídricas.

Milho DKB 390						
Disponibilidade e hídrica	<i>ECT</i> (µm)	<i>EP</i> (µm)	<i>EED</i> (µm)	<i>DM</i> (µm)	<i>XI%</i>	<i>FL%</i>
Capacidade de campo	267,16 c	16,48 c	9,17 b	76,34 a	83,48 b	10,59 b
75%	309,72 a	20,70 b	11,30 a	64,87 b	83,41 b	12,37 a
50%	291,02 b	20,71 b	9,19 b	64,25 b	85,19 a	11,07 b
25%	257,25 c	22,34 a	9,36 b	59,95 c	81,67 c	10,63 b
Milho BRS 1010						
Capacidade de campo	370,97 a	20,93 b	13,05 a	72,20 a	81,15 b	11,33 a
75%	319,06 b	20,99 b	10,76 a	62,33 b	81,14 b	11,75 a
50%	304,07 b	21,66 b	10,36 b	56,97 c	82,96 a	11,73 a
25%	310,55 b	24,66 a	10,27 b	53,21 d	78,85 c	10,44 a

*As médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$; ETC, espessura do córtex; EP, espessura da epiderme; EED, espessura da endoderme; DM, diâmetro do metaxilema; XI%, percentual do xilema; FL%, percentual do floema.

A espessura da epiderme no genótipo DKB 390 aumentou em função da restrição hídrica (Tabela 3). Contudo, no genótipo BRS 1010, apenas na menor disponibilidade hídrica, apresentou aumento na espessura da epiderme (Tabela 3). A espessura da endoderme aumentou no genótipo DKB 390 a 75% da capacidade de campo em comparação às demais disponibilidades hídricas enquanto que a seca promoveu uma redução nessa característica no genótipo BRS 1010 (Tabela 3).

Quanto ao diâmetro dos elementos de vaso do metaxilema, a restrição hídrica promoveu uma redução nessa característica para ambos os genótipos testados (Tabela 3). O percentual de xilema no cilindro vascular apresentou o mesmo padrão de resposta nos genótipos DKB 390 e BRS 1010 com maior porcentagem no tratamento a 50% da capacidade de campo e as menores médias a 25% da capacidade de campo (Tabela 3). O percentual de floema apresentou maior média no milho DKB 390 sob 75% da capacidade de campo e não foi alterado pela seca no genótipo BRS 1010 (Tabela 3).

Quanto ao efeito das concentrações de fósforo na estrutura radicular, observa-se uma redução da espessura do córtex no DKB 390 em função de maiores concentrações desse elemento, enquanto no genótipo BRS 1010 houve um aumento dessa característica nas concentrações de 0,8 e 0,4 mM (Tabela 4). No genótipo DKB 390 maiores concentrações de fósforo reduziram a espessura da epiderme, contudo no milho BRS 1010 nas doses 0,4 e 0,8 mM ocorreram maiores médias em comparação à dose de 0,1 mM (Tabela 4).

Tabela 4 - Características fisiológicas nos tecidos radiculares de plantas de milho DKB 390 e BRS 1010 sob as diferentes concentrações de fósforo.

Milho DKB 390						
Fósforo (mM)	<i>ECT</i> (μ m)	<i>EP</i> (μ m)	<i>EED</i> (μ m)	<i>DM</i> (μ m)	<i>XI%</i> (%)	<i>FL%</i> (%)
0,1	312,68 a	21,85 a	09,77 b	66,42 a	81,86 c	11,22 a
0,4	242,50 c	18,13 c	08,77 c	66,73 a	83,31 b	11,19 a
0,8	288,68 b	20,20 b	10,71 a	65,91 a	85,14 a	11,08 a
Milho BRS 1010						
0,1	312,10 b	21,12 b	10,60 b	58,91 b	76,92 c	15,11 a
0,4	329,22 a	22,29 a	11,73 a	61,76 a	82,03 b	09,39 b
0,8	338,16 a	22,76 a	11,01 b	63,01 a	84,08 a	09,44 b

*As médias seguidas da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott para $P < 0,05$; *ECT*, espessura do córtex; *EP*, espessura da epiderme; *EED*, espessura da endoderme; *DM*, diâmetro do metaxilema; *XI%*, percentual do xilema; *FL%*, percentual do floema.

Ocorreu maior espessura da endoderme quando as plantas do genótipo DKB 390 foram submetidas a 0,8 mM de P enquanto que no genótipo BRS 1010 as maiores médias foram observadas na concentração de 0,4 mM de P (Tabela 4). O diâmetro dos elementos de vaso no milho DKB 390 não apresentou diferenças em função da concentração de P, contudo, no genótipo BRS 1010 a concentração de 0,1 mM promoveu menor diâmetro no metaxilema (Tabela 4). Sob as maiores concentrações de fósforo tanto o milho DKB 390 e BRS 1010 apresentaram maior percentual de xilema (Tabela 4). Enquanto sob as diferentes concentrações de fósforo no genótipo DKB 390 apresentou o mesmo percentual de floema, observa-se uma redução nessas características nas maiores concentrações de fósforo para o genótipo BRS 1010 (Tabela 4).

4 DISCUSSÃO

Os genótipos de milho testados neste trabalho não demonstraram diferenças em função do fósforo na TCR e TAL. Contudo, a taxa de crescimento relativo reduziu em 85% no genótipo BRS1010 sob seca, enquanto que no genótipo DKB390 apenas 17% de redução no crescimento foi observada e apenas sob os tratamentos com maior intensidade de seca. Essa manutenção do crescimento em DKB390 pode ser relacionada com a manutenção da fotossíntese, estimada pela taxa assimilatória líquida.

A fotossíntese é dependente da manutenção da água na planta que foi favorecida pelas características anatômicas radiculares. Portanto, a taxa assimilatória líquida é uma estimativa da fotossíntese da planta (WATSON; HAYASHI, 1964). Essa variável possui relação direta com a taxa de crescimento relativo (SHIPLEY, 2006), essas duas variáveis são, portanto, determinantes para explicar o crescimento das plantas. São, ainda, utilizadas na avaliação de respostas das plantas a estresse hídrico (GALMÉS et al., 2005). Contudo, em plantas de *Physalis angulata* L. a taxa assimilatória líquida e a taxa de crescimento relativo não foram influenciadas pelas doses de fósforo (CRUZ; SOUZA FILHO; PELACANI, (2015).

Portanto, sob maior disponibilidade de fósforo a alocação de biomassa para as folhas aumentaram no genótipo DKB390, o que demonstra maior demanda desse elemento para o investimento em folhas em comparação ao BRS1010. Hernandez et al. (2007), indicaram nas plantas de feijão sob a deficiência de fósforo redução da alocação de biomassa e crescimento das folhas. No entanto Cruz, Souza Filho e Pelacani (2015) sob maior disponibilidade de fósforo no cultivo de *Physalis angulata* L., reportaram incremento na biomassa das folhas, caule e raízes. Araújo et al. (2014) indicaram, em sua pesquisa, que o girassol

apresenta maior crescimento e biomassa do caule, em maiores dosagens de fósforo e maior disponibilidade hídrica.

O genótipo DKB390 apresentou maior alocação de biomassa para raízes sob deficiência hídrica que pode auxiliar na captação de água, sendo um fator importante na tolerância juntamente às modificações na anatomia radicular observadas. A redução na alocação de biomassa foliar no genótipo DKB 390, contudo, é uma resposta comum em plantas sob deficiência hídrica para reduzir o excesso de transpiração e não afetou a taxa assimilatória líquida e o crescimento desse genótipo. O aumento da alocação de biomassa na raiz é uma resposta adaptativa da planta para tolerar a deficiência hídrica, o que permite uma maior absorção da água e os nutrientes no solo. Esse fenômeno foi relatado para diferentes espécies como aveia, milheto, sorgo granífero e sorgo de guiné (RAMOS JÚNIOR et al., 2013), milho (HORTA et al., 2014; MAGALHÃES et al., 2014; SOUZA et al., 2013; UGA et al., 2013), trigo, arroz (KADAM et al., 2015), sorgo (MAGALHÃES et al., 2016) e sob fósforo se reportaram em algodoeiro (SANTOS; CAMACHO, 2011), trigo (TINOCO, 2014), milho (BATISTA, 2012; HIPÓLITO et al., 2014).

De acordo com Souza et al. (2016) o investimento em desenvolvimento do sistema radicular nas plantas, permite uma maior exploração do solo em busca da água, permitindo-lhe uma maior tolerância sob a seca.

O genótipo DKB390 de fato apresenta características favoráveis quanto ao desenvolvimento de aerênquima em comparação ao milho BRS 1010. Uma maior quantidade de aerênquima radicular permite às plantas do genótipo DKB 390 um melhor crescimento por auxiliar na retenção de água no cilindro vascular e reduzir o custo metabólico para manutenção do crescimento na raiz. A redução do percentual de aerênquima observado para o genótipo BRS 1010 o impede de demonstrar os mesmos mecanismos associados a esse tecido durante a seca, tornando-o sensível. A formação de aerênquima no córtex radicular é uma

resposta adaptativa que as plantas desenvolvem para tolerar o estresse hídrico por manter uma redução nos custos metabólicos (LYNCH; BROWN, 2008; VOESENEK et al., 2006). O aerênquima pode contribuir para a tolerância à seca também por reduzir a condutividade hidráulica (FAN et al., 2003), impedindo a saída da água do cilindro vascular (LUSA; BONA, 2011). Portanto, esse tecido possui grande importância na tolerância ao estresse hídrico. Segundo Magalhães, Souza e Albuquerque (2012) e Souza et al. (2013), sob estresse hídrico ocorre maior formação de aerênquima no milho DKB390. No entanto, esses trabalhos tratam de condições de campo bastante diferentes e mais difíceis. De fato, Pereira et al. (2008) mostraram que no milho BRS 1010 sob hipóxia (alagamento) ocorre pouca formação de aerênquima no córtex radicular indicando a dificuldade desse genótipo em desenvolver este tecido.

O genótipo tolerante (DKB 390) foi capaz de responder à deficiência de fósforo levando à formação de maior quantidade de aerênquima. Essa responsividade é uma estrutura interessante, pois atribui um mecanismo de tolerância para diferentes estresses. Por quanto, o efeito do fósforo para a formação de aerênquima foi reportado em diferentes espécies principalmente sob baixas concentrações do elemento, sendo exemplos: o feijão (FAN et al., 2003), milho (BATISTA, 2012; COELHO, 2006), sorgo (BATISTA, 2012) e arroz (VEJCHASARN; LYNCH; BROWN, 2016). Além disso, pode ocorrer sob a deficiência de outros nutrientes como o nitrogênio, enxofre e potássio (BOURANIS et al., 2006; POSTMA; LYNCH, 2011).

De acordo com Postma e Lynch (2011), a formação de aerênquima é em resposta adaptativa ao estresse produzido pelo fósforo na planta e, a outros tipos de fatores abióticos, permitindo às plantas uma melhor sobrevivência. Segundo Coelho et al. (2006) a formação de aerênquima no milho só ocorre sob influência de restrição de fósforo na situação testada, origina sob a deficiência de fósforo e, em solução completa de fósforo não chega ocorrer formação de aerênquima,

independentemente de o milho ser transgênico ou não. No entanto, os resultados obtidos no presente trabalho mostraram que a formação de aerênquima ocorre, seja em soluções completas, altas ou com deficiência de fósforo, além das diferentes disponibilidades hídricas.

Segundo Pires et al. (2015) o estímulo para a formação do aerênquima em milho possui relação com o etileno e a formação desse tecido também se relaciona com enzimas do sistema antioxidante (PEREIRA et al., 2010). Fatores que realmente determinam a responsividade do milho para formação de aerênquima em condições de seca, contudo, ainda precisam ser esclarecidos.

A formação de aerênquima não prejudicou a absorção de P pelas plantas do genótipo DKB390, mostrando que houve, possivelmente, um ajuste da morfologia radicular que permitiu manter a condutividade hidráulica e a absorção de água e nutrientes. No entanto, apesar de seu papel na tolerância à seca, a formação de aerênquima pode promover uma redução na condutividade hidráulica para absorção de água e nutrientes (PEREIRA et al., 2008; YANG et al., 2012), contudo, o tecido também reduz os custos metabólicos nas plantas (SOUZA et al., 2013).

Sob o estresse ocorreram diferenças significativas na espessura da epiderme nos dos genótipos de milho. Uma maior espessura do tecido pode contribuir para reter mais água dentro as raiz e poder tolerar a deficiência hídrica. De acordo com Cutler, Botha e Stevenson (2011), a epiderme é um tecido de revestimento relacionado à proteção. No enquanto, Magalhães, Souza e Gomes Júnior (2012), mostraram que o milho BRS1030 (sensível a seca), apresentou significativamente maior espessura da epiderme sob deficiência hídrica.

A espessura da endoderme pode ser uma barreira contra o fluxo apoplástico de água, auxiliando a filtrar poluentes que se acumulam nas raízes (RIBEIRO et al., 2015). Por tanto, o bloqueio do fluxo de água apoplástico pode

também auxiliar na retenção da água presente no xilema no cilindro vascular, evitando a perda radial de água.

A redução no diâmetro do metaxilema em ambos os genótipos de milho sob condições de seca é para evitar a embolia. É uma resposta comum em condições de seca, mas não parece ter relação com a maior tolerância do DKB 390 em comparação ao BRS 1010. Contudo, o fósforo parece ter pouca influência nessa característica. Enquanto, o diâmetro dos vasos de xilema é muito importante em condições de seca para evitar a cavitação de vasos, sendo que vasos menores evitam a ocorrência desse fenômeno favorecendo a planta (SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006). De acordo com Uga, Okumo e Yano (2008) a variação no diâmetro do metaxilema afeta a dinâmica da condutividade de água dentro da raiz. A diminuição do diâmetro do metaxilema no milho DKB390 sob estresse hídrico foi similar aos resultados obtidos por Magalhães, Souza e Gomes Júnior (2012) e Souza et al. (2016).

O aumento do percentual de xilema observado no genótipo DKB 390 favorece seu crescimento e preservação de água, sendo um importante fator de tolerância à seca. Segundo Li, Sperry e Shao (2009) e Souza (2013), o maior número dos vasos do xilema e com menor diâmetro atribui a uma maior condutividade hidráulica, aumentando a capacidade de transporte de água e favorecendo na conservação de água nas plantas.

A redução do floema observado no genótipo BRS1010 pode diminuir o fluxo de fotoassimilados, importantes para o crescimento, o que pode explicar a incapacidade desse genótipo em aumentar alocação de biomassa para o crescimento das raízes. Assim, o floema relaciona diretamente com a translocação dos solutos orgânicos para os órgãos em desenvolvimento (CUTLER; BOTHA; STEVENSON, 2011).

Segundo Ribeiro et al. (2012) nas plantas de mandioca sob a diferentes condições ambientais, um aumento da espessura do floema na anatomia foliar,

contribuiu para um maior potencial de translocação de fotoassimilados, o que promoveu um maior desenvolvimento das raízes.

5 CONCLUSÕES

O genótipo de milho tolerante DKB390 demonstrou modificações na anatomia radicular, particularmente uma maior percentagem de aerênquima na zona pilífera que atribuem uma melhor eficiência na condução de água.

A seca não estimulou a formação de aerênquima na zona pilífera nos genótipos de milho testados, mas a deficiência de fósforo estimulou a formação de aerênquima apenas no genótipo tolerante à seca o qual foi mais responsivo para a formação do tecido.

REFERÊNCIAS

ABEL, S.; TICCONI, C. A.; DELATORRE, C. A. Phosphate sensing in higher plants. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 115, n. 1, p. 1-8, 2002.

ARAÚJO, D. L. et al. Efeito da adubação fosfatada e estresse hídrico nas características fenológicas do girassol (*Helianthus annuus* L.) **ACSA – Agropecuária Científica no Semiárido**, Campina Grande, v. 10, n. 4, p. 26-31, 2014.

ÁVILA, R. G. **Relação entre raízes, metabolism antioxidante e ABA na fotossíntese e produtividade do milho sob déficit hídrico**. 2015. 53 p. Tese (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2015.

BATISTA, D. K. **Características morfoanatômicas de raízes de milho e de sorgo cultivados sob diferentes concentrações de fósforo**. 2012. 87 p. Tese (Doutorado em Ciência do Solo) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

BOURANIS, D. L. et al. Dynamics of Aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. **Annal of Botany**, Oxford, v. 97, p. 695-704, 2006.

COELHO, G. T. C. et al. Formação de aerênquima em raízes de milho sob estresse de fósforo. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 5, n. 3, p. 443-449, 2006.

CRUZ, J. L.; SOUZA FILHO, L. F. S.; PELACANI, C. R. Influência da adubação fosfatada sobre o crescimento do camapu (*Physalis angulata* L.) **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, Campinas, v. 17, n. 3, p. 360-366, 2015.

CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. **Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada**. Porto Alegre: Artmed, 2011. 304 p.

DOMÍNGUEZ, A. et al. Utilización de criterios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos en la identificación de carotas tolerantes a estrés hídrico. **Observador del Conocimiento**, Caracas, v. 2, n. 3, p. 1-10, 2014.

ENGELBRECHT, B. M. J.; KURSAR, T. A. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plant. **Oecologia**, Berlin, v. 136, n. 3, p. 383-393, 2003.

FAN, M. et al. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 30, n. 5, p. 493-506, 2003.

FAROOQ, M. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, Paris, v. 29, p. 185-212, 2009.

FERNÁNDEZ, S.; TURRIÓN, M. Fraccionamiento secuencial de fósforo en el suelo: comparación de métodos. **Venesuelos**, Maracay, v. 19, n. 1, p. 5-14, 2011.

FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n.6, p. 1039-1042, 2011.

GABELMAN, W. H.; GERLOFF, G. C. The search for and interpretation of genetic controls that enhance plant growth under deficiency levels of a macronutriente. **Genetic Aspects of Plant Nutrition**, Belgrad, v. 72, n. 2/3, p. 335-350, 1983.

GALMES, J. et al. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. **Oecologia**, Berlin, v. 145, n. 1, p. 21-31, 2005.

GARAU, A. M. et al. Weeds in *Eucalyptus globulus* subs. *Maidenii* (F. Muell) establishment: effects of competition on sapling growth and survivorship. **New Forests**, Dordrecht, v. 37, n. 3, p. 251-264, 2009.

HAMMOND, J. P.; BROADLEY, M. R.; WHITE, P. J. Genetic responses to phosphorus deficiency. **Annals of Botany**, London, v. 94, n. 3, p. 323-332, 2004.

HE, C. J.; MORGAN, P. W.; DREW, M. C. Enhanced sensitivity to ethylene in nitrogen-starved or phosphate-starved roots of *Zea mays* L. during aerenchyma formation. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 98, n. 1, p. 137-142, 1992.

HERNANDEZ, G. et al. Phosphorus stress in common bean: root transcript and metabolic responses. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 144, n. 2, p. 752-767, 2007.

HIPÓLITO, L. et al. **Caracterização do sistema radicular de linhagens de milho em solução nutritiva sob baixo e alto fósforo**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2014. 30 p. (Boletim de pesquisa e Desenvolvimento, 108). Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/118720/1/bol-108.pdf>>. Acesso em: 18 mar. 2016

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **Califórnia Agricoltora Experimenta Cátion**, Raleigh, v. 347, n. 1, p. 1-39, 1950.

HORTA, L. P. et al. Organ-coordinated response of early-post-germination mahogany seedlings to drought. **Tree Physiology**, Oxford, v. 00, p. 1-12, 2014.

HUNT, R. et al. A modern tool for classical plant growth analysis. **Annals of Botany**, London, v. 90, n. 4, p. 485-488, 2002.

JAIN, A. et al. Molecular mechanisms of plant adaptation to phosphate deficiency. **Plant Breeding Reviews**, Korbeek, v. 29, p. 359-419, 2007.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. 2nd ed. New York: Mc-Graw-Hill, 1940. 523 p.

KADAM, N. et al. Does morphological and anatomical plasticity during the vegetative stage wheat more tolerant of water-deficit stress than rice? **Plant Physiology**, Bethesda, v. 167, n. 4, p. 1389-1401, 2015.

LI, Y.; SPERRY, J. S.; SHAO, M. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 66, n. 2, p. 341-346, 2009.

LUNA, W. F. et al. Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. **Terra Latinoamericana**, Texcoco, v. 30, n. 4, p. 343-353, 2012.

LUSA, M. G.; BONA, C. Morphological, anatomical and histochemical characterization of *Cuphea carthagenensis* (Jacq.) J.F. Macbr, (Lythraceae). **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 25, n. 2, p. 517-527, 2011.

LYNCH, J. P.; BROWN, K. B. Root strategies for phosphorus acquisition. In: WHITE, P. J.; HAMMOND, J. P. **The ecophysiology of plant-phosphorus interactions**. Dordrecht: Springer, 2008. p. 83-116.

LYNCH, J. P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Victoria, v. 55, p. 493-512, 2007

MAGALHÃES, P. C. et al. **Caracterização do sistema radicular e dos componentes da produtividade em quatro genótipos de milho cultivados sob déficit hídrico**. 21. ed. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2014. 25 p. Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/122152/1/bol-111.pdf>>. Acesso em: 18 mar. 2016.

MAGALHÃES, P. C. et al. Phenotypic plasticity of root system and shoots of *Sorghum bicolor* under different soil water levels during pre-flowering stage. **Australian Journal of Crop Science**, Washington, v. 10, p. 81-87, 2016.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C.; ALBUQUERQUE, P. E. P. **Efeito do estresse hídrico na produção de grãos e na fisiologia da planta de milho**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2012. 37 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 51). Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/handle/doc/942408>>. Acesso em: 18 mar. 2016.

MAGALHAES, P. C.; SOUZA, T. C.; GOMES JÚNIOR, C. C. Morfoanatomia radicular de dois híbridos de milho contrastantes quanto à tolerância a seca. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 29., 2012, Águas de Lindóia. **Resumos expandidos...** Campinas: Instituto Agrônomo; Sete Lagoas: Associação Brasileira de Milho e Sorgo, 2012. p. 190-196. 1 CD-ROM.

ORGANIZACIÓN DE LAS NACIONES UNIDAS PARA LA AGRICULTURA Y LA ALIMENTACIÓN. **El maíz en los trópicos: mejoramiento y producción**. Roma, 2001. 392 p. Disponível em: <<http://www.fao.org/docrep/003/X7650S/x7650s00>>. Acesso em: 19 mar. 2016.

PEREIRA, F. J. et al. Atividade do sistema antioxidante e desenvolvimento de aerênquima em raízes de milho 'Saracura'. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, p. 451-456, 2010.

PEREIRA, F. J. et al. Evolução da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p. 1649-1656, 2008.

PIRES, M. F. et al. Ethylene and hydrogen peroxide in the aerenchyma formation in maize tolerant to intermittent flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 50 n. 9, p. 779-787, 2015.

POSTMA, J. A.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 156, n. 3, p. 1190-1201, 2011.

RAMOS JÚNIOR, E. U. et al. Crescimento de plantas de cobertura sob déficit hídrico. **Ciências Agrárias**, Londrina, v. 34, n. 1, p. 47-56, 2013.

RAUSCH, C.; BUCHER, M. Molecular mechanisms of phosphate transport in plants. **Planta**, Berlin, v. 216, n. 1, p. 23-37, 2002.

REZAEI, M. A. et al. Morphophysiological improving effects of exogenous glycine betaine on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cv. Os under drought stress conditions. **Plant Omics Journal**, Berlin, v. 5, n. 2, p. 79-86, 2012.

RIBERO, E. S. et al. Relationship between root on the uptake, storage and tolerance to lead of *Echinodorus grandiflorus*. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 19, n. 6, p. 605-612, 2015.

RIBEIRO, M. N. O. et al. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 43, n. 2, p. 354-361, 2012.

SANTOS, E. F.; CAMACHO, M. A. Eficiência agronômica na aplicação de fósforo em algodoeiro. In: ENCONTRO DE ENSINO, PESQUISA E EXTENSÃO, 2., 2011, Dourados. **Anais...** Dourados: [s. n.], 2011. 1 CD-ROM.

SANTOS, K. R. et al. *Typha domingensis* Pers. growth responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 122, p. 47-53, 2015.

SARRUGE, J. R.; HAAG, H. P. **Análises químicas em plantas**. Piracicaba: ESALQ, 1974. 56 p.

SCHÜNEMANN, P. H. D. et al. Promoter analysis of the barley pht1;1 phosphate transporter gene identifies regions controlling root expression and responsiveness to phosphate deprivation. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 136, n. 4, p. 4205-4214, 2004.

SHIPLEY, B. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis.

Functional Ecology, Oxford, v. 20, n. 4, p. 565-574, 2006.

SOUZA, T. C. et al. Corn root morphoanatomy at diferente development stages and yield under water stress. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 51, n. 4, p. 330-339, 2016.

SOUZA, T. C. et al. Morphophysiology, morphoanatomy, and grain yield under field conditions for two maize hybrids with contrasting response to drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, Heidelberg, v. 35, p. 3201-3211, 2013.

SOUZA, T. C. Parâmetros fisiológicos em milho safrinha. In: SEMINÁRIO NACIONAL DE MILHO SAFRINHA, 12., 2013, Dourados. **Palestras...** Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste, 2013. p. 1-18.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. **American Journal of Botany**, Lancaster, v. 93, n. 10, p. 1490-1500, 2006.

TAWARAYA, K.; HIROSE, R.; WAGATSUMA, T. Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi can substantially reduce phosphate fertilizer application to *Allium fistulosum* L. and achieve marketable yield under field condition. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 48, n. 7, p. 839-843, 2012.

TINOCO, S. M. S. et al. **Avaliação do sistema radicular de genótipos de trigo em solução nutritiva**. 2014. Disponível em: <<https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/1018172/1/2014circulartecnicaonline28.pdf>>. Acesso em: 20 mar. 2016.

UGA, Y. et al. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. **Nature Genetics**, New York, v. 45, p. 1097-1105, 2013.

UGA, Y.; OKUNO, K.; YANO, M. QTLs underlying natural variation in stele and xylem structures of rice root. **Breeding Science**, Tokyo, v. 58, n. 1, p. 7-14. 2008.

VEJCHASARN, P.; LYNCH, J. P.; BROWN, K. M. Genetic variability in Phosphorus Responses of rice root Phenotypes. **Rice**, Raleigh, v. 9, n. 1, p. 1-16, 2016.

VOESENEK, L. A. A. J. et al. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist**, Cambridge, v. 170, n. 1, p. 213-226, 2006.

WATSON, D. J.; HAYASHI, K. Photosynthetic and respiratory components of the net assimilation rates of sugar beet and barley. **New Phytologist**, Cambridge, v. 64, p. 38-47, 1964.

YANG, X. et al. Drought-induced root aerenchyma formation restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 53, n. 3, p. 495-504, 2012.