



RONIEL GERALDO AVILA

**RELAÇÃO ENTRE RAÍZES, METABOLISMO
ANTIOXIDANTE E ABA NA FOTOSSÍNTESE E
PRODUTIVIDADE DO MILHO SOB DÉFICIT
HÍDRICO**

LAVRAS - MG

2015

RONIEL GERALDO AVILA

**RELAÇÃO ENTRE RAÍZES, METABOLISMO ANTIOXIDANTE E ABA
NA FOTOSÍNTESE E PRODUTIVIDADE DO MILHO SOB DÉFICIT
HÍDRICO**

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

Orientador

Dr. Amauri Alves de Alvarenga

Coorientador

Dr. Paulo Cesar Magalhães

LAVRAS - MG

2015

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

Avila, Roniel Geraldo.

Relação entre raízes, metabolismo antioxidante e ABA na
fotossíntese e produtividade do milho sob déficit hídrico / Roniel
Geraldo Avila. – Lavras : UFLA, 2015.

52p. : il.

Dissertação (mestrado acadêmico)–Universidade Federal de
Lavras, 2015.

Orientador: Amauri Alves de Alvarenga.

Bibliografia.

1. *Zea mays*. 2. Seca. 3. Raízes. 4. Trocas gasosas. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

RONIEL GERALDO AVILA

**RELAÇÃO ENTRE RAÍZES, METABOLISMO ANTIOXIDANTE E ABA
NA FOTOSÍNTESE E PRODUTIVIDADE DO MILHO SOB DÉFICIT
HÍDRICO**

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

APROVADO em 24 de fevereiro de 2015.

Dr. Paulo Cesar Magalhães EMBRAPA- Milho e Sorgo

Dra. Alyne Oliveira Lavinsky

Dr. Amauri Alves de Alvarenga
Orientador

LAVRAS - MG

2015

Às grandes e amadas mulheres de minha vida, “vó” Maria da Glória Silva, e mãe, Maria Aparecida Gomes Avila. Obrigado pelo amor incondicional me proporcionado a cada novo dia.

OFEREÇO

Ao pesquisador Dr. Paulo César Magalhães, Dra Alyne Lavinsky, professor Dr. Amauri Alves de Alvarenga e senhor Gilberto Ribeiro Rodrigues, pessoas excepcionais, que não enxergam barreiras para propagar o conhecimento.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, pela saúde e oportunidade que me proporcionou de chegar até aqui.

À minha família, pilares da minha vida. Obrigado pelo amor e apoio de sempre.

À minha namorada, Cleide Campos, por estar sempre ao meu lado me apoiando em todos os momentos.

Ao Meu orientador Amauri Alves de Alvarenga e coorientador Paulo César Magalhães. Obrigado pela orientação e todo conhecimento a mim oferecido.

A Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela concessão da bolsa de estudo.

Aos meus amigos de classe, que durante as disciplinas de fisiologia vegetal contribuíram com meu crescimento pessoal e profissional, em especial, ao núcleo Viviane Nayse, Daynara Aparecida e Fernando Henrique.

Aos meus amigos da Embrapa Milho e Sorgo, em especial aos amigos do grupo de pesquisa em Estresses bióticos e abióticos de plantas, que garantiram que meus dias em Sete Lagoas fossem mais alegres.

A todos os professores do setor de fisiologia vegetal, que contribuíram com minha formação, em especial, ao Professor Luís Edson Motta, José Donizete Alves e Amauri Alves de Alvarenga.

À Universidade Federal de Lavras e à Embrapa Milho e Sorgo, por me oferecer condições intelectuais e espaço físicos para desenvolver meus estudos.

E a todas as pessoas que contribuíram direta e indiretamente com minha formação, agradeço.

A todos meu muito obrigado!

“Buscai primeiro o Reino de Deus, e sua justiça, e todas estas coisas vos serão acrescentadas” (Mateus 6:33)

RESUMO

A ocorrência de déficit hídrico no solo é motivo de grande preocupação na agricultura, pois, sob essa condição, os cultivos apresentam crescimento e desenvolvimento limitado, o que pode comprometer tanto a produção como a qualidade dos alimentos produzidos. Diante desse contexto, este estudo teve como objetivo caracterizar as modificações morfométricas do sistema radicular e atividade do sistema antioxidante enzimático, bem como, as influências destes na taxa fotossintética e na produtividade. O estudo foi desenvolvido em casa de vegetação, sendo utilizados genótipos de milho tolerantes DKB390 e BRS1055 e sensíveis BRS1010 e 2B710 a seca, e contou-se com duas condições hídricas: irrigado normal e déficit hídrico. No período do pré-florescimento foi imposto o estresse hídrico, e esse foi mantido por doze dias. Ao final do período de estresse avaliou-se trocas gasosas, eficiência do fotossistema II, potencial hídrico foliar, e foram coletadas amostras para a análises bioquímicas e morfométricas de raízes. Ao final do ciclo avaliou-se os componentes de produção. Verificou-se, que a seca afeta significativamente a fotossíntese, com reflexos diretos nos componentes de produtividade. Os genótipos BRS1055 e DKB390 apresentaram maiores taxa fotossintética e produção de grãos sob déficit hídrico (DH) em relação os genótipos BRS1010 e 2B710. Houve aumento na concentração interna de gás carbônico em todos os genótipos sob DH, não refletindo em maiores valores de fotossíntese (A). O genótipo BRS1010 teve os níveis de ácido abscísico (ABA) aumentado em folha. O sistema antioxidante enzimático não se mostrou eficiente nos genótipos sob 12 dias de DH.

Palavras-chave: *Zea mays*. Seca. Raízes. Trocas gasosas.

ABSTRACT

The occurrence of water deficit in the soil is a major concern in agriculture, given that, under this condition, crops have limited growth and development, which can compromise both the production and the quality of the food produced. Therefore, in this study, we aimed at characterizing the morphometric changes of the root system and the activity of the enzymatic antioxidant system, as well as their influence over photosynthetic rate and productivity. The study was conducted in a greenhouse, using maize genotypes tolerant DKB390 and BRS1055 and sensitive BRS1010 2B710 to drought, cultivated under two water conditions: field capacity (FC) and water deficit (WD). During the pre-flowering period, we suspended the irrigation, maintaining this condition for twelve days. At the end of the stress period, we evaluated gas exchange, photosystem II efficiency, leaf water potential, in addition to collecting samples for biochemical and morphometric analyzes of the roots. At the end of the cycle, we evaluated the production components. We verified that the draught significantly affects photosynthesis, with direct reflexes on the productivity components. Genotypes BRS1055 and DKB390 presented higher photosynthetic rate and grain production under water deficit (WD) when compared to genotypes BRS1010 and 2B710. There was an increase in the internal concentration of carbon dioxide in all genotypes under WD, with no reflection on higher photosynthetic values (Pn). Genotype BRS1010 presented increased levels of abscisic acid (ABA) in the leaves. The enzymatic antioxidant system was not efficient on the genotypes under 12 days of WD.

Keywords: *Zea mays*. Drought. Roots. Gas exchange.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Potencial hídrico foliar ao meio-dia (Ψ_{md}) em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo, capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH).....28
- Figura 2 Espigas em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-H). Barra: 10 cm.....33
- Figura 3 Sistema radicular em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-H). Barra: 10 cm.....36
- Figura 4 Atividade antioxidante de enzimas superóxido dismutase do superóxido (SOD), peroxidase do ascorbato (APX) e catalase (CAT) e teor de ácido abscísico (ABA) nas folhas e raízes em quatro genótipos de milho contrastantes quanto a tolerância à seca, cultivado sob dois níveis de água no solo42
- Figura 5 Danos celulares baseado na acumulação de malondialdeído (MDA) em quatro genótipos de milho contrastantes quanto a tolerância à seca, cultivado sob dois níveis de água no solo.....45

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Produção agronômica em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo	30
Tabela 2	Caracterização morfométrica de raízes em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo.....	35
Tabela 3	Parâmetros de trocas gasosas obtidos em quatro genótipos de milho contrastantes para tolerância ao déficit hídrico cultivados sob diferentes níveis de água no solo	38

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	15
2.1	Descrição e importância da espécie	15
2.2	Efeito do déficit hídrico na fisiologia do milho	16
2.3	Influências da seca na fotossíntese	17
2.4	Mecanismos de tolerância a seca	19
3	METODOLOGIA	23
3.1	Condições de cultivo, material vegetal e desenho experimental	23
3.2	Avaliações ecofisiológicas	24
3.3	Ensaio bioquímico	24
3.4	Parâmetros agronômicos	25
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	27
5	CONCLUSÕES	46
	REFERÊNCIAS	47

1 INTRODUÇÃO

Nos últimos anos o mundo vem passando por diversas mudanças ambientais, tais como, altas temperaturas e secas prolongadas. Essas mudanças afetam significativamente a agricultura, principalmente a produção vegetal, onde a água constitui um dos principais recursos utilizados para o desenvolvimento das culturas. Diante dessa importância, a água constitui-se um fator limitante para produção vegetal, de modo que sua falta provoca decréscimos de substâncias na produção. Entretanto, torna-se importante ressaltar, que o decréscimo na produção irá ser diferencial, de acordo com a intensidade que o estresse é imposto, duração, estágio fenológico que a cultura se encontra, e material genético.

Especificamente na cultura do milho, o período de máxima exigência de água concentra-se no período de duas semanas antes até duas semanas após o florescimento, momento do ciclo no qual o número final de grãos é fixado. Além disso, nesse momento em específico, a ocorrência de déficit hídrico reduz o fluxo de fotoassimilados para os órgãos reprodutivos em formação e retarda a emissão dos estilo-estigmas na espiga, levando a uma não coincidência entre a emissão destes e do escapo, resultando em grãos com menor massa e/ou com maior percentual de grãos vazios (BERGAMASCHI et al., 2004; EDMEADES et al., 2000; FANCELLI; DOURADO NETO, 2000; MAGALHÃES; DURÃES; PAIVA, 1995).

A queda de produção no milho, causada pela seca, se deve em grande parte, a influência que esta exerce sobre a fotossíntese (SOUZA et al., 2014). Inicialmente, o déficit hídrico por mediação do ABA, promove fechamento dos estômatos por períodos prolongados. Com o fechamento estomático ocorre diminuição da concentração interna de gás carbônico, comprometendo a atividade de carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase

(Rubisco) pela baixa concentração de substrato, refletindo em menor fotossíntese (*A*), sendo essa redução da *A* causada pela limitação estomática. Com o aumento do número de dias e intensidade do estresse (moderado/severo), o aparato fotoquímico atinge potencial redox mais reduzido, favorecendo a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Essas EROs promove a oxidação na proteína D1 do fotossistema II (PSII), impossibilitando a oxidação da molécula de água, comprometendo o fluxo de elétrons na cadeia transportadora, síntese de ATP e a regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato, levando a uma limitação da fotossíntese não mais estomática e sim por falhas bioquímicas (SOUZA et al., 2013).

Para atenuar os efeitos da seca, ao longo da evolução, os vegetais desenvolveram estratégias de esquivar e/ou tolerar períodos de déficit hídricos, dentre eles, mecanismos bioquímicos essenciais para sua sobrevivência, como por exemplo, o sistema antioxidante enzimático, que através das enzimas Desmutase do superóxido, Catalase e Peroxidase do ascorbato, é responsável por fazer a limpeza das EROs. Essas EROs, que se não controladas, podem causar além de danos no PSII, a peroxidação de lipídeos e degradação de membranas, tendo como produto da peroxidação a formação de malondialdeído (MDA) (NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2014).

Além de mecanismos bioquímicos as plantas utilizam de estratégias morfológicas para tolerar períodos de estresse hídrico. Dentre eles, o aumento no crescimento do sistema radicular, esse que é estimulado durante o estresse hídrico pelo aumento na produção de ABA, favorecendo, dentre outros, a formação de raízes de maior comprimento e aumentando principalmente a quantidade de raízes finas e muito finas, favorecendo a captura de água em camadas mais profundas do solo (PACE et al., 1999).

Diante do exposto, acredita-se que genótipos de milho que apresentam sistema antioxidante eficiente na limpeza de Eros, atrelado a um sistema

radicular bem desenvolvido, poderão ter uma melhor manutenção da fotossíntese, e conseqüentemente, maior produtividade durante o estresse por déficit hídrico. Assim, este estudo teve como objetivo central, caracterizar as modificações morfométricas do sistema radicular e atividade do sistema antioxidante enzimático, bem como, a influência desses na taxa fotossintética e na produtividade de milho cultivado sob déficit hídrico.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Descrição e importância da espécie

O milho (*Zea mays* L.) é uma planta da família Poaceae, e possui metabolismo do tipo C4. É uma planta monóica, em que a inflorescência masculina se origina a partir da diferenciação do meristema apical em um primórdio, quando a planta apresenta de seis a oito folhas expandidas (estádio V6-V8). A gema lateral que originará a espiga superior (inflorescência feminina) transforma-se num primórdio floral quando o milho possui de oito a dez folhas expandidas (estádio V8-V10). O Milho produz de uma a duas espigas por planta e chega a produzir de 700 a 1000 sementes por espiga. Possui o sistema radicular do tipo fasciculado, é uma planta extremamente exigente de água, mas, também é uma das mais eficientes em seu uso, podendo um genótipo de ciclo médio consumir de 400 a 700 mm de água em seu ciclo completo, dependendo das condições climáticas (ALBUQUERQUE; RESENDE, 2009; SANGOI et al., 2010).

Segundo o quarto levantamento realizado pelo United States Department of Agriculture - USDA (2014) em janeiro de 2014, estima-se que para a safra 2013/14, serão produzidas no mundo, cerca de 966.92 milhões de toneladas de milho, e para isso, será ocupada uma área de 176.93 milhões de ha para uma produtividade média de 5.47 toneladas por ha.

No Brasil, o milho é a segunda maior cultura produzida, situando-se atrás, apenas da cultura de soja. No quarto levantamento realizado pela Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB (2014), estima-se que a área semeada com o milho na primeira safra nacional poderá atingir 6,5 milhões ha, e para a segunda safra 9,1 milhões ha, com perspectivas de produtividade de 4.83 e 5.034 kg por ha de área plantada, respectivamente.

Essa elevada produção de milho se deve a sua importância nutricional, fazendo dele o componente básico para nutrição, utilizado na composição de rações para suínos, caprinos, aves, bovinos, peixes, equinos, produção de silagem para bovinos, e presente em diferentes pratos na nutrição humana. O consumo de milho no Brasil em 2014 está previsto para 46,50 milhões de toneladas para a produção animal, 1,90 milhões de toneladas para a alimentação humana, 5,11 milhões de toneladas para produção industrial, 6,08 milhões de toneladas para produção de sementes/perdas/outros e 27,00 milhões de toneladas para exportação, totalizando-se uma demanda total de 86,59 milhões de toneladas (CÉLERES, 2014).

2.2 Efeito do déficit hídrico na fisiologia do milho

A ocorrência de déficit hídrico no solo é motivo de grande preocupação na agricultura, pois, sob essa condição, os cultivos apresentam crescimento e desenvolvimento limitado, o que pode comprometer tanto a produção como a qualidade dos alimentos produzidos. Essa questão tem relevância em regiões tropicais, uma vez que nelas, é produzida a maioria dos cultivos, e vivem muitas famílias que dependem da agricultura como meio de sobrevivência. Assim, o conhecimento dos mecanismos fisiológicos que contribuem para uma tolerância diferencial a dessecação, é de particular importância para a seleção precoce de genótipos com rendimento satisfatório, sob baixa disponibilidade de água no solo.

Para a ocorrência de déficit hídrico em milho, convencionou-se um potencial mínimo da água na folha (ψ_{\min}) de -1,5 MPa. Acima desse, não há déficit hídrico, pois haveria uma recuperação do ψ_{\min} durante a noite com o fechamento estomático, e a partir deste ponto, com a diminuição do potencial

hídrico, já começa a ocorrer o estresse pela falta de água (BERGONCI et al., 2000; BIANCHI et al., 2005).

Em milho, o déficit hídrico compromete a produção da cultura de diferentes níveis, de acordo com o estágio de desenvolvimento o qual é submetido. O déficit hídrico na fase de germinação reduz a produção pela diminuição do número de plantas por área, e durante a fase vegetativa, reduz a área foliar, em decorrência da baixa taxa fotossintética e a acumulação de carboidratos experimentada pelas plantas. Quando a deficiência hídrica aparece na fase inicial de V4-V5 (diferenciação floral), pode diminuir o potencial produtivo da cultura em 20 a 30% (BERGAMASCHI et al., 2004; MAGALHÃES; DURÃES, 2008).

Entretanto, o período de máxima exigência de água pelo milho, concentra-se no período de duas semanas antes, até duas semanas após o florescimento, momento do ciclo no qual o número final de grãos é fixado. Além disso, nesse momento em específico, a ocorrência de déficit hídrico pode reduzir o fluxo de fotoassimilados para os órgãos reprodutivos em formação, e retardar a emissão dos estilo-estigmas na espiga, levando a uma não coincidência entre a emissão destes e do pendão, resultando em grãos com menor massa e/ou com maior percentual de grãos vazios (EDMEADES et al., 2000).

Nesse sentido, a identificação de mecanismos fisiológicos de tolerância a seca, que sejam passíveis de serem traduzidos em desempenho superior de materiais genéticos cultivados nessa condição, são alvos de seleção visando resistência a seca.

2.3 Influências da seca na fotossíntese

A seca gera diversas disfunções fisiológicas no milho, afetando, dentre outros, a fotossíntese, que pode ser inibida por limitação estomática e não

estomática. Inicialmente com a seca os estômatos fecham, ocasionando a diminuição da concentração interna de gás carbônico (C_i), comprometendo a atividade de carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), pela baixa concentração de substrato (CO_2), refletindo em decréscimo em A , caracterizando limitação estomática (SOUZA et al., 2013).

Com o aumento no número de dias e a intensidade do estresse hídrico, ocorre fechamento estomático por períodos prolongados, provocando diminuição na transpiração (E), ocasionando aumento na temperatura foliar por menor perda de calor latente (FAROOQ et al., 2009). Além disso, a atividade carboxilase da Rubisco será baixa por longos períodos e, conseqüentemente, haverá acúmulo de poder redutor NADPH pelo decréscimo no seu consumo pela etapa bioquímica (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009), fazendo com que o aparato fotoquímico se torne altamente energizado, adquirindo potencial redox mais reduzido. Cabe ressaltar, que o excesso de energia no aparato fotoquímico dificulta a dissipação de energia das clorofilas para os centros de reações, levando-as a um alto estado de excitação, seguido de fluorescência (GHANNOUM et al., 2003).

Torna-se importante evidenciar que as mudanças de padrões das reações fotossintéticas, causadas pelo estresse hídrico, levam à formação de EROs, as quais promovem reações oxidativas levando a destruição do PSII, onde a proteína D1 é danificada. Assim, a relação F_v/F_m é regulada negativamente, decrescendo o fluxo de elétrons do PSII para o PSI, reduzindo a síntese de ATP. Em adicional, a baixa concentração de ATP compromete a fosforização da ribulose-5-fosfato para posterior regeneração da rubilose- 1, 5-bisfosfato, uma molécula chave para entrada do CO_2 no ciclo de Calvin é comprometida, levando a decréscimos na taxa fotossintética, caracterizando uma limitação bioquímica (não estomática) (FLEXAS; MEDRANO, 2002; GHANNOUM et al., 2003).

Segundo Meyer e Genty (1999), a fluorescência da clorofila permite verificar o fluxo de elétrons pelos fotossistemas, fornecendo uma análise detalhada da inibição da fotossíntese induzida pelo estresse hídrico. Dessa maneira, a relação entre a fluorescência variável com a fluorescência máxima (F_v/F_m) fornece uma medida da eficiência intrínseca ou máxima do PSII (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009).

De fato, em estudos com milho sob déficit hídrico, principalmente em genótipos sensíveis a seca, observou-se um aumento em C_i , e mesmo assim, queda em A , com decréscimo na relação F_v/F_m indicando a ocorrência de limitação não estomática (SOUZA et al., 2014).

Deste modo, nota-se que a dinâmica fotossintética frente a regimes hídricos desfavoráveis é complexa. Assim, a compreensão dos mecanismos utilizados por genótipos tolerantes a seca, na manutenção da taxa fotossintética, em condições hídricas desfavoráveis, poderá contribuir com programas de melhoramento genético.

2.4 Mecanismos de tolerância a seca

Durante o processo evolutivo as plantas terrestres desenvolveram uma série de mecanismos de tolerância ao déficit hídrico que variam em função da duração e da intensidade do estresse, assim como do estágio de desenvolvimento da planta (SANTOS, 2009). Entre essas respostas fisiológicas reguladas, o ABA desempenha um papel central, sendo ele denominado hormônio do estresse, tendo em vista que durante o desenvolvimento do estresse, ocorre uma rápida síntese deste regulador, o qual ativa diversos mecanismos dependentes de sua sinalização, diminuindo ou excluindo o efeito do estresse. Todavia, após o estresse, deve ocorrer um rápido catabolismo do ABA, o que permite ao vegetal retomar a normalidade do seu crescimento (KRASENSKY; JONAK, 2012).

Esse hormônio controla ainda, muitos outros processos importantes no crescimento e desenvolvimento da planta, além de regular respostas adaptativas em condições adversas. Sob baixa disponibilidade hídrica as raízes aumentam a biossíntese de ABA, esse então é transportado via xilema para a parte aérea, onde juntamente com o ABA, produzidos por folhas maduras, irá regular a abertura e o fechamento dos estômatos, sendo que seu acúmulo em folhas estressadas exerce um grande papel na redução da perda de água pela transpiração (SCHACHTMAN; GOODGER, 2008; SOUZA et al., 2014; ZHU, 2002).

Estudos evidenciam que o ABA pode estar relacionado com o estresse oxidativo em células vegetais (HU et al., 2005; JIANG; ZHANG, 2003). Em milho, foi observado um aumento de espécies reativas de oxigênio e da atividade de enzimas do sistema antioxidante, entre elas, a catalase, quando as plantas foram submetidas a concentrações variáveis de ABA (SOUZA et al., 2014). Tanto o ABA quanto as EROs são moléculas mensageiras que induzem a defesa antioxidante (JIANG; ZHANG, 2004).

As EROs são produzidas de forma natural, e em pequenas concentrações pelos vegetais nos cloroplastos, pela fotossíntese nas mitocôndrias durante a respiração, pelos peroxissomos através da β -oxidação e ainda pela fotorrespiração, processo este que envolve as três organelas (FRAIRE-VELÁZQUEZ; BALDERAS-HERNÁNDEZ, 2013; NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2014). Assim, quando a planta é submetida a estresses bióticos ou abióticos ocorre um aumento na produção de EROs e, quanto a água, não seria diferente; a sua falta promove o estresse oxidativo na planta formando EROs, tais como, os radicais superóxido ($O_2^{\bullet-}$), hidroxila (OH^{\bullet}), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio singlete (1O_2), em níveis de concentração prejudiciais, podendo promover a peroxidação lipídica, oxidação de membranas e, em casos mais graves, até morte celular (JALEEL et al., 2009; MITTLER, 2002). Para conseguir sobreviver em períodos secos, as concentrações de espécies reativas

de oxigênio, deveriam reduzir a níveis consideravelmente baixos, portanto, menos prejudiciais as células e tecidos, o que é possível através do acionamento de rotas metabólicas como o sistema antioxidante enzimático (NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2014).

Entre as enzimas do sistema antioxidante enzimático está a enzima dismutase do superóxido (SOD), sendo considerado o antioxidante enzimático intracelular mais eficaz, estando presente em todos os organismos aeróbicos, e em todos os compartimentos subcelulares propensos ao estresse oxidativo mediado por EROs. A SOD é responsável por realizar, através de catálise, a dismutação do O_2^- em H_2O_2 e O_2 , onde o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), que é formado nesta reação é considerado um composto ainda tóxico para as células e pode ser convertido em radicais ainda mais reativos como hidroxila (OH) (MITTLER, 2002). A partir de então, o H_2O_2 torna-se substrato para as enzimas peroxidase do ascorbato (APX) e catalase (CAT) que são responsáveis por fazer a conversão do H_2O_2 em H_2O e O_2 . A CAT possui uma das maiores taxas de rotatividade entre todas as enzimas, onde uma molécula de CAT pode converter 6 milhões de moléculas de H_2O_2 a H_2O e O_2 por minuto (GILL; TUTEJA, 2010). Assim, o sistema antioxidante enzimático constituído pelas enzimas SOD, APX e CAT, tem sido considerado uma importante via de defesa para vegetais propícios a estresses oxidativos.

Além de mecanismos bioquímicos as plantas utilizam de estratégias morfológicas para tolerar períodos de estresse hídrico. Dentre eles, o aumento no crescimento do sistema radicular, que é estimulado durante o estresse hídrico pelo aumento na produção de ABA, favorecendo dentre outros, a formação de raízes de maior comprimento e aumentando principalmente a quantidade de raízes finas e muito finas, favorecendo a captura de água em camadas mais profundas do solo (PACE et al., 1999). A importância do crescimento da raiz para a manutenção da produtividade das culturas está sendo reconhecida e

havendo interesse crescente para os melhoristas de plantas (GEWIN, 2010) inclusive do milho, sendo que sistemas radiculares extensos são vitais quando as plantas que são cultivadas em solos com abastecimento insuficiente de água ou nutrientes. Além disso, em estudos com seca, tem-se observado em raízes, a formação de aerênquimas, os quais favorecem o crescimento radicular por diminuir o custo metabólico nessas estruturas, disponibilizando maior quantidade de energia para o crescimento radicular (GOWDA et al., 2011; SOUZA et al., 2014; ZHU; BROWN; LYNCH, 2010).

Diante disso, nota-se que é particularmente importante que se tenha uma boa compreensão dos processos que afetam o crescimento de raízes, visando manter a produtividade frente a regimes hídricos variáveis, associados com a mudança de padrões climáticos ocorridos na atualidade, buscando com isso, suprir a demanda crescente de alimentos a nível mundial. Além disso, o melhor entendimento dos mecanismos utilizados por milhos tolerantes a seca, poderá fornecer subsídios fundamentais aos programas de melhoramento genético que visem a obtenção de cultivares de milho promissoras, sobretudo, para cultivos em regiões sujeitas a condições hídricas desfavoráveis. Adicionalmente, a identificação dos mecanismos de evasão e/ou tolerância a seca, constitui o primeiro passo na condução dos programas de melhoramento genético.

3 METODOLOGIA

3.1 Condições de cultivo, material vegetal e desenho experimental

O experimento foi conduzido em condição de casa de vegetação na Embrapa Milho e Sorgo (19°28' S, 44°15'08'' W, 732 m de altitude), e o material vegetal consistiu em quatro híbridos de milho contrastantes para tolerância a seca, sendo dois tolerantes (DKB390 e BRS1055) e dois sensíveis (BRS1010 e 2B710). Onde o delineamento utilizado foi inteiramente casualizado em esquema fatorial 2x4, sendo duas condições hídricas e quatro genótipos com seis repetições.

As plantas foram cultivadas em vasos plásticos com capacidade de 20 L, contendo Latossolo Vermelho Distrófico Típico. O teor de água no solo foi monitorado diariamente entre 9h e 15h, com auxílio de sensores de umidade modelo GB Reader N1535 (Measurement Engineering, Austrália), instalados no centro de cada vaso, com auxílio de um trado de rosca, a uma profundidade de 20 cm. Esses sensores detectam a tensão de água no solo, com base na resistência elétrica, e são acoplados a medidores digitais. A reposição hídrica através de irrigação foi realizada com base nas leituras obtidas com o sensor e a água reposta, até a capacidade de campo durante o período que antecedeu a imposição dos tratamentos. Os cálculos de reposição de água foram realizados com o auxílio de uma planilha eletrônica, feita em função da curva de retenção de água do solo. Em paralelo, foram realizados todos os tratamentos culturais e fitossanitários necessários, de acordo com a demanda da cultura do milho. A unidade experimental foi composta pelo vaso, contendo duas plantas e seis repetições por tratamento.

Ao atingir o estágio de pré-florescimento, a metade de cada tratamento inicial foi submetida ao déficit hídrico (DH) e a outra metade continuou

recebendo irrigação diariamente, a fim de manter a umidade do solo próxima a capacidade de campo (CC), com tensão de água no solo de -18 kPa. A exposição ao DH se deu pelo fornecimento diário de 50% da água total disponível até a tensão de água no solo atingir, no mínimo, -138 kPa, a qual foi mantida por um período de doze dias.

3.2 Avaliações ecofisiológicas

Após os doze dias de estresse foram avaliadas entre o período de 9h e 10h, as trocas gasosas foliares, com um analisador de gases infravermelho (IRGA – *Infrared Gas Analyzer*), modelo LI 6400 (LI-COR, Lincoln, NE, EUA), equipado com um fluorômetro (LI-6400-40, LI-COR Inc.). As variáveis de fluorescência da clorofila *a* foram realizadas utilizando um fluorômetro de pulso modulado (PEA- *Pocket chlorophyll Fluorimeter*), modelo Hansatech, em folhas correspondentes ao da inserção da espiga. Também foi aferido potencial hídrico foliar determinado, com uma bomba de pressão tipo Scholander ao meio-dia (Ψ_{md}).

3.3 Ensaios bioquímicos

Foi coletado no final do estresse, ou seja, com doze dias de imposição do déficit hídrico, material vegetal (folhas e raízes) para análise enzimática, níveis de malondialdeído (MDA) e concentração de ABA.

A atividade das enzimas do sistema antioxidante, dismutase do superóxido (SOD, EC 1.15.1.1), catalase (CAT, EC 1.11.1.6), e peroxidase do ascorbato (APX, CE 1.11.1.11), foi determinada a partir de material vegetal extraído em um meio contendo tampão de fosfato de potássio 0,1 M (pH 6,8), EDTA 0,1 mM, DTT 1 mM, PMSF 1 mM e 1% PVPP (w / v). A atividade total

da SOD foi determinada pela medição da capacidade de inibir a redução fotoquímica de cloreto de p-nitro-azul-tetrazólio a 560 nm. A atividade da CAT foi estimada através da medição da taxa de decomposição de H₂O₂ a 240 nm, enquanto a atividade total da APX foi determinada monitorizando-se a diminuição na absorbância a 290 nm de acordo com Souza et al. (2014).

O método de extração de ABA na folha foi adaptado a partir Guóth et al. (2009), onde, quinhentos miligramas de tecido foliar foram macerados em nitrogênio líquido, acrescido de 5 mL de metanol 80% (v / v), contendo 0,1% de hidroxitolueno butilado (BHT) como antioxidante. O extrato foi incubado a 4°C durante 4 h e, subsequentemente, centrifugado duas vezes a 4000 rpm na mesma temperatura. O fluido sobrenadante foi seco num evaporador rotativo a 26°C. Amostras de 1,5 µL / 100 mg foram dissolvidas em tampão TBS (Tris 25 mM, NaCl 100 mM, MgCl₂ 1 mM hexa-hidratado), sendo que a detecção e quantificação foram realizadas utilizando-se kits de ensaio imunoenzimático (Phytdetec ABA Enzyme Immunoassay Kit de Teste Sigma-Aldrich) . O acúmulo MDA foi estimado como o conteúdo de um total de substâncias reativas ao ácido 2-tiobarbitúrico (SOUZA et al., 2014).

3.4 Parâmetros agronômicos

Foram quantificados os números de folhas, de espigas e a área foliar. Com o auxílio de uma régua graduada e/ou paquímetro foram feitas medições da altura da planta e de inserção da espiga, bem como o diâmetro e o comprimento da espiga. A área foliar foi mensurada com um medidor de área (Li-Cor Inc.). Em seguida, as plantas foram particionadas em raiz, colmo, folhas, escapo, espigas (sabugo, palhada e grãos), e submetidas a secagem em estufa com circulação forçada de ar, a 70°C, durante 72 h. Com base no valor de biomassa seca de grãos e biomassa seca total da planta, foi calculado o índice de

colheita (DURÃES; MAGALHÃES; OLIVEIRA, 2002). Em paralelo, foram realizadas análise em nível de espiga, tais como, número de grãos por espiga e o peso de 100 grãos.

Adicionalmente, um grupo de 50 grãos de três repetições por tratamento foi submetido à caracterização morfométrica, mensurando-se a largura dos grãos com auxílio de um paquímetro digital. Posteriormente, tais grãos foram embebidos *overnight* em amolecedor etilenodiamina (10%, *p/v*), e cortados longitudinalmente com navalha, para avaliar possíveis mudanças no tamanho do embrião, a depender dos tratamentos. Fotografias foram obtidas a partir de uma câmara fotográfica acoplada a um microscópio estereoscópico tipo lupa, utilizando-se o programa *ImageJ* para calcular a relação entre as áreas do endosperma e do embrião.

Para as avaliações do sistema radicular, foi utilizado o sistema informatizado WinRhizo Pro 2007a (RégentInstr. Inc.), sendo mensurados o comprimento, diâmetro (\emptyset), volume e área de superfície de raízes por classe de diâmetro, descritos a seguir: raízes muito finas (\emptyset inferior a 0,5 mm), raízes finas ($> 0,5 \emptyset < 2,0$ mm) e raízes grossas ($\emptyset > 2,0$ mm) (MAGALHÃES; SOUZA; CANTÃO, 2011). Para essa análise, foram coletadas raízes em três repetições por tratamento.

Aplicou-se testes estatísticos preliminares para adequação, ou não, dos resultados a análise da variância (ANOVA). O teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade, foi utilizado para testar todo e qualquer contraste.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ao final do período de imposição do estresse, todos os genótipos de milho avaliados sob déficit hídrico (DH), exibiram, em relação àqueles que tiveram a umidade do solo mantida próxima a capacidade de campo (CC), valores mais negativos de potencial hídrico foliar ao meio-dia (Ψ_{md}) (Figura 1), entretanto, não foi possível distinguir genótipos sensíveis e tolerantes, com base nessa variável. Ao avaliarem o Ψ_{md} ao final do período de imposição do estresse, em genótipos de milho cultivados em condição de campo sob DH, Souza et al. (2013) e Vitale et al. (2007) verificaram uma redução do Ψ_{md} em relação ao seus respectivos controles, sob CC. Souza et al. (2013) verificaram ainda, uma diferencial manutenção do *status* hídrico sob DH, a depender do grau de tolerância do genótipo ao DH, com maiores valores no tolerante em relação ao sensível.

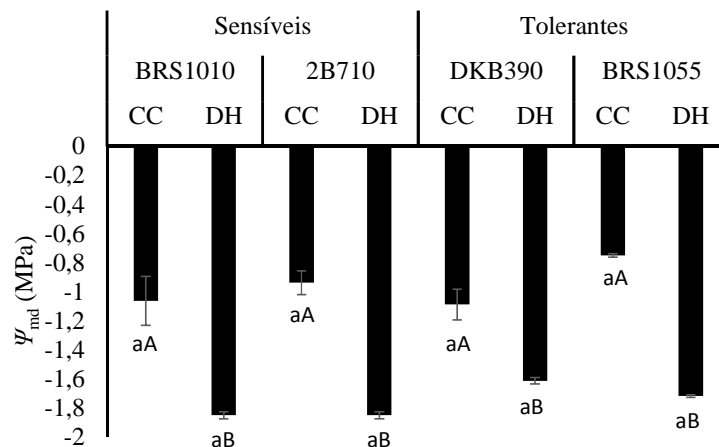


Figura 1 Potencial hídrico foliar ao meio-dia (Ψ_{md}) em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo, capacidade de campo (CC) e déficit hídrico (DH).

Legenda: As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. Letras minúsculas denotam comparações entre os genótipos dentro de um mesmo nível de água no solo, e maiúsculas comparações entre os níveis de água no solo dentro de um mesmo genótipo pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

Plantas oriundas dos genótipos 2B710 e DKB390 que tiveram a umidade do solo mantida próximo à CC durante todo o ciclo fenológico apresentaram maior biomassa de grãos (BSG) e diâmetro de espiga (DESP) em relação às oriundas dos genótipos BRS1010 e BRS1055, sem alteração da altura da planta (AP), altura de inserção da espiga (ALTIE), área foliar específica (AFE), área foliar individual (AFI), número de folhas (NF), e da biomassa total (BST). Como consequência, o índice de colheita (IC) nos genótipos 2B710 e DKB390 foi, em média, 14.2% maior em relação aos dos genótipos BRS1010 e BRS 1055 (Tabela 1). As plantas do genótipo DKB390 sob CC apresentaram menor comprimento de espiga (CESP) dissociado de alteração no número de grãos por fileiras (NGF), e, ainda assim, o peso de 100 grãos (P100G) foi maior em relação aos demais genótipos. Por sua vez, em plantas do genótipo 2B710 sob

CC, a maior BSG esteve associada a um maior número de grãos por espiga (GESP), com valores inclusive similares aos verificados em plantas do genótipo BRS1055 (Tabela 1).

Por sua vez, sob DH, o genótipo DKB390 manteve IC significativamente superior aos demais genótipos, fato acoplado a maiores valores de GESP e CESP, quando comparados às plantas desse mesmo genótipo sob CC, ainda que a largura dos grãos (LG) tenha diminuído. Já plantas oriundas do genótipo 2B710, sob DH, tiveram o IC drasticamente diminuído em relação às suas respectivas plantas sob CC, atingindo valores similares aos verificados em plantas dos genótipos BRS1010 e BRS1055 (Tabela 1), corroborando reduções no dimensionamento dos grãos como um todo e no GESP, sem alteração em P100 sob DH.

Tabela 1 Produção agrônômica em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo

	Sensíveis				Tolerantes			
	BRS1010		2B710		DKB 390		BRS1055	
	CC	DH	CC	DH	CC	DH	CC	DH
BSG	90,74 bA	53,83 cB	104,0 aA	58,33 cB	99,87 aA	98,92 aA	90,02 bA	71,63 bB
DESP	49,67 bA	45,26 bB	54,86 aA	48,83 aB	53,80 aA	49,51 aA	46,28 cA	43,31 bB
AP	1,764 bA	1,712 cA	1,840 bA	1,728 cA	1,820 bA	1,883 bA	2,190 aA	2,157 aA
ALTIE	0,951 aA	0,913 bA	0,744 bA	0,732 cA	0,981 aA	1,111 aA	0,927 aA	0,915 bA
AFE	15,58 aA	15,77 aA	17,82 aA	15,48 aA	16,86 aA	16,79 aA	16,56 aA	15,90 aA
AFI	0,043 bA	0,040 bA	0,047 bA	0,040 bA	0,046 bA	0,046 aA	0,052 aA	0,048 aA
NF	12,17 aA	11,92 aA	12,00 aA	11,92 aA	12,00 aA	12,00 aA	12,17 aA	11,92 aA
BSR	30,09 bA	24,96 bA	25,09 bA	19,90 bA	28,55 bA	21,04 bA	46,61 aA	43,39 aA
BST	261,0 aA	197,1 bB	261,2 aA	192,1 bB	259,4 aA	243,9 aA	279,3 aA	244,9 aB
IC	0,349 bA	0,270 bB	0,401 aA	0,303 bB	0,384 aA	0,405 aA	0,324 bA	0,294 bA
CESP	17,66 aA	13,60 cB	18,03 aA	15,75 bB	15,38 bB	17,42 aA	18,11 aA	17,8 aA
NGF	34,00 aA	23,16 cB	35,00 aA	22,33 cB	31,17 aA	34,67 aA	35,17 aA	28,67 bB
P100G	20,66 bA	18,42 bA	18,49 bA	15,43 bA	26,06 aA	21,87 aA	17,75 bA	16,80 bA
GESP	440,6 bA	291,1 cB	563,4 aA	387,9 bB	388,4 bB	456,3 aA	508,5 aA	426,2 aA
LG	10,09 aA	8,685 aB	9,669 aA	8,277 aB	9,569 aA	8,423 aB	8,387 bA	8,716 aA
AF	0,529 bA	0,480 bB	0,567 bA	0,486 bB	0,559 bA	0,553 aA	0,630 aA	0,576 aA
EM:E	0,200 aA	0,156 aB	0,225 aA	0,165 aB	0,229 aA	0,228 aA	0,194 aA	0,187 aA

Abreviaturas: BSG = Biomassa seca de grãos (g); DESP = Diâmetro de espiga (mm); AP = Altura da planta (m); ALTIE = Altura de inserção da espiga (m); AFE = área foliar específica ($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$); AFI = área foliar individual (m^2), NF = número de folhas; BSG = Biomassa seca de grãos (g); BSR = Biomassa seca de raízes, g; BST = Biomassa seca total (g); IC = Índice de colheita ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$); CESP = Comprimento de espiga (cm); NGF = Número de por fileira nº; P100G = peso de 100 grãos; GESP = número de grãos por espiga nº; LG = Largura de grão; AF = área foliar (m); EM:E = relação embrião: endosperma.

As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. Letras minúsculas denotam comparações entre os genótipos dentro de um mesmo nível de água no solo, e maiúsculas comparações entre os níveis de água no solo dentro de um mesmo genótipo pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

Souza et al. (2013) verificaram que a maior produção de grãos sob DH do genótipo DKB390, em condições de campo, está atrelada a menores valores de percentual de folhas secas, de distanciamento entre os feixes vasculares e de intervalo entre os florescimentos feminino e masculino, bem como maiores valores de abertura estomática, de número de estômatos, e de relação F_v/F_m em relação aos genótipos sensíveis nessa mesma condição hídrica, o que pode ter contribuído para manutenção da *A*. Inclusive, estudos mostram correlação entre atividade fotossintética e rendimento em grãos (BERGAMASCHI et al., 2006). Deste modo, sugere-se que o genótipo DKB390 investe principalmente em mecanismos fisiológicos em nível de parte aérea, para manutenção de seus componentes de produtividade.

Independentemente do nível de água no solo, plantas oriundas do genótipo BRS1055 apresentaram BST superior a dos genótipos, DKB390, BRS 1010 e 2B710. Entretanto, não foram verificadas reduções significativas nos valores de IC nem de AF desse genótipo com a exposição ao DH. A maior biomassa seca de raízes (BSR) associada com uma maior área foliar (AF) (figura1) pode ter ajudado ao genótipo BRS1055 a evitar declínio nos seus valores de IC, à medida que permitiu drenar fotoassimilados da folha para melhor enchimento dos grãos, estando de acordo com Uga et al. (2013), que afirmam que um maior investimento no sistema radicular, permite melhorias na taxa fotossintética e rendimento de grãos. Deste modo, sugere-se a existência de mecanismos diferenciais entre genótipos DKB390 e BRS1055 para lidar com o estresse gerado pelo DH.

Ressalta-se que os fotoassimilados constituem não apenas fonte de energia para sustentar eventos de divisão e expansão celular, mas também, de esqueleto de carbono durante o processo de maturação e acúmulo de biomassa seca de grãos. Em genótipos sensíveis ao DH, a exposição a esse estresse conduz a um decréscimo na quantidade de água no vaso do floema, o que, por sua vez,

diminui a pressão para influxo de fotoassimilados por meio dos plasmodesmos do floema para dentro das células do dreno (EDMEADES et al., 2000).

Apenas plantas oriundas dos genótipos BRS1010 e 2B710 tiveram os valores de AF sobremaneira reduzidos sob DH. Isso, inevitavelmente, implicaria em uma menor área fotossintética disponível para produção de fotoassimilados, conduzindo a menores valores de BSG, DESP e IC. De fato, apenas plantas oriundas dos genótipos sensíveis BRS1010 e 2B710 tiveram a área do embrião em relação a do endosperma (EM:E) reduzidos sob DH paralelamente a uma diminuição na BSG, quando comparados às sob CC, o que permite afirmar, de modo contundente, a ocorrência de um menor fluxo de fotoassimilados para os grãos nesses dois genótipos de milho sob DH, quando comparados aos genótipos DKB390 e BRS1055. Em contrapartida, os valores da EM:E em plantas dos genótipos tolerantes DKB390 e BRS 1055 sob DH, não variaram em relação aos de plantas desses sob CC, corroborando a continuidade do fluxo de fotoassimilados para nutrição do embrião. A Figura 2 mostra as espigas dos genótipos nos diferentes tratamentos, podendo ser observado nos genótipos sensíveis BRS1010 e 2B710 em DH, menor comprimento de espigas e maior quantidade de grãos não fecundados, em relação aos genótipos tolerantes BRS11055 e DKB390.

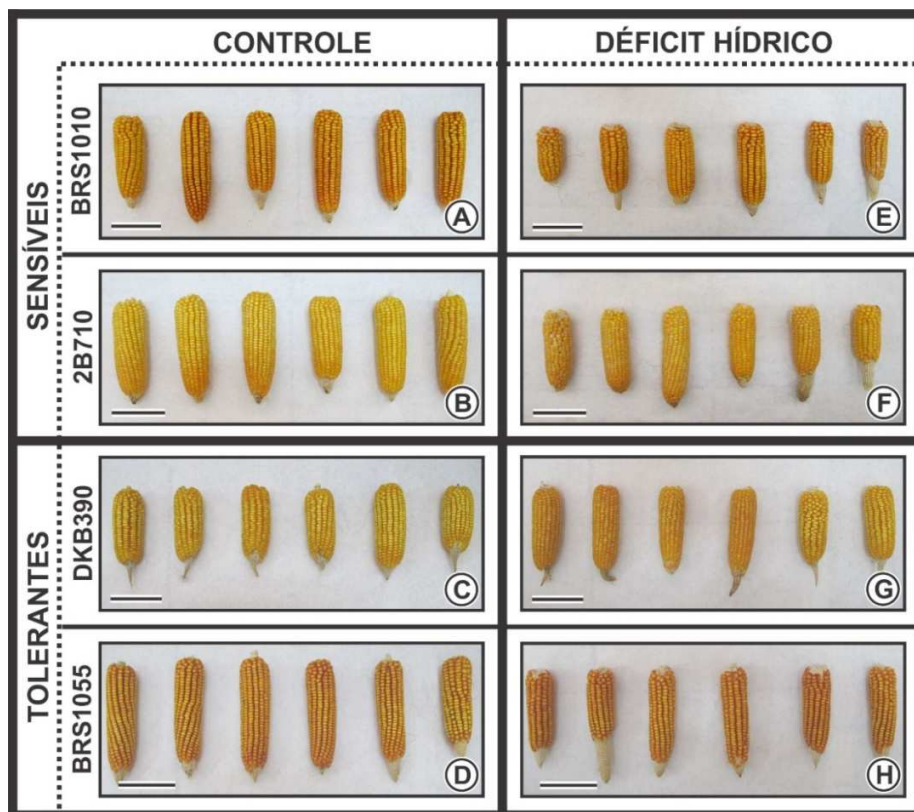


Figura 2 Espigas em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-H). Barra: 10 cm

Mediante análise morfométrica de imagens das raízes, previamente digitalizadas em escâner de mesa, usando o programa Winrhizo, foi verificado que sob CC não há diferença entre os genótipos no que se refere ao comprimento, à área superficial, e ao volume, nas diferentes classes de diâmetro. Entretanto, sob DH, o genótipo BRS1055 apresentou maior comprimento de raízes finas (CRF), área superficial de raízes finas (ASRF), área superficial de raízes total (ASRT) e volume de raízes finas (VRF), em relação aos demais genótipos (Tabela 2). Além disso, plantas oriundas de tal genótipo sob DH

tiveram CRF, área superficial de raízes muito finas (ASRMF), ASRF, área superficial radicular total (ASRT) e VRF, sobremaneira aumentadas em relação às mantidas sob CC, enquanto nos genótipos BRS1010 e DKB390, tais variáveis praticamente não variaram. Registra-se ainda, que no genótipo sensível 2B710 sob DH os valores de ASRMF, ASRF e ASRT diminuíram em relação ao seu respectivo controle, sob CC (Tabela 2).

Poucos estudos têm examinado como os traços das raízes se relacionam com a produtividade em plantas cultivadas sob DH (HORTA et al., 2014; SOUZA et al., 2013; UGA et al., 2013), pelo fato de não poderem ser vistas e, ainda, pelas dificuldades para o seu estudo (HUGHES; JOLLEY; BROWN, 1992). Para Santos e Carlesso (1998), o déficit hídrico estimula a expansão do sistema radicular para zonas mais profundas e úmidas do solo. De fato, Uga et al. (2013) demonstraram que ao alterarem a sua estrutura para aumento no ângulo de crescimento radicular, plantas adeptas a estratégia de evitar a seca, conseguiram explorar água em camadas mais profundas do solo, o que permitiria melhoras significativas na taxa fotossintética e no rendimento em grãos. É importante ressaltar que apenas plantas com características conservativas de ambientes áridos apresentam melhoras na eficiência de captura de água por produzir raízes finas (LIU et al., 2010).

As variações em características morfométricas no sistema radicular, nos diferentes genótipos, podem ser vistas na Figura 3, onde genótipo BRS1055 sob DH (Figura 3H) aumentou o comprimento e diâmetro do sistema radicular, principalmente de raízes próximo a superfície do solo em relação ao seu controle (Figura 3D). Em contraste, os genótipos BRS1010 (Figura 3E), 2B710 (Figura 3F) e DKB390 (Figura 3G) apresentaram redução.

Tabela 2 Caracterização morfológica de raízes em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo

	Sensíveis				Tolerantes			
	BRS1010		2B710		DKB 390		BRS1055	
	CC	DH	CC	DH	CC	DH	CC	DH
CRMF	356,4 aA	469,5 aA	417,0 aA	420,0 aA	404,2 aA	552,1 aA	469,1 aA	687,8 aA
CRF	415,9 aA	364,2 bA	379,2 aA	317,2 bA	386,7 aA	390,6 bA	382,5 aB	509,7 aA
CRG	84,40 aA	88,28 aA	82,49 aA	71,24 aA	90,88 aA	85,83 aA	67,62 aA	89,37 aA
CRT	856,7 aA	822,0 aA	878,7 aA	808,5 aA	881,8 aA	1029 aA	919,2 aA	1286 aA
ASRMF	33,89 aA	36,86 aA	48,52 aA	29,81 aB	36,95 aA	41,77 aA	33,17 aB	51,11 aA
ASRF	121,6 aA	106,0 bA	114,7 aA	90,14 bB	130,5 aA	112,8 bA	107,6 aB	149,4 aA
ASRG	104,9 aA	108,2 aA	98,88 aA	92,38 aA	113,2 aA	115,2 aA	96,17 aA	112,7 aA
ASRT	260,4 aA	251,0 cA	262,1 aA	212,3 cB	280,6 aA	269,8 bA	236,9 aB	313,2 aA
VRMF	2,457 aA	2,346 aA	2,761 aA	1,861 aA	2,390 aA	2,151 aA	1,615 aA	2,471 aA
VRF	3,253 aA	2,905 bA	3,161 aA	2,563 bA	3,351 aA	3,049 bA	2,832 aB	4,114 aA
VRG	13,4 4 aA	14,51 aA	12,65 aA	16,18 aA	14,31 aA	17,24 aA	16,50 aA	16,92 aA
VRT	19,15 aA	19,77 aA	18,58 aA	20,60 aA	20,05 aA	22,44 aA	20,94 aA	23,50 aA

CRMF = comprimento de raízes muito finas (cm); CRF = comprimento de raízes finas (cm); CRG = comprimento de raízes grossas(cm); CRT = comprimento de raízes total (cm); ASRMF = área superficial de raízes muito finas, (cm²); ASRF = área superficial de raízes finas (cm²); ASRG = área superficial de raízes grossas (cm²); ASRT = área superficial de raízes total (cm²); VRMF = volume de raízes muito finas (cm³); VRF = volume de raízes finas (cm³) VRMF = volume de raízes grossas (cm³) VRT = volume de raízes total (cm³).As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. Letras minúsculas denotam comparações entre os genótipos dentro de um mesmo nível de água no solo, e maiúsculas comparações entre os níveis de água no solo dentro de um mesmo genótipo pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

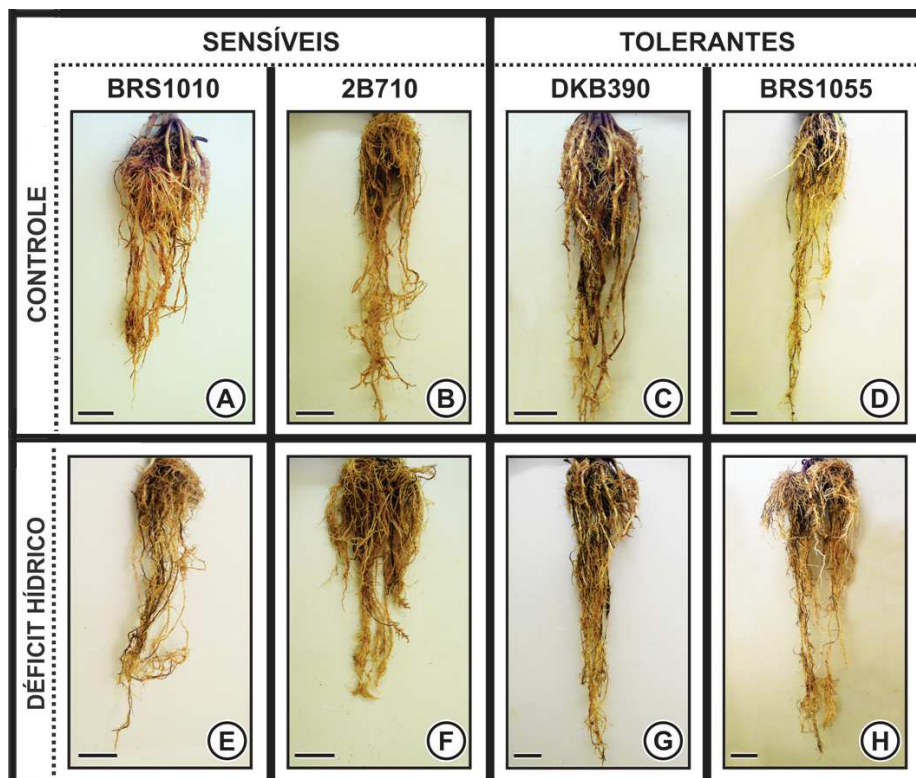


Figura 3 Sistema radicular em quatro genótipos de milho com características contrastantes para tolerância à seca, cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo: Figuras A-D; e déficit hídrico: Figuras E-H). Barra: 10 cm

Sob CC, os valores da taxa fotossintética (A) e da condutância estomática ao vapor de água (g_s) diferiram entre os genótipos, com maiores valores no BRS1055, intermediários em 2B710 e DKB390, e inferiores no BRS1010. Ainda nessa condição, os valores de taxa transpiratória (E) foram maiores no genótipo 2B710, intermediários em BRS1055, e menores em BRS 1010 e DKB390, enquanto a concentração interna de carbono (C_i) não variou (Tabela 3).

Por sua vez, independentemente do genótipo, houve redução expressiva de A , $F_v F_m$ e g_s em plantas expostas ao estresse gerado pelo DH, quando comparadas àquelas que tiveram a umidade do solo mantida próxima à CC. Paralelamente, houve um aumento nos valores de C_i . Cabe reforçar, que plantas sob DH, oriundas dos genótipos tolerantes (DKB390 e BRS1055) exibiram em média, valores de A e de g_s , respectivamente, 70,33% e 64,66% maiores em relação àqueles verificados em plantas oriundas dos genótipos sensíveis (2B710 e BRS1010) cultivadas na mesma condição. Além disso, os genótipos sensíveis tenderam a apresentar menores taxas transpiratórias (E) em relação aos tolerantes. Entretanto, dado aos valores demasiados baixos de A no genótipo BRS1010 sob DH, a relação de eficiência de uso da água (A/E) também foi baixa, uma vez que no genótipo 2B710, o DH fez diminuir o gradiente necessário para assegurar uma difusão adequada do CO_2 , desde a atmosfera até o sítio de carboxilação no cloroplasto. Em magnitude inferior a do genótipo BRS1010, a A/E não declinou, mantendo, inclusive, valores similares aos verificados em genótipos tolerantes, em paralelo a um menor volume de água no solo.

Entretanto, os genótipos DKB390 e BRS1055, apresentaram sob DH valores de A e de g_s maiores em relação aos BRS1010 e 2B710, além de tenderem a apresentar maiores valores de E (Tabela 3).

Tabela 3 Parâmetros de trocas gasosas obtidos em quatro genótipos de milho contrastantes para tolerância ao déficit hídrico cultivados sob diferentes níveis de água no solo

Parâmetro	Sensíveis				Tolerantes			
	BRS1010		2B710		DKB 390		BRS1055	
	CC	DH	CC	DH	CC	DH	CC	DH
<i>A</i>	23,20cA	0,152bB	28,06bA	1,187bB	27,72bA	2,257aB	33,62aA	2,257aB
<i>g_s</i>	0,102cA	0,007aB	0,145bA	0,010aB	0,138bA	0,023aB	0,189aA	0,023aB
<i>E</i>	2,107cA	0,088aB	3,886aA	0,192aB	2,347cA	0,499aB	2,979bA	0,498aB
<i>C_i</i>	75,27aB	357,8aA	31,64aB	158,9cA	43,38aB	215,5bA	67,94aB	214,4bA
<i>F_vF_m</i>	0,803aA	0,762bB	0,790aA	0,757bB	0,800aA	0,757bB	0,801aA	0,784aA
<i>A/E</i>	11,99aA	1,645bB	7,315bA	6,508aA	11,81aA	4,592aB	11,28aA	4,599aB

Abreviaturas: *A*-taxa fotossintética ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); *F_vF_m*- máxima eficiência do fotossistema II; *g_s*-condutância estomática ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); *E*-taxa transpiratória ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$); *C_i*-concentração interna de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e *A/E*-eficiência no uso da água ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. Letras minúsculas denotam comparações entre os genótipos dentro de um mesmo nível de água no solo, e maiúsculas comparações entre os níveis de água no solo dentro de um mesmo genótipo pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.

Notavelmente, sob DH, o genótipo BRS1010 praticamente não perdeu calor latente via E , e com isso, provavelmente, a temperatura foliar foi aumentada, ocasionando assim, danos na etapa fotoquímica da fotossíntese. Com o dano fotoquímico, a disponibilidade de NADPH e ATP para uso pelas enzimas de redução e de fosforilação do carbono na etapa bioquímica, foi comprometida, explicando assim, o aumento em C_i e os baixíssimos valores de A em relação ao de plantas desse genótipo sob CC, caracterizando uma limitação não estomática (GHANNOUM, 2009). Os baixos valores de A , associados aos também baixos valores de E , resultaram em menor A/E . Cabe ressaltar, que o genótipo BRS1010, apresentou sob DH, valores de A 7,81 vezes menor em relação ao 2B710, enquanto E foi apenas 2,18 vezes menor, o que explica os valores de A/E em 2B710 similares aos verificados nos genótipos DKB390 e BRS1055.

De acordo com Mutava et al. (2011), genótipos tolerantes ao DH mantêm-se produtivos por aumentarem E , o que por sua vez, ocorre às expensas de um maior consumo de água. Ao liberarem mais água, via abertura dos estômatos, haveria um resfriamento foliar, que evitaria os danos fotoquímicos. No entanto, todos os genótipos tiveram F_v/F_m diminuída sob DH, quando comparados aos respectivos controles sob CC, sendo que, o genótipo BRS1055 exibiu, em relação aos demais, maiores valores dessa variável sob DH.

Sob CC, no genótipo BRS1055, o aumento de 21% em A foi traduzido em 7,6% de aumento na BST (Tabela 1) e uma diminuição de 9,8% na BSG (Tabela 1) em comparação ao genótipo DKB390, nessa mesma condição. Considerando-se que esses dois genótipos apresentaram similar tolerância ao DH, esperava-se que maiores valores de A fossem traduzidos em maior produtividade em grãos. Long et al. (2006) verificaram que a maior produtividade nem sempre está atrelada a maiores valores de A , existindo uma grande contribuição de características controladas geneticamente. De fato, Magalhães e Jones (1990), verificaram que o tamanho do grão e o potencial de

acomodar fotoassimilados em milho, são provavelmente, determinados pelo número e tamanho de células do endosperma. Assim, é possível que no genótipo BRS1055 sob CC, a maior *A* não reflita em maior BSG, pois, as células de acúmulo de fotoassimilados já se encontravam completamente preenchidas. Além disso, os custos metabólicos associados com a maior BSR do BRS1055 em relação aos demais genótipos, sobrepuseram os ganhos advindos de *A*, comprometendo assim, a produtividade.

Sob DH, os genótipos DKB390 e BRS1055 apresentaram similares valores de *A* e BST, enquanto a BSG foi 28% maior no DKB390, traduzindo-se em maior IC em relação ao BRS1055. Em primeira instância, os menores valores de IC no genótipo BRS1055 seriam interpretados como uma baixa tolerância ao DH, no entanto, quando comparados ao seu controle, sob CC, houve uma diminuição de apenas 9,3% nos valores de IC do genótipo BRS1055 sob DH. Registra-se, que nos genótipos sensíveis BRS1010 e 2B710 sob DH, foram verificadas reduções da ordem de 22 e 24%, respectivamente, ao final do período de imposição do estresse, uma vez que as plantas oriundas do genótipo BRS1055, constitutivamente, possuem maior capacidade da fonte *per se* associado com investimento no sistema radicular, para captação de água no solo, em relação aos demais genótipos. Grandes reduções em *A* tiveram pouco efeito na disponibilidade de fotoassimilados na fonte sob DH, e com isso, o fluxo de fotoassimilados de órgãos fontes para drenos, como grãos em enchimento, foi mantido próximo ao verificado em plantas desse genótipo sob CC.

Em condição de campo, Souza et al. (2013) verificaram que o maior IC do genótipo DKB390 sob DH, não esteve atrelada somente a atributos da parte aérea, mas também a aumentos na formação de aerênquima no córtex e na espessura da exoderme em suas raízes. Além disso, apresentaram maior número de elementos de metaxilema com menor diâmetro, o que, por sua vez, pode indicar uma elevada condutividade hidráulica radicular, aumentando a

capacidade de transporte de água no vaso do floema (LI; SPERRY; SHAO, 2009). De acordo com Zhu, Brown e Lynch (2010), aumentos na formação de aerênquima no córtex radicular, favoreceriam o crescimento axial da raiz a expensas de diminuição da presença de células em respiração celular nesse tecido. Em contraste a essa hipótese, sob DH, verificou-se a ausência de variações significativas em ajustes no crescimento, na área superficial e no volume em raízes de plantas oriundas do genótipo DKB390, nas diferentes classes de diâmetro avaliadas. Essa evidência circunstancial, mostra que o aumento na quantidade de aerênquima foi utilizado apenas para manutenção dos processos fisiológicos em nível de raiz, o que apesar de vantajoso, não confere melhorias na captura de água nesse genótipo. Nesse caso, como o genótipo DKB390 sob DH, não investiu em mecanismos para ampliar a captura de água, cada unidade de AF teve menos tecido não-fotossintético para sustentar, o que permitiu a manutenção da produtividade (Figura 1) ainda que sob estresse.

A atividade do sistema antioxidante enzimático constituído pelas enzimas SOD, CAT e APX (Figura 4), foi superior na folha em relação à raiz para todos os genótipos, independente do nível de água no solo. Com relação à atividade de enzimas específicas, observou-se que a SOD manteve atividade inalterada em todos os genótipos, independente dos níveis de água no solo. Todavia, a APX apresentou maior atividade em folha e raiz no genótipo tolerante BRS1055, não diferindo entre os níveis de água no solo, ao contrário da CAT, que decresceu nos genótipos sensíveis cultivados sob DH. Em relação aos níveis de ABA (Figura 4), observou-se incremento apenas em folha do genótipo BRS1010, já os níveis de MDA (Figura 5), aumentaram em folhas e raízes no genótipo BRS1010, decrescendo no genótipo BRS1055 sob DH.

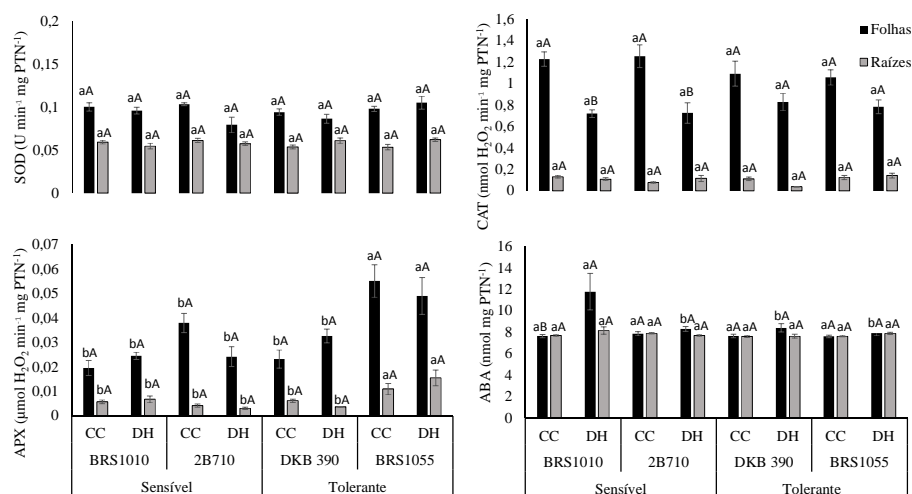


Figura 4 Atividade antioxidante de enzimas superóxido dismutase do superóxido (SOD), peroxidase do ascorbato (APX) e catalase (CAT) e teor de ácido abscísico (ABA) nas folhas e raízes em quatro genótipos de milho contrastantes quanto a tolerância à seca, cultivado sob dois níveis de água no solo

Legenda: As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. Letras minúsculas denotam comparações entre os genótipos dentro de um mesmo nível de água no solo, e maiúsculas comparações entre os níveis de água no solo dentro de um mesmo genótipo pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

A SOD é responsável por realizar, através de catálise, a dismutação do O_2^- em H_2O_2 e O_2 , livrando rapidamente a célula da ação do O_2^- , a qual é considerada a EROs mais danosa para a célula. Desse modo, a ação rápida dessa enzima é de suma importância para plantas sob estresse oxidativo (NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2013). Em trabalhos realizados por Souza et al. (2014) foi observado aumento significativo na atividade da SOD em genótipos de milho sob DH com 5 dias de estresse, não sendo observado o mesmo, com 10 dias de estresse, sugerindo que possa ter ocorrido ajuste do sistema antioxidante, diminuindo a concentração de O_2^- na célula a níveis considerados normais.

A APX desempenha papel chave no ciclo ascorbato glutationa e na eliminação de H_2O_2 nos cloroplastos e citossol, sendo que mudanças na atividade dessa enzima estão estritamente correlacionadas com a tolerância das plantas ao estresse oxidativo (GILL; TUTEJA, 2010). Deste modo, a maior atividade da APX em folha e raiz no genótipo tolerante BRS1055 (Figura 4) está diretamente ligada com a proteção contra as EROs, principalmente, o H_2O_2 , o que garantiu menores níveis de MDA (Figura 5) sob DH nesse genótipo, ao contrário dos genótipos sensíveis BRS1010 e 2B710, que apresentaram incrementos nos níveis de MDA em folha e raiz, nas mesmas condições de cultivo. Aumentos nos níveis de MDA no 2B710, por sua vez, foram verificados apenas na raiz, estando dissociada da atividade antioxidante enzimática neste órgão (Figura 5).

A CAT é uma das principais enzimas na eliminação do H_2O_2 gerado durante o processo de fotorrespiração e β -oxidação dos ácidos graxos, e está presente, principalmente, nos peroxissomos, podendo também ser encontrada em mitocôndrias (FRAIRE-VELÁZQUEZ; BALDERAS-HERNÁNDEZ, 2013; NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2013). A atividade dessa enzima em plantas está associada à tolerância a diversos estresses bióticos e abióticos, inclusive o hídrico (CARNEIRO et al., 2011).

No entanto, neste trabalho, observou-se decréscimo da atividade da CAT sob DH, sugerindo que possa ter ocorrido inibição dessa enzima em nível de modulação, ou até mesmo, de transcrição com o DH de 12 dias. Evento evidente, principalmente nos genótipos sensíveis BRS1010 e 2B710 (Figura 4), que tiveram atividade dessa enzima nas folhas, significativamente diminuída, sob DH, fato que explica o aumento nos níveis de MDA em folhas para o genótipo BRS1010, o qual não apresentou mecanismos de controle contra EROs. Provavelmente, essa característica está associada com a sensibilidade à seca desse genótipo.

Esse resultado corrobora com trabalhos de Carneiro et al. (2011) no qual observaram que o estresse severo, reduz a atividade da CAT, conferindo menor tolerância à plântulas ao estresse hídrico. Entretanto, discorda de Souza et al. (2014) que observaram aumentos na atividade da CAT sob DH de 10 dias em plantas de milho tratadas com ABA, principalmente, porque o genótipo BRS1010, teve incrementos nos níveis de ABA foliar (Figura 4). Como esse hormônio é considerado como indutor do sistema antioxidante, esperava-se que com o incremento nos seus níveis na folha, ocorresse linearmente, aumento na atividade do sistema antioxidante. Entretanto, o incremento nos níveis de ABA foliar no genótipo BRS1010, não refletiu em maior atividade da CAT, pelo contrário, essa enzima teve decréscimo em sua atividade, fato esse que confirma mais uma vez a hipótese de que o estresse de 12 dias pode ter sido severo, comprometendo, dentre outros, a atividade da CAT a nível de modulação e/ou transcrição.

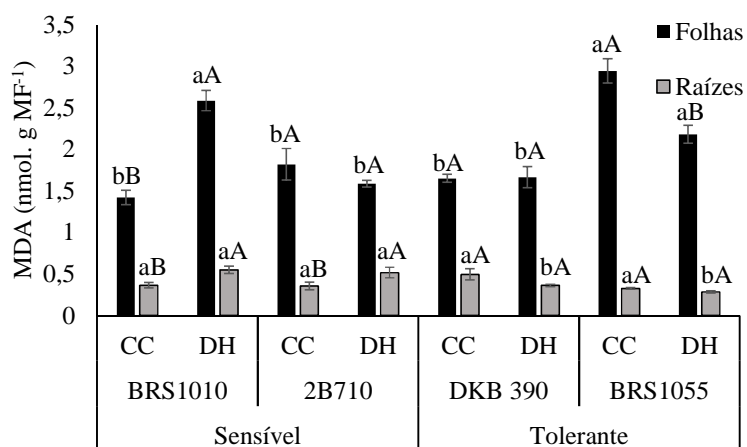


Figura 5 Danos celulares baseado na acumulação de malondialdeído (MDA) em quatro genótipos de milho contrastantes quanto a tolerância à seca, cultivado sob dois níveis de água no solo

Legenda: As médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente entre si. Letras minúsculas denotam comparações entre os genótipos dentro de um mesmo nível de água no solo, e maiúsculas comparações entre os níveis de água no solo dentro de um mesmo genótipo pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

5 CONCLUSÕES

Nas condições em que esse estudo foi conduzido, conclui-se que:

- a) A seca afeta significativamente a fotossíntese, com reflexos diretos nos componentes de produtividade;
- b) Os genótipos tolerantes a seca, BRS1055 e DKB390, apresentam maiores taxa fotossintética e produção de grãos sob DH, em relação os genótipos sensíveis BRS1010 e 2B710, porém, utilizam-se de estratégias diferentes para manutenção da produtividade. O DKB390 investe em estratégias a níveis de parte aérea, enquanto BRS1055 em sistema radicular, principalmente em raízes finas;
- c) O aumento na concentração interna de gás carbônico em todos os genótipos sob DH, não refletiu em maiores valores de *A*, sugerindo a ocorrência de limitação não estomática;
- d) O sistema antioxidante enzimático não mostrou eficiência nos genótipos sob 12 dias de DH, sugerindo que durante o estresse, possam ter ocorrido ajustes de outros sistemas antioxidantes, os quais aliviaram o estresse oxidativo.
- e) O genótipo BRS1010 sob DH teve incrementos nos níveis de ABA na folha, no entanto, esse aumento foi desprovido de melhorias nos parâmetros fisiológicos analisados.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, P. E. P. de; RESENDE, M. **Manejo de irrigação**. 5. ed. Sete Lagoas: EMBRAPA Milho e Sorgo, 2009. (Sistema de Produção, 2). 1 CD-ROM.

ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.

BERGAMASCHI, H. et al. Déficit hídrico e produtividade na cultura do milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 2, p. 243-249, fev. 2006.

BERGAMASCHI, H. et al. Distribuição hídrica no período crítico do milho e produção de grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 9, p. 831-839, set. 2004.

BERGONCI, J. I. et al. Potencial da água na folha como um indicador de déficit hídrico em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 8, p. 1531-1540, ago. 2000.

BIANCHI, C. A. M. et al. Ajuste osmótico em milho cultivado em diferentes sistemas de manejo de solo e disponibilidade hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 7, p. 645-651, jul. 2005.

CARNEIRO, M. M. L. C. et al. Atividade antioxidante e viabilidade de sementes de girassol após estresse hídrico e salino. **Revista Brasileira de Sementes**, Brasília, v. 33, n. 4, p. 752-761, 2011.

CÉLERES. **Informativo céleres de grãos**. Uberlândia, 2014.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento safra brasileira de grãos: safra 2013/14, sexto levantamento**. Brasília, 2014. 83 p.

DURÃES, F. O. M.; MAGALHÃES, P. C.; OLIVEIRA, A. C. Índice de colheita genético e as possibilidades da genética fisiológica para melhoramento do rendimento do milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, p. 33-40, 2002.

EDMEADES, G. O. et al. The role and regulation of the anthesis-silking interval in maize. In: WESTGATE, M. E.; BOOTE, K. J. (Ed.). **Physiology and modeling kernel set in maize**. Madison: CSSA, 2000. p. 43-73.

FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. Ecofisiologia e fenologia. In: _____. **Produção de milho**. Guaíba: Agropecuária, 2000. p. 21-54.

FAROOQ, M. et al. Improving water relations and gas exchange with brassinosteroids in rice under drought stress. **Journal Agronomy and Crop Science**, Lexington, v. 195, n. 4, p. 262-269, Aug. 2009.

FLEXAS, J.; MEDRANO, H. Drought-Inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, n. 2, p. 183-189, 2002.

FRAIRE-VELÁZQUEZ, S.; BALDERAS-HERNÁNDEZ, V. E. Abiotic stress in plants and metabolic responses. In: VAHDATI, K.; LESLIE, C. (Ed.). **Abiotic stress-plant responses and applications in agriculture**. Rijeka: InTech, 2013. p. 25-48.

GEWIN, V. I. Comida: uma revolução subterranean. **Nature News**, London, v. 466, n. 7306, p. 552-553, 2010.

GHANNOUM, O. C4 photosynthesis and water stress. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, n. 4, p. 635-644, July 2009.

GHANNOUM, 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, Sept. 2003.

GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 48, n. 12, p. 909-930, Dec. 2010.

GOWDA, V. R. P. et al. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 122, n. 1, p. 1-13, Apr. 2011.

GUÓTH, A. et al. Comparison of the drought stress responses of tolerant and sensitive wheat cultivars during grain filling: changes in flag leaf photosynthetic activity, ABA levels, and grain yield. **Journal of Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 28, n. 1, p. 167-176, 2009.

HORTA, L. P. et al. Organ-coordinated response of early-post-germination mahogany seedlings to drought. **Tree Physiology**, Victoria, v. 34, n. 4, p. 1-12, Apr. 2014.

HU, X. et al. Abscisic acid-induced apoplastic H₂O₂ accumulation up-regulates the activities of chloroplastic and cytosolic antioxidant enzymes in maize leaves. **Planta**, Berlin, v. 223, n. 1, p. 57-68, Dec. 2005.

HUGHES, D. F.; JOLLEY, V. D.; BROWN, J. C. Role for potassium in the iron-stress response mechanism of iron-efficient oat. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 56, n. 3, p. 830-835, 1992.

JALEEL, C. A. et al. Antioxidant defense response: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiologiae Plantarum**, Copenhagen, v. 31, n. 3, p. 427-436, May 2009.

JIANG, M.; ZHANG, J. Cross-talk between calcium and reactive oxygen species originated from NADPH oxidase in abscisic acid-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings. **Plant Cell & Environment**, Oxford, v. 26, n. 6, p. 929-939, June 2003.

JIANG, M. Y.; ZHANG, J. H. Abscisic acid and antioxidant defense in plant cells. **Acta Botanica Sinica**, Beijing, v. 46, n. 1, p. 1-9, 2004.

KRASENSKY, J.; JONAK, C. L. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 63, n. 4, p. 1593-1608, 2012.

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, May 2009.

LIU, G. et al. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. **New Phytologist**, Cambridge, v. 188, n. 2, p. 543-553, Oct. 2010.

LONG, S. P. et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 29, n. 3, p. 315-330, Mar. 2006.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M. Fisiologia da produção. In: CRUZ, J. C. et al. (Ed.). **A cultura do milho**. Sete Lagoas: EMBRAPA Milho e Sorgo, 2008. p. 63-87.

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

MAGALHÃES, P. C.; JONES, R. Aumento de fotoassimilados na taxa de crescimento e peso final dos grãos de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 12, p. 1747-1754, dez. 1990.

MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C.; CANTÃO, F. R. O. Early evaluation of root morphology of maize genotypes under phosphorus deficiency. **Plant, Soil Environment**, Oxford, v. 57, n. 3, p. 135-138, 2011.

MEYER, S.; GENTY, B. Heterogeneous inhibition of photosynthesis over the leaf surface of *Rosa rubiginosa* L. during water stress and abscisic acid treatment: induction of a metabolic component by limitation of CO₂ diffusion. **Planta**, Berlin, v. 210, n. 1, p. 126-131, 1999.

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

MUTAVA, R. N. et al. Characterization of sorghum genotypes for traits related to drought tolerance. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 123, n. 1, p. 10-18, July 2011.

NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C. H. The roles of reactive oxygen metabolism in drought: not so cut and dried. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 164, n. 4, p. 1636-1648, 2014.

PACE, P. F. et al. Drought-induced changes in shoot and root growth of young cotton plants. **Journal of Cotton Science**, Baton Rouge, v. 3, n. 4, p. 183-187, 1999.

SANGOI, L. et al. **Ecofisiologia da cultura do milho para altos rendimentos**. Lages: Graphel, 2010. 88 p.

SANTOS, A. B. **Caracterização fisiológica e molecular da tolerância a seca e sua relação com o sistema radicular em espécie de *coffea***. 2009. 79 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2009.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

SCHACHTMAN, D. P.; GOODGER, J. Q. D. Chemical root to shoot signaling under drought. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 13, n. 6, p. 281-287, 2008.

SOUZA, T. C. et al. ABA application to maize hybrids contrasting for drought tolerance: changes in water parameters and in antioxidant enzyme activity. **Plant Growth Regulation**, Dordrecht, v. 73, n. 3, p. 205-217, 2014.

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**, Copenhagen, v. 35, n. 11, p. 3201-3211, Nov. 2013.

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, Aug. 2013.

UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. **Foreign agricultural service**. Washington, 2014. (Circular Series WAP). Disponível em: <<http://usda.mannlib.cornell.edu/usda/fas/worldagproduction//2010s/2014/world-ag-production-01-10-2014.pdf>>. Acesso em: 10 nov. 2014.

VITALE, L. et al. Effects of water stress on gas exchange of field grown *Zea mays* L. in Southern Italy: an analysis at canopy and leaf level. **Acta Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 29, p. 317-326, 2007.

ZHU, J. K. Salt and drought stress signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 53, p. 247-273, 2002.

ZHU, J. K.; BROWN, K. M.; LYNCH, J. P. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 33, n. 5, p. 740-749, May 2010.