

## **Efeitos do Estresse Hídrico na Produção de Grãos e na Fisiologia da Planta de Milho**



ISSN 1679-0154

Dezembro, 2012

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

# ***Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 51***

## **Efeitos do Estresse Hídrico na Produção de Grãos e na Fisiologia da Planta de Milho**

Paulo César Magalhães  
Thiago Correa de Souza  
Paulo Emílio P. de Albuquerque

Embrapa Milho e Sorgo  
Sete Lagoas, MG  
2012

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Milho e Sorgo**

Rod. MG 424 Km 45  
Caixa Postal 151  
CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG  
Fone: (31) 3027-1100  
Fax: (31) 3027-1188  
Home page: [www.cnpms.embrapa.br](http://www.cnpms.embrapa.br)  
E-mail: [sac@cnpms.embrapa.br](mailto:sac@cnpms.embrapa.br)

**Comitê de Publicações da Unidade**

Presidente: Sidney Netto Parentoni  
Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau  
Membros: Flávia Cristina dos Santos Flávio Dessaune Tardin, Eliane Aparecida Gomes, Paulo Afonso Viana, Guilherme Ferreira Viana e Rosângela Lacerda de Castro

Revisão de texto: Antonio Claudio da Silva Barros  
Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro  
Tratamento de ilustrações: Tânia Mara Assunção Barbosa  
Editoração eletrônica: Tânia Mara Assunção Barbosa  
Foto(s) da capa: Paulo César Magalhães

**1ª edição**

1ª impressão (2012): on line

**Todos os direitos reservados**

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Embrapa Milho e Sorgo**

---

Magalhães, Paulo César

Efeitos do estresse hídrico na produção de grãos e na fisiologia da planta de milho / Paulo César Magalhães, Thiago Correa de Souza, Paulo Emílio Pereira de Albuquerque -- Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2012.

37 p. : il. – (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1679-0154; 51).

1. *Zea mays*. 2. Resistência a seca. I. Souza, Thiago Correa. II. Albuquerque, Paulo Emílio Pereira de. Título. III. Série.

---

CDD 633.15 (21. ed.)

© Embrapa 2012

# Sumário

<b>Resumo</b> .....	5
<b>Introdução</b> .....	6
<b>Material e Métodos</b> .....	8
<b>Resultados</b> .....	14
<b>Discussão</b> .....	25
<b>Conclusões</b> .....	30
<b>Referências</b> .....	31



# Efeitos do Estresse Hídrico na Produção de Grãos e na Fisiologia da Planta de Milho

---

*Paulo César Magalhães<sup>1</sup>*

*Thiago Correa de Souza<sup>2</sup>*

*Paulo Emílio P. de Albuquerque<sup>3</sup>*

## Resumo

No norte do estado de Minas Gerais, a falta de chuva limita a produção vegetal no campo, sendo essa possível apenas com irrigação. Práticas agronômicas e fisiológicas têm sido utilizadas frequentemente para tentar superar os efeitos causados pela seca e conseqüentemente aumentar a produção de grãos. Dentro deste contexto, o objetivo deste trabalho foi caracterizar as modificações morfofisiológicas e morfoanatômicas e avaliar os atributos de produção de grãos em dois híbridos de milho contrastantes à seca em condições de campo. O experimento foi conduzido por dois anos e a deficiência hídrica foi imposta suspendendo a irrigação por 22 dias no pré-florescimento. No final do estresse foi avaliada a anatomia foliar e radicular, características morfofisiológicas (potencial hídrico, teor de clorofila, porcentagem de folhas secas, área foliar, condutância estomática, fluorescência da clorofila e intervalo entre o florescimento masculino e feminino). Para

<sup>1</sup>Eng.-Agr., PhD, Pesquisador em Fisiologia da Produção, Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG. pcesar@cnpmc.embrapa.br

<sup>2</sup>Pós-doutorando na Unifal, Alfenas, MG. thiagonepre@hotmail.com

<sup>3</sup>Eng.-Agr., PhD, Pesquisador em Manejo de Irrigação, Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, MG. emilio@cnpmc.embrapa.br

melhor interpretação da tolerância dos híbridos nas características avaliadas, um índice foi utilizado (valor relativo de tolerância, RVT). O híbrido DKB 390 (tolerante) superou o BRS 1030 (sensível) na produção de grãos. Além disso, ele apresentou menor porcentagem de folhas secas, maior sincronismo das inflorescências, maior condutância estomática e maior relação  $F_v/F_m$ . Na raiz, o DKB 390 resultou maior quantidade de aerênquima no córtex, um aumento da espessura da exoderme, metaxilemas numerosos e com menor diâmetro; na folha, apresentou maior número de estômatos e menor distância entre os feixes vasculares do limbo. Conclui-se que ocorreram significativas modificações morfofisiológicas e morfoanatômicas relacionadas à tolerância à seca no DKB 390 que resultaram em maior produtividade no campo.

**Palavras-chave:** *Zea mays* L.; tolerância à seca, anatomia foliar, anatomia radicular, condutância estomática, índice de colheita

## Introdução

Um grande número de trabalhos vem sendo conduzido para avaliar os efeitos das mudanças climáticas sobre a agricultura. A alteração da disponibilidade hídrica é um dos principais fatores das mudanças climáticas (ASHRAF, 2010).

Em condições de baixa disponibilidade de água no solo ocorre uma diminuição do teor hídrico foliar levando a um déficit hídrico. Uma rápida resposta a este déficit é o fechamento dos estômatos que limita a condutância dos gases nas folhas e conseqüentemente limita a fotossíntese e a produção (MUTAVA et al., 2011).

O impacto do estresse hídrico pode ser amenizado através do melhoramento genético para a tolerância à seca. Apesar da

sensibilidade do milho à seca, resultados promissores têm sido encontrados na busca de genótipos tolerantes (MAKUMBI et al., 2011; MONNEVEUX et al., 2006). Esta variabilidade genética em milho tem sido encontrada através do entendimento das respostas genéticas e fisiológicas, frente ao estresse na avaliação de genótipos tolerantes (MUTAVA et al., 2011).

Apesar de necessários alguns requerimentos para utilização, as características fisiológicas (ou secundárias) podem ser utilizadas na seleção, pois estas podem aumentar a precisão na identificação de genótipos superiores nesse ambiente (ARAUS et al., 2011). As respostas fisiológicas na tolerância à seca podem variar de acordo com a severidade e a duração de imposição do estresse, estágio fenológico e material genético (SHAO et al., 2008). Com relação ao estágio fenológico, de acordo com Edmeades et al. (2000), o milho é particularmente muito sensível no estágio de florescimento. Seca durante esse período leva a um aumento no intervalo entre florescimento masculino e feminino (IFMF), que é negativamente correlacionado com a produção (DUVICK, 2005).

Na região norte do estado de Minas, na cidade de Janaúba, a falta de chuva limita a produção vegetal, sendo o cultivo em certas épocas possível apenas com irrigação. Por isso, esta região tem sido bastante importante para o entendimento da deficiência hídrica e a busca de genótipos tolerantes pode favorecer a produção de milho nesses locais. Vale ressaltar também que as respostas das plantas ao estresse hídrico observado em condições de campo são geralmente muito mais complexas do que as medidas sob condições ambientais controladas, porque outros fatores acompanham o déficit hídrico, influenciando a natureza da resposta do estresse (LOPES et al., 2011).

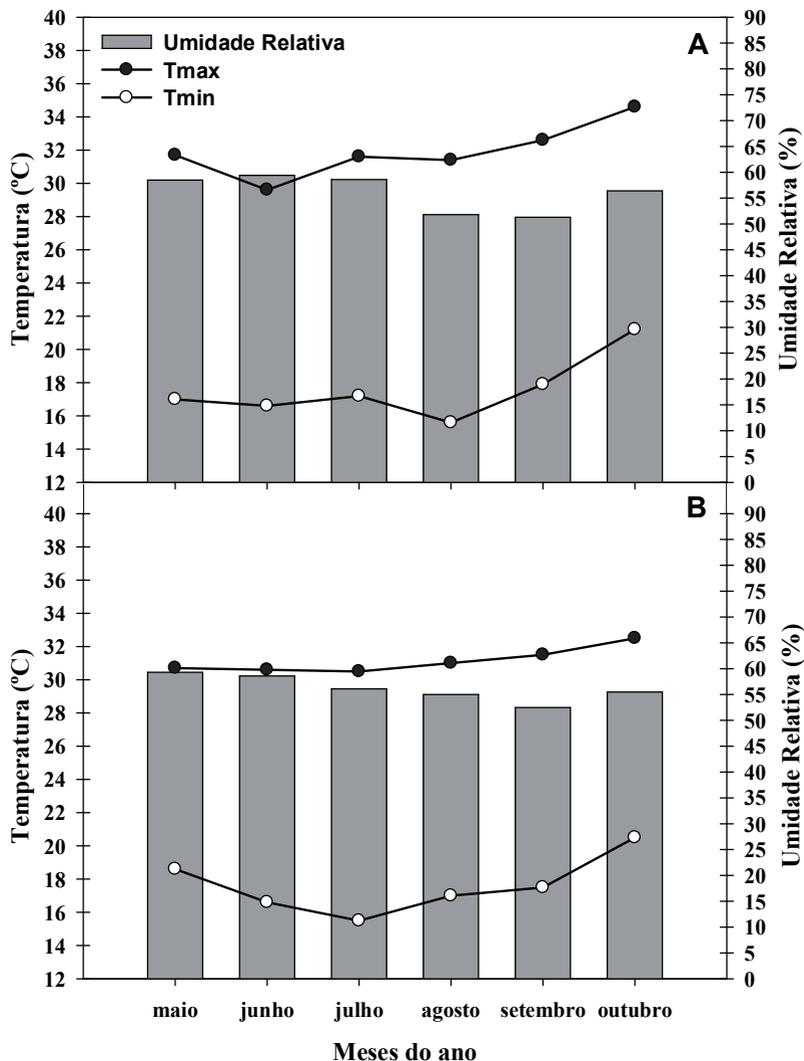
Identificações das modificações morfoanatômicas tanto na raiz quanto na folha têm também contribuído bastante na seleção de genótipos e no entendimento dos mecanismos de tolerância em milho sob condições de seca (GRZESIAK et al., 2010; KUTSCHERA et al., 2010; ZHU et al., 2010). Dentro deste contexto os objetivos deste trabalho foram caracterizar as modificações morfofisiológicas e morfoanatômicas e avaliar os atributos de produção de grãos em dois híbridos de milho contrastante à seca em condições de campo em Janaúba-MG.

## **Materiais e Métodos**

### *Material vegetal e condições de crescimento*

Foram utilizados dois híbridos contrastantes para tolerância à seca: DKB 390 (tolerante) BRS 1030 (sensível), esse último oriundo do Programa de Melhoramento da Embrapa. O ensaio foi conduzido nos anos de 2010 e 2011 em condições de campo na estação experimental de Nova Porteirinha, Minas Gerais, Brasil, localizada a 15°47' de latitude S, longitude 43°18' W e 516 m de altitude. As médias de temperatura máxima, temperatura mínima e umidade relativa são apresentadas na Figura 1. A precipitação pluviométrica foi praticamente zero, com exceções dos meses de setembro (0.5 mm) e outubro (19.7 mm) em 2010 e os meses de maio (1.3 mm) e outubro (2.5 mm) de 2011 (dados não mostrados).

O experimento foi realizado em solo do tipo Latossolo Vermelho Amarelo, distrófico, textura média e siltoso e as adubações de base e cobertura foram realizadas de acordo com a análise do solo, seguindo recomendação para o milho no estado de Minas Gerais. As plantas foram irrigadas regularmente mantendo uma ótima umidade do solo até a imposição do estresse. Todos os tratamentos fitossanitários necessários à cultura foram aplicados.



**Figura 1.** Temperatura máxima e mínima e umidade relativa referentes ao período experimental. (A) ano de 2010 e (B) ano de 2011. Nova Porteirinha, MG.

*Imposição do estresse hídrico e delineamento experimental*

O teor de água no solo foi monitorado diariamente nos períodos da manhã e da tarde (9 e 15 horas), com o auxílio de um sensor de umidade Watermark (tensiômetro) modelo 200SS – 5” (IRROMETER, Califórnia – USA), instalado no centro das parcelas de cada repetição, na profundidade de 20 cm. Estes sensores detectam a tensão de água no solo com base na resistência elétrica, e foram acoplados a medidores digitais (Watermark meter) da mesma empresa. A reposição hídrica foi realizada com base nas leituras obtidas com o sensor e a água foi repostada até a capacidade de campo (CC) durante o período que antecedeu a imposição dos tratamentos. Esses cálculos foram realizados com o auxílio de uma planilha eletrônica, feita em função da curva de retenção de água do solo.

No pré-florescimento, foram impostos dois tratamentos hídricos: irrigado e estressado. No primeiro, a reposição hídrica foi realizada diariamente até o solo atingir a umidade próxima a CC, enquanto que no segundo tratamento não houve reposição hídrica. Esse estresse foi mantido por 22 dias.

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos ao acaso com quatro tratamentos (DKB 390 irrigado e estressado, BRS 1030 irrigado e estressado) e cinco repetições. As dimensões da parcela experimental foram 6 m x 5,4 m; com 6 fileiras de plantio, espaçadas 0,90 m, perfazendo uma área total de 32,4 m<sup>2</sup>. As duas fileiras externas foram utilizadas como bordadura, enquanto que as duas centrais para a coleta de dados de produtividade e as duas intermediárias para as avaliações morfofisiológicas e morfoanatômicas realizadas no final da imposição do estresse. A avaliação do potencial hídrico médio foliar e das características morfoanatômicas foi realizada apenas no ano de 2010.

### *Características morfofisiológicas*

O potencial hídrico médio foliar (midday,  $\Psi_{md}$ ) foi determinado às 9 horas, através de uma câmara de pressão do tipo Scholander (Soil Moisture Equipment Corp., Modelo 3005, Santa Barbara CA, USA) em quatro folhas totalmente expandidas por repetição.

A característica de senescência foliar foi avaliada através da porcentagem de folhas secas. As observações e a contagem em cada folha da planta foram realizadas visualmente, estabelecendo-se uma escala de 0 a 100%, que correspondiam às folhas totalmente verdes e totalmente senescentes, respectivamente (CARLESSO et al., 1997). As folhas foram contadas em oito plantas por repetição.

O teor relativo de clorofila (unidades de spad) foi determinado na folha bandeira utilizando um clorofilômetro (Model SPAD 502, Minolta, Japan) e dez leituras por planta foram realizadas. A concentração de clorofila total em  $\mu\text{g mL}^{-1}$ , obtida através de unidades de spad, foi feita através de curvas de calibrações para cada híbrido. O teor relativo de clorofila in vivo foi determinado em folhas com variações de cores (do amarelo para o verde) e em seguida foi realizada a concentração de clorofila pelo método de Arnon (1949) nessas mesmas folhas. A concentração de clorofila total foi determinada em discos foliares (2 mm de diâmetro) em 10 mL de acetona (80%). A seguir, o extrato foi centrifugado a 3.000 g por 10 minutos e as absorbâncias dos sobrenadantes foram avaliadas em espectrofotômetro a 665 e 645 nm.

A área foliar (LA) foi estimada pela medição do comprimento (C) e da largura (L) de todas as folhas que apresentavam pelo menos 50% de sua área verde. A obtenção da área foliar de cada folha foi através da equação:  $LA = C \times L \times 0.75$  (TOLLENAAR, 1992). A área

foliar por indivíduo foi calculada somando-se as áreas de todas as folhas da planta.

O intervalo entre o florescimento masculino e feminino (ASI) foi calculado pela diferença, em dias, entre o florescimento masculino e feminino. Os florescimentos masculino e feminino foram obtidos através do número de dias do plantio até que 50% das plantas de cada parcela tivessem, respectivamente, antese e estilo-estigmas visíveis.

A condutância estomática foliar foi obtida através de um porômetro (Decagon Devices, Inc., Pullman, WA, USA). Cinco leituras por folha por repetição foram feitas entre 8 e 10 horas da manhã na folha bandeira. A eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi determinada em folhas adaptadas ao escuro por meio de um fluorímetro (Plant Efficiency Analyser, Hansatech Instruments King's Lynn, UK). O acondicionamento das folhas foi realizado com a ajuda de cliques foliares, e a intensidade de luz no sensor foi de 60% da capacidade total do aparelho, durante cinco segundos em cada leitura. Todas as leituras também foram realizadas na folha bandeira, no período da manhã, entre as 8 e as 10 horas.

### *Características morfoanatômicas*

Para anatomia foliar e radicular foi coletada, em 3 plantas/tratamento/repetição, uma amostra na região do terço médio de uma folha totalmente expandida abaixo da folha bandeira e uma amostra de raiz (com todas as regiões). As secções paradérmicas e transversais foram realizadas de acordo com Souza et al. (2009) e Souza et al. (2010) e foram fotografadas em microscópio óptico de luz Olympus BX-60 acoplado a uma câmara digital. Os parâmetros medidos nas secções paradérmicas na face abaxial das folhas foram: densidade estomática (número de estômatos/mm<sup>2</sup>),

funcionabilidade estomática (diâmetro polar/diâmetro equatorial). Para o limbo foliar foram medidos: espessura da epiderme abaxial (BET), número de células buliformes a cada 2 mm (NBC), distância entre os feixes vasculares (DVB), espessura do mesofilo (MPT). As avaliações na lâmina foliar foram realizadas a partir do quarto feixe vascular de maior calibre, partindo da região da nervura mediana em direção à borda foliar, onde há uma maior uniformidade da espessura da lâmina foliar.

Os seguintes parâmetros foram analisados na raiz: proporção ocupada pelo aerênquima no córtex (PA), diâmetro (DM) e número das células do metaxilema (NM), espessura da camada de células suberizadas presentes na região da hipoderme (exoderme) (SC), espessura da endoderme (EW) e espessura da epiderme (EPW). A proporção da área ocupada pelo aerênquima no córtex (PA) foi calculada pela divisão da área total de aerênquima formada pela área total do córtex.

Todas estas medições foram feitas pelo programa de análise de imagens UTHSCSA ImageTool (University of Texas, San Antonio, USA) utilizando-se calibrações feitas com régua microscópica fotografada nas mesmas escala das fotomicrografias. Foram realizadas quatro medições de cada característica anatômica (em cada repetição) tanto na folha quanto na raiz.

### *Componentes de produção*

Na colheita os seguintes dados foram analisados: peso de espiga (EAW), número de espigas (EN), comprimento de espigas (EL), rendimento de grãos (RY), peso de 100 sementes (W100), índice de colheita (HI) [peso seco do grão/(peso seco da planta+peso seco do grão)\*100].

### *Análise dos dados*

Para todos os parâmetros analisados foram calculadas as médias e o  $\pm$  erro padrão (SE). Para análise estatística dos resultados, utilizou-se a análise de variância (ANAVA) e o teste de comparação de médias Skott-Knott, a 0,05% de significância ( $P \leq 0.05$ ), no programa Sisvar versão 4.3 (Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil). Para expressar a tolerância de cada híbrido foi criado um índice: valor relativo de tolerância (RVT), onde os valores de cada característica avaliada na condição estressada foram divididos pelos valores da condição irrigada (SOUZA et al., 2011).

## **Resultados**

### *Características morfofisiológicas*

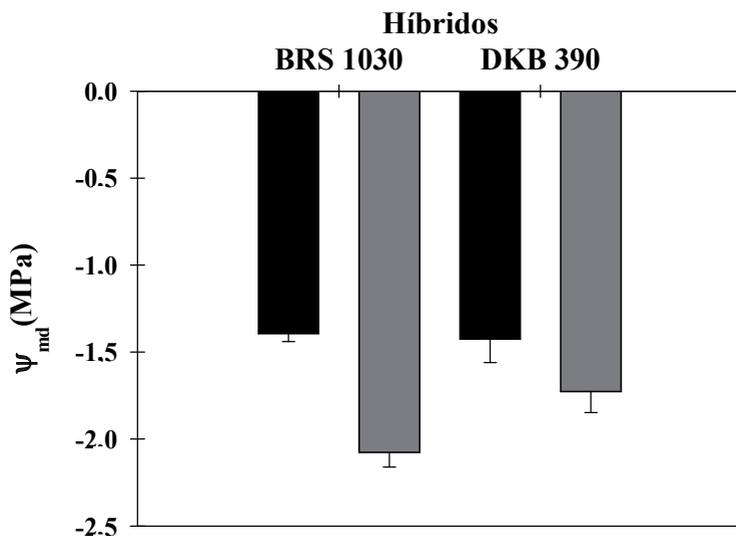
Com relação ao potencial hídrico médio foliar ( $\Psi_{md}$ ) foi observada uma diminuição dos tratamentos estressados em relação aos irrigados, entretanto, o híbrido sensível, BRS 1030, apresentou maior redução do que o DKB 390, híbrido tolerante (Figura 2).

Em relação à porcentagem de folhas secas, apenas no ano de 2010 ocorreram diferenças entre os tratamentos, sendo que os estressados resultaram em maior porcentagem de folhas secas (Tabela 1).

Ressalta-se que o valor relativo de tolerância (RVT) para porcentagem de folhas secas foi maior para o BRS 1030 estressado nos dois anos de avaliação.

Não houve diferenças entre os tratamentos nos dois anos de condução dos ensaios para a concentração de clorofila total (TC), contudo, o BRS 1030 apresentou, principalmente no ano de 2010,

maior RVT (Tabela 1). O DKB 390 estressado apresentou menor média para área foliar (LA) e o BRS 1030 irrigado, a maior no ano de 2010 (Tabela 1). Já no ano de 2011, o BRS 1030 irrigado foi significativamente maior do que o restante dos tratamentos. Quanto ao valor relativo de tolerância (RVT) para LA, observa-se que o BRS 1030 apresentou maior valor no ano de 2010.



**Figura 2.** Potencial hídrico médio foliar ( $\Psi_{md}$ ) durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca no ano de 2010. Cada barra indica a média do tratamento  $\pm$  S.E. Barra preta representa os tratamentos irrigados e barra cinza, os tratamentos estressados. Nova Porteirinha, MG.

O estresse hídrico afetou significativamente o intervalo entre o florescimento masculino e feminino (ASI) nos anos de 2010 e 2011 (Tabela 2). No primeiro ano de avaliação, observou-se que o BRS 1030 apresentou maior ASI. E o DKB 390 apresentou menor RVT no primeiro e segundo ano de avaliação.

Nos dois anos agrícolas, a maior condutância estomática ( $g_s$ ) foi encontrada nos tratamentos irrigados, enquanto em relação aos estressados, no ano de 2010, o BRS 1030 apresentou a menor  $g_s$  (Tabela 2). O DKB 390 se destacou com maior RVT nos dois anos.

O BRS 1030 estressado resultou na menor eficiência quântica máxima do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) no ano de 2010, e no ano de 2011, não houve diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos (Tabela 2). Na avaliação do RVT nos anos de 2010 e 2011, o DKB 390 também apresentou maior valor.

### *Características morfoanatômicas*

Quanto à análise da anatomia foliar, sob estresse hídrico observa-se que o DKB 390 apresentou maior densidade estomática (SD) assim como maior valor relativo de tolerância (RVT) (Figura3A). A funcionabilidade estomática (SF) aumentou com o estresse hídrico nos dois híbridos, contudo, o DKB 390 apresentou maior média em relação ao BRS 1030 e maior RVT (Figura3B). Para a espessura da epiderme abaxial (BET) (Figura3C) e número de células buliformes a cada 2 mm (NBC) (Figura3D), não houve diferença entre os tratamentos e nem tampouco entre os RVT (Figura3C). O DKB 390 estressado foi o único tratamento que diminuiu significativamente a distância entre os feixes vasculares (DVB), e comparando-se os valores relativos de tolerância, o DKB 390 apresentou um menor valor (Figura3E). Com o estresse hídrico houve um aumento da espessura do mesofilo nos dois híbridos, porém, eles não diferenciaram entre si (Figura3F). Com relação ao RVT, observa-se uma discreta diminuição no DKB 390 para o MPT.

**Tabela 1.** Porcentagem de folhas secas, concentração de clorofila total (TC), área foliar (LA) e seus respectivos RVT durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca (DKB 390 e BRS 1030). Nova Porteirinha, MG – 2010 e 2011.

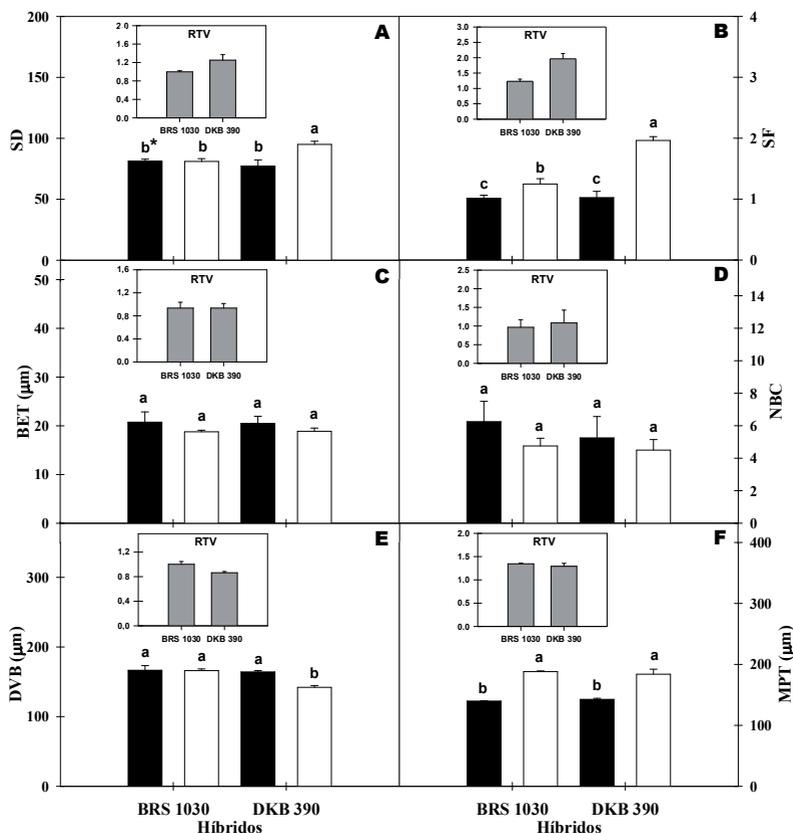
Tratamentos/ano	Folhas secas (%)		TC ( $\mu\text{gmL}^{-1}$ )		LA ( $\text{cm}^2$ )	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011
<b>DKB</b>	22.88±2.9 <b>a</b>	19.06±1.4 <b>a</b>	6,00±4.0 <b>a</b>	8.28±3.0 <b>a</b>	5312±1269 <b>c</b>	6488±900 <b>b</b>
<b>BRS</b>	23.68±1.1 <b>a*</b>	19.98±3.6 <b>a</b>	9,28±2.8 <b>a</b>	11.00±2.3 <b>a</b>	7081±1300 <b>b</b>	7701±950 <b>b</b>
<b>DKB irrigado</b>	13.51±2.5 <b>b</b>	15.96±5.0 <b>a</b>	9,05±3.6 <b>a</b>	8.59±3.0 <b>a</b>	7198±800 <b>b</b>	7071±410 <b>b</b>
<b>BRS irrigado</b>	12.52±3.0 <b>b</b>	11.60±4.0 <b>a</b>	12,59±5.5	11.31±4.0 <b>a</b>	8370±364 <b>a</b>	8544±221 <b>a</b>
<b>RVT DKB</b>	1.69	1.50	0.66	0.94	0.74	0.91
<b>RVT BRS</b>	1.89	1.72	0.73	0.95	0.83	0.90

\*Médias seguidas por mesma letra nas colunas para os tratamentos não diferem entre si pelo teste Skott-Knott a 5% de probabilidade ( $P \leq 0.05$ ). Cada valor indica a média do tratamento  $\pm$ S.E. RVT = valor relativo de tolerância (estressado/irrigado)

**Tabela 2.** Intervalo entre florescimento masculino e feminino (ASI), condutância estomática ( $g_s$ ), eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) e seus respectivos RVT durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca (DKB 390 e BRS 1030). Nova Porteirinha, MG – 2010 e 2011.

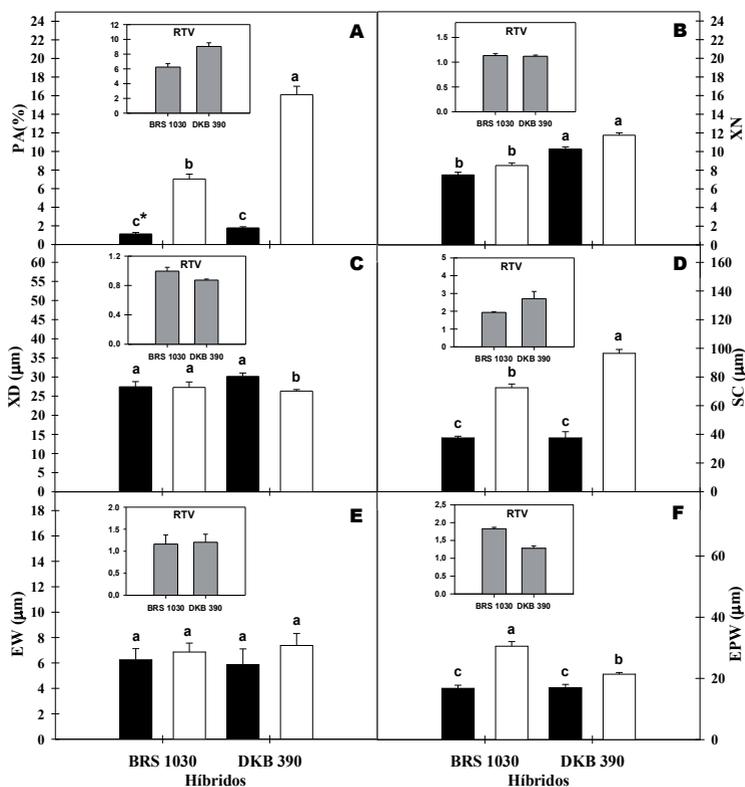
Tratamentos/ano	ASI		$g_s$ ( $mmolm^{-2}s^{-1}$ )		Fv/Fm	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011
	<b>DKB</b>	2.50±0.8 <b>b</b>	2.75±1.0 <b>a</b>	44.5±5.0 <b>b</b>	67.0±30 <b>b</b>	0.74±0.4 <b>a</b>
<b>BRS</b>	4.25±0.5 <b>a*</b>	3.00±0.6 <b>a</b>	21.1±1.8 <b>c</b>	50.0±23 <b>b</b>	0.63±0.3 <b>b</b>	0.70±1.6 <b>a</b>
<b>DKB irrigado</b>	1.50±0.5 <b>c</b>	1.50±0.8 <b>b</b>	198±16 <b>a</b>	205±25 <b>a</b>	0.77±0.2 <b>a</b>	0.79±5.0 <b>a</b>
<b>BRS irrigado</b>	1.75±1.0 <b>c</b>	1.50±0.5 <b>b</b>	235±25 <b>a</b>	210±40 <b>a</b>	0.78±0.3 <b>a</b>	0.79±4.0 <b>a</b>
<b>RVT DKB</b>	1.69	1.50	0.26	0.33	0.96	0.90
<b>RVT BRS</b>	1.89	1.72	0.05	0.25	0.80	0.85

\*Médias seguidas por mesma letra nas colunas para os tratamentos não diferem entre si pelo teste Skott-Knott a 5% de probabilidade ( $P \leq 0.05$ ). Cada valor indica a média do tratamento  $\pm$ S.E. RVT = valor relativo de tolerância (estressado/irrigado)



**Figura 3.** Características anatômicas foliares durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca no ano de 2010. Cada barra indica a média do tratamento  $\pm$  S.E. \* Médias seguidas por mesma letra em cada barra não diferem entre si pelo teste Skott-Knott a 5% de probabilidade ( $P \leq 0.05$ ). Barra preta representa os tratamentos irrigados; barra branca, os tratamentos estressados e barra cinza, os valores relativos de tolerância (RVT). (A) densidade estomática (SD), (B) funcionalidade estomática (SF), (C) espessura da epiderme abaxial (BET), (D) número de células buliformes a cada 2 mm (NBC), (E) distância entre os feixes vasculares (DVB) e (F) espessura do mesofilo (MPT). Nova Porteirinha, MG.

Na análise da anatomia radicular foi observado que a proporção de aerênquima no córtex (PA) aumentou significativamente nos dois híbridos com o estresse hídrico sendo mais pronunciado no DKB 390 estressado (Figura4A). O número de células do metaxilema (NM) foi maior no DKB 390 irrigado e estressado quando comparado com o BRS 1030, sendo que não houve diferenças entre os valores relativos de tolerância (RVT) (Figura4B). Já no diâmetro das células do metaxilema (DM) ocorreu uma significativa diminuição no DKB 390 estressado, e o RVT neste mesmo híbrido foi menor (Figura4C). Quanto à espessura da camada de células suberizadas na região da hipoderme (exoderme) (SC), observou-se que os dois híbridos apresentaram maiores valores no tratamento estressado, sendo mais pronunciado no DKB 390 (Figura4D). Para SC, o DKB 390 também apresentou maior RVT. Não houve diferenças entre os tratamentos e entre os RVT na espessura da endoderme (EW) (Figura4E). Com relação à espessura da epiderme (EPW), o BRS 1030 estressado teve significativamente um maior aumento do que os outros tratamentos. Foi verificado também um maior RVT no BRS 1030 para EPW (Figura4F).



**Figura 4.** Características anatômicas radiculares durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca no ano de 2010. Cada barra indica a média do tratamento  $\pm$  S.E. \* Médias seguidas por mesma letra em cada barra não diferem entre si pelo teste Skott-Knott a 5% de probabilidade ( $P \leq 0.05$ ). Barra preta representa os tratamentos irrigados; barra branca, os tratamentos estressados e barra cinza, os valores relativos de tolerância (RVT). (A) proporção de aerênquima no córtex (PA), (B) número de células do metaxilema (NM), (C) diâmetro das células do metaxilema (DM), (D) espessura da camada de células suberizadas na região da hipoderme (exoderme) (SC), (E) espessura da endoderme (EW) e (F) espessura da epiderme (EPW). Nova Porteirinha, MG.

### *Componentes de produção*

Nos dois anos de avaliação houve uma diminuição do peso de espigas (EAW) entre os tratamentos estressados e irrigados, e o DKB 390 apresentou maior valor relativo de tolerância (RVT) (Tabela 3). Da mesma forma que o EAW em 2010, para o número de espigas (EN) houve uma diminuição nos tratamentos estressados e um aumento do RVT para o DKB 390 (Tabela 3). No comprimento de espiga (EL) nos anos de 2010 e 2011, não houve diferença entre os tratamentos, e o RVT do DKB 390 foi discretamente maior no ano de 2010 (Tabela 3).

Na Tabela 4, pode-se verificar que o estresse no primeiro ano de avaliação (2010) levou aos menores rendimentos de grãos (GY) do que no segundo ano (2011). Nos dois anos, o BRS 1030 estressado apresentou menor GY e menor RVT do que o DKB 390 estressado (Tabela 4).

Na avaliação do peso de 100 sementes (W100) observou-se que os tratamentos estressados foram menores do que os irrigados no ano de 2010 e não houve diferenças no ano de 2011 e nem na avaliação do RVT (Tabela 4). Já para o índice de colheita (HI), no ano de 2010, BRS 1030 estressado apresentou menor valor e não houve diferenças entre os tratamentos no ano de 2011 (Tabela 4). Com relação ao RVT para o HI nos dois anos o DKB 390 apresentou maior valor, sendo a diferença mais discreta no segundo ano.

**Tabela 3.** Peso de espigas (EAW), número de espigas (EM), comprimento de espigas (EL) e seus respectivos RVT durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca (DKB 390 e BRS 1030): Nova Porteirinha, MG – 2010 e 2011.

Tratamentos/ano	EAW (g)		EM		EL (cm)	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011
<b>DKB estressado</b>	3.489±520 <b>b</b>	3.935±15 <b>b</b>	31.84±3.3	20.25±5 <b>a</b>	13±7 <b>a</b>	12±5 <b>a</b>
<b>BRS estressado</b>	2.878±566	3.340±10 <b>b</b>	27.66±2.8	21.75±4 <b>a</b>	12±4 <b>a</b>	12±6 <b>a</b>
<b>DKB irrigado</b>	9.752±415 <b>a</b>	4.750±20 <b>a</b>	47.16±4.7	22.00±5 <b>a</b>	18±4 <b>a</b>	15±5 <b>a</b>
<b>BRS irrigado</b>	8.497±375 <b>a</b>	4.165±22 <b>a</b>	49.50±6.0	23.75±2 <b>a</b>	18±4 <b>a</b>	17±3 <b>a</b>
<b>RVT DKB</b>	0.41	0.83	0.69	0.91	0.72	0.70
<b>RVT BRS</b>	0.34	0.81	0.56	0.90	0.69	0.70

Médias seguidas por mesma letra nas colunas para os tratamentos não diferem entre si pelo teste Skott-Knott a 5% de probabilidade ( $P \leq 0.05$ ). Cada valor indica a média do tratamento  $\pm$ S.E. RVT = valor relativo de tolerância (estressado/irrigado)

**Tabela 4.** Rendimento de grãos (GY) peso de 100 sementes (W100), índice de colheita (HI) e seus respectivos RVT durante a imposição do estresse hídrico em dois híbridos contrastantes à seca (DKB 390 e BRS 1030): Nova Porteirinha, MG – 2010 e 2011.

Tratamentos/ano	GY (Kg ha <sup>-1</sup> )		W100 (g)		HI	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011
<b>DKB</b>	2.963±230	7.063±149	32.12±0.8	40.70±02	0.30±0.03	0.37±0.1
<b>BRS</b>	2.204±110	5.980±113	32.47±0.5	37.60±01	0.20±0.01	0.35±0.1
<b>DKB irrigado</b>	7.674±209	9.600±750	36.01±0.5	40.80±01	0.43±0.05	0.44±0.09
<b>BRS irrigado</b>	6.725±410	8.962±160	36.54±0.2	39.21±0.4	0.40±0.03	0.40±0.05
<b>RVT DKB</b>	0.42	0.74	0.89	0.89	0.69	0.82
<b>RVT BRS</b>	0.33	0.66	0.89	0.88	0.50	0.80

Médias seguidas por mesma letra nas colunas para os tratamentos não diferem entre si pelo teste Skott-Knott a 5% de probabilidade ( $P \leq 0.05$ ). Cada valor indica a média do tratamento  $\pm$  S.E. RVT = valor relativo de tolerância (estressado/irrigado)

## Discussão

Pode-se verificar que na estação experimental de Nova Porteirinha-MG existem condições propícias para experimentação com seca em relação a outras regiões do estado, devido à ausência de precipitação (ou baixa precipitação) e altas temperaturas (Figura1). Comparando-se as características avaliadas nos dois anos de estudos percebe-se claramente que em 2010 ocorreu maior efeito do estresse hídrico do que em 2011. Isso pode ter ocorrido devido a maiores temperaturas em 2010 (Figura1), que aliadas à seca devem ter levado a um maior impacto sobre os híbridos, sobretudo em maior intensidade no material sensível (BRS 1030).

Avaliando o potencial hídrico médio foliar ( $\Psi_{md}$ ), verifica-se que o estresse hídrico levou a menores valores nos dois híbridos, contudo, o DKB 390 (tolerante) apresentou maior status hídrico do que o BRS 1030. Em condições de campo, Vitale et al. (2007) observaram também uma redução do ( $\Psi_{md}$ ) em milho sob seca. Esta maior manutenção do status hídrico no DKB 390 não pode ser por causa do fechamento estomático, pois ele apresentou maior condutância estomática ( $g_s$ ). Estas duas características ( $g_s$  e  $\Psi_{md}$ ) estão intimamente ligadas porque um maior status hídrico pode favorecer uma maior condutância estomática levando a um fluxo de  $CO_2$  e a um resfriamento da folha pela transpiração. De acordo com Jones et al. (2009) e Mutava et al. (2011), genótipos tolerantes à seca com altos rendimentos têm sido identificados pelo resfriamento do dossel, e para escaparem da seca necessitam de maior gasto de água. Assim, o DKB 390, por ter maior status hídrico, pode gastar mais água pela abertura dos estômatos para um maior resfriamento do dossel.

A senescência foliar é um dos primeiros sintomas visíveis a serem observados em estresse de seca (SMIT; SINGELS, 2006). O híbrido DKB 390 apresentou menor RVT para porcentagem de senescência foliar, contudo, apesar de não haver diferenças significativas entre os tratamentos para a concentração de clorofila total (TC), observou-se maior valor do RVT no BRS 1030. Esta senescência da folha pode ser causada por uma maior degradação dos pigmentos pelas espécies reativas de oxigênio (ERO) que em condição de déficit hídrico tem sua produção aumentada (KARUPPANAPANDIAN et al., 2011). Híbridos tolerantes tendem a ter um maior sistema antioxidante (MOUSSA; ABDEL-AZIZ, 2008), podendo ser a razão de menor senescência no DKB 390.

Menor área foliar (LA) encontrada no DKB 390 pode diminuir a superfície de transpiração foliar, ajudando na sobrevivência da planta pela manutenção e controle do uso da água frente ao estresse hídrico (SHAO et al., 2008).

O intervalo entre o florescimento masculino e feminino (ASI) vem sendo uma das principais características secundárias para discriminar genótipos de milho em programas de melhoramento para a seca (ARAUS et al., 2011; BADU-APRAKU et al., 2011; HAO et al., 2011). Definitivamente, no ano de 2010, houve uma maior falta de sincronismo entre as inflorescências no BRS 1030, sendo, portanto, um dos fatores que podem ter afetado a produção neste híbrido (DUBEY et al., 2010). Considerando ainda o ASI no ano em que as temperaturas foram maiores (2010), o BRS 1030 pode ter apresentado maior intervalo devido a uma maior sensibilidade a dias mais quentes, pois é relatado que temperaturas acima de 33 °C podem atrasar ou até inibir os eventos de florescimento (EDREIRA et al., 2011).

Uma significativa diminuição na relação  $F_v/F_m$  foi verificada no BRS 1030. Com o aumento do déficit hídrico, as folhas murcham devido ao fechamento dos estômatos, a fotossíntese decresce e a atividade fotoquímica é perdida (danos no fotossistema) devido ao excesso de energia. Assim, a relação  $F_v/F_m$  é um dos principais parâmetros utilizados para as avaliações dos danos no sistema fotossintético, uma vez que a eficiência quântica máxima do fotossistema II indica quando todos os centros de reação estão abertos (BAKER; ROSENQVIST, 2004).

Um dos fatores que podem estar facilitando uma maior condutância estomática no DKB 390 é a maior funcionabilidade (SF) e densidade estomática (SD) encontrada em suas folhas (SD). O fechamento estomático é uma das mais proeminentes respostas à seca, levando à diminuição das trocas gasosas (FAROOQ et al., 2009), porém, maior número de estômatos pode favorecer maior entrada de gases, diminuindo as resistências estomáticas. Ennajeh et al. (2010) observaram o mesmo comportamento em oliva com maior SD em cultivares tolerantes à seca.

Uma maior funcionabilidade estomática pode aumentar a eficiência do uso da água, pois este parâmetro está relacionado com uma menor área de abertura estomática (diâmetro polar e equatorial dos estômatos) (SOUZA et al., 2010).

Não houve diferenças entre os tratamentos para espessura da epiderme abaxial (BET). Já Makbui et al. (2011) encontraram em soja sob condições de seca uma maior epiderme adaxial e abaxial. Apesar de, na presente pesquisa, não terem sido observadas modificações nas células bulbiformes, esta característica pode ser promissora em estudos de tolerância à seca, pois está envolvida no enrolamento foliar, evitando a transpiração (ALVAREZ et al., 2008).

Uma característica importante em condições de restrição hídrica e altas temperaturas que também foi encontrado no DKB 390 é a menor distância entre os feixes vasculares da folha (DVB). Esta característica fornece maior habilidade na translocação de fotoassimilados e maior distribuição de água nas folhas (SAGE, 2004). Dados similares também foram encontrados em *Phragmites communis* submetido à seca (GONG et al., 2011).

O estresse hídrico levou a um aumento da espessura do mesofilo (MPT), tanto no DKB 390 quanto no BRS 1030. De acordo com Poorter e Bongers (2006), plantas submetidas a estresses abióticos aumentam a espessura foliar, pois essa plasticidade leva a um incremento da alocação de nitrogênio foliar, aumentando a capacidade fotossintética e o uso eficiente de nitrogênio.

Nos dois híbridos, uma maior proporção de aerênquima (PA) foi encontrada nos tratamentos estressados em relação aos irrigados, mas o DKB 390 apresentou o maior aumento. Aerênquimas são definidas em geral como um tecido especializado caracterizado por espaços celulares constituídos de gases, e sua formação em milho envolve lise e morte celular programada (LENOCHOVÁ et al., 2009). A formação de aerênquima em milho pode estar envolvida com outros tipos de tolerância de estresse, como alagamento (SOUZA et al., 2009) e deficiência de nutrientes (POSTMA; LYNCH, 2011). Em arroz também foi encontrada expressiva formação de aerênquima sob deficiência hídrica (GOWDA et al., 2011). Uma maior quantidade de aerênquima no DKB 390 pode permitir maior exploração do solo e aquisição de água, pois estas estruturas decrescem o custo metabólico de raízes em crescimento devido à diminuição da presença de células em respiração (ZHU et al., 2010). Poucos trabalhos envolvendo tolerância à seca em milho e formação de aerênquimas são encontrados na literatura. Zhu et

al. (2010) observaram em trabalhos de campo com milho sob seca que aqueles genótipos com maior quantidade de aerênquima em suas raízes apresentaram melhor desempenho (maior crescimento radicular e biomassa da parte aérea).

O DKB 390 apresentou um maior número de metaxilemas e uma diminuição no diâmetro dessas células. Essas características do DKB 390 podem indicar uma maior condutividade hidráulica, aumentando a capacidade de transporte de água (LI et al., 2009). Um menor diâmetro dos vasos está relacionado com a diminuição do risco do embolismo e aumento da resistência do fluxo de água. Já o maior número de vasos pode permitir aumento na probabilidade de a água chegar ao seu destino ou de o fluxo ocorrer (SOUZA et al., 2009). Essas mesmas modificações nos vasos de xilema foram observadas em genótipos de milho tolerantes à seca (PEÑA-VALDIVIA et al., 2005; LI et al., 2009).

Não houve diferenças entre os tratamentos para a espessura da endoderme (EW), contudo, para a espessura da camada de células suberizadas na região da hipoderme (exoderme) (SC) observou-se um aumento sob estresse, principalmente para o DKB 390. Tanto a endoderme quanto a exoderme possuem várias funções nas raízes, mas no geral são camadas de células especializadas em selecionar ou impedir a entrada de substâncias tóxicas ou microorganismos. No caso do estresse hídrico essas duas camadas podem impedir a saída de água dos feixes de xilema para o solo, evitando a desidratação (ENSTONE et al., 2003; PEÑA-VALDIVIA et al., 2005). Foi verificado neste trabalho que o híbrido sensível (BRS 1030) apresentou maior espessura da epiderme radicular (EPW). Uma explicação para esse comportamento poderia ser o aumento do papel da epiderme como barreira por não possuir uma exoderme e uma endoderme tão espessas (SOUZA et al., 2009).

É marcante o efeito do estresse causado pela falta de água nos atributos de produção. Diferenças entre as condições estressada e irrigada foram evidenciadas neste trabalho. Os resultados encontrados no DKB 390 para o rendimento de grãos (GY) nos dois anos de avaliação confirmam a sua maior tolerância em relação ao BRS 1030. Um dos motivos que podem ter levado a um melhor rendimento no DKB 390 é o aumento do índice de colheita (HI), ou seja, uma maior alocação diferencial de fotoassimilados para a espiga durante seu ciclo da planta. Esta diferença na alocação entre os híbridos realça ainda mais a ideia de que milhos tropicais são fortemente limitados pelo dreno (BORRÁS et al., 2004).

Para os parâmetros peso de espiga (EAW), número de espigas (EM) e peso de 100 sementes (W100) foi verificada uma significativa redução nos tratamentos estressados (principalmente no primeiro ano de avaliação), mas não foram observadas diferenças entre os híbridos em uma mesma condição. Esses parâmetros foram também considerados em vários trabalhos como relevantes fatores para a tolerância à seca (BETRÁN et al., 2003; MONNEVEUX et al., 2006; DUBEY et al., 2010; HAO et al., 2011).

## Conclusões

Em condições de campo sob deficiência hídrica, o DKB 390 apresentou uma maior quantidade de aerênquima no córtex, um aumento da espessura da exoderme, maior quantidade de metaxilemas, sendo estes com diâmetros menores. Nas folhas do mesmo híbrido foi encontrado maior número de estômatos e menor distância entre os feixes vasculares do limbo. Apresentou também menor porcentagem de folhas secas, maior sincronismo das inflorescências, maior condutância estomática e maior relação  $F_v/F_m$ . A seca afetou significativamente os híbridos de

milho estudados, sendo que o DKB 390 apresentou modificações nos caracteres morfofisiológicos e morfoanatômicos, os quais favoreceram a sua sobrevivência em ambientes com deficiência hídrica, resultando conseqüentemente em maior produtividade.

## Referências

ALVAREZ, J. M.; ROCHA, J. F.; MACHADO, S. R. Bulliform cells in *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert and *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae): structure in relation to function. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 51, p. 113-119, 2008.

ARAUS, J. L.; SÁNCHEZ, C.; EDMEADES, G. O. Phenotyping maize for adaptation to drought. In: MONNEVEUX, P.; RIBAUT, J. M. (Ed.). **Drought phenotyping in crops: from theory to practice**. Texcoco, Mexico: CGIAR Generation Challenge Programme, 2011. p. 263-283.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 24, p. 1-15, 1949.

ASHARAF, M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances. **Biotechnology Advances**, Oxford, v. 28, p. 199-238, 2010.

BADU-APRAKU, B.; FAKOREDE, M. A. B.; OYEKUNLE, M.; AKINWALE, R. O. Selection of extra-early maize inbreds under low N and drought at flowering and grain-filling for hybrid production. **Maydica**, Bergamo, v. 56, p. 29-42, 2011.

BAKER, N. R.; ROSENQVST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 55, p. 1607-1621, 2004.

BETRAN, J. F.; RIBAUT, J. M.; BECK, D. L.; GONZALEZ DE LEON, D. 2003. Genetic analysis of inbred and hybrid grain yield under stress and non stress environments. **Crop Science**, Madison, v. 43, p. 807-817, 2003.

BORRÁS, L.; SLAFER, G. A.; OTEGUI, M. E. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: quantitative reappraisal. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 86, p. 131-146, 2004.

CARLESSO, R.; PEITER, M. X.; PETRY, M. T.; WOSCHICK, D. Grain sorghum responses under water déficits on different growth stages. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 27, p. 211-215, 1997.

DUBEY, L.; PRASANNA, B. M.; HOSSAIN, F.; VERMA, D. K.; RAMESH, B. Phenotypic evaluation of a set selected exotic maize inbred lines for drought stress tolerance. **Indian Journal of Genetic and Plant Breeding**, New Delhi, v. 70, p. 355-362, 2010.

DUVICK, D. N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). **Advances in Agronomy**, New York, v. 86, p. 83-145, 2005.

EDMEADES, G. O.; BOLANOS, J.; ELINGE, A.; RIBAUT, J. M.; BANZIGER, M.; WESTGATE, M. E. 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: CSSA0, 2000. p. 43-73.

EDREIRA, J. I. R.; CARPICI, E. B.; SAMMARRO, D.; OTEGUI, M. E. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperature and tropical maize hybrids. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 123, p. 62-73, 2011.

ENNAJEH, M.; VADEL, A. M.; COCHARD, H.; KHEMIRA, H. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. **Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, West Sussex, v. 85, p. 289-294, 2010.

ENSTONE, D. E.; PETERSON, A.; MA, F. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. **Journal of Plant Growth Regulation**, Berlin, v. 21, p. 335-351, 2003.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOKAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 29, p. 185-212, 2009.

GONG, C. M.; BAI, J.; DENG, J. M.; WANG, G. X.; LIU, X. P. Leaf anatomy and photosynthetic carbon metabolic characteristics in *Phragmites communis* in different soil water availability. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 212, p. 675-687, 2011.

GOWDA, V. R. P.; HENRY, A.; YAMAUCHI, A.; SHASHIDHAR, H. E.; SERRAJ, R. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 122, p. 1-13, 2011.

GRZESIAK, M. T.; FILEK, W.; HURA, T.; KOCUREK, M.; PILARSKI, J. Leaf optical properties during and after drought stress in triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 32, p. 433-442, 2010.

HAO, Z. F.; LI, X. H.; SU, Z. J.; XIE, C. X.; LI, M. S.; LIANG, X. L.; WENG, J. F.; ZHANG, D. G.; LI, L.; ZHANG, S. H. A proposed selection criterion for drought resistance across multiple environments in maize. **Breeding Science**, Tokio, v. 61, p. 101-108, 2011.

JONES, H. G.; SERRAJ, R.; LOVEYS, B. R.; XIONG, L.; WHEATON, A.; PRICE, A. Thermal infrared imaging of crop canopies for the remote diagnosis and quantification of plant responses to water stress in the field. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 36, p. 978-989, 2009.

KARUPPANAPANDIAN, T.; MOON, J. C.; KIM, C.; MANOHARAN, K.; KIM, W. Reactive oxygen species in plants: their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, p. 709-725, 2011.

KUTSCHERA, U.; PIERUSCHKA, R.; BERRY, J. A. Leaf development, gas exchange characteristics, and photorespiratory activity in maize seedlings. **Photosynthetica**, Prague, v. 48, p. 617-622, 2010.

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

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**, Oxford, v. 66, p. 341-346, 2009.

LOPES, M. S.; ARAUS, J. L.; VAN HEERDEN, P. D. R.; FOYER, C. H. Enhancing drought tolerance in C<sub>4</sub> crops. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 62, p. 3135-3153, 2011.

MAKBUI, S.; GULER, N. S.; DURMUS, N.; GUVEN, S. Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. **Turkish Journal of Botany**, v. 35, p. 369-377, 2011.

MAKUMBI, D.; BETRÁN, F.; BANZIGER, M.; RIBAUT, J. M. Combining ability, heterosis and genetic diversity in tropical maize (*Zea mays* L.) under stress and non-stress conditions. **Euphytica**, Wageningen, v. 180, p. 143-162, 2011.

MONNEVEUX, P.; SANCHEZ, C.; BECK, D.; EDMEADES, G. O. Drought tolerance improvement in tropical maize source populations: evidence of progress. **Crop Science**, Madison, v. 46, p. 180-191, 2006.

MOUSSA, H. R.; ABDEL-AZIZ, S. M. Comparative response of drought tolerant and sensitive maize genotypes to water stress. **Australian Journal of Crop Science**, v. 1, p. 31-36, 2008.

MUTAVA, R. N.; PRASAD, P. V. V.; TUINSTRA, M. R.; KOFOID, K. D.; YU, J. Characterization of sorghum genotypes for traits related to drought tolerance. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 123, p. 10-18, 2011.

PEÑA-VALDIVIA, C. B.; SÁNCHEZ-URDANETA, A. B.; TREJO, C.; AGUIRRE R. R.; CÁRDENAS, S. E.,. Root anatomy of drought sensitive and tolerant maize (*Zea mays L.*) seedlings under different water potentials. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 33, p. 705-712, 2005.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, Tempe, v. 87, p. 1733-1743, 2006.

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, p. 1190-1201, 2011.

SAGE, R. F. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. **New Phytologist**, Oxford, v. 161, p. 341-370, 2004.

SHAO, H.; CHU, L.; JALEEL, C. A.; ZHAO, C. Water-deficit stress induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, v. 331, p. 215-225, 2008.

SMIT, M. A.; SINGELS, A. The response of sugarcane canopy development to water stress. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 98, p. 91-97, 2006.

SOUZA, T. C.; CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PARENTONI, S. N.; MAGALHÃES, P. C. Morpho-anatomical characterization of root in recurrent selection cycles for flood tolerance of maize (*Zea mays L.*). **Plant, Soil and Environment**, v. 55, p. 504-510, 2009.

SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; PARENTONI, S. N. Morpho-physiology and maize grain yield under periodic soil flooding in successive selection cycles. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 33, p. 1877-1885, 2011.

SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C.; PEREIRA, F. P.; CASTRO, E. M.; SILVA JUNIOR, J. M.; PARENTONI, S. N. Leaf plasticity in successive selection cycles of 'Saracura' maize in response to periodic soil flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 45, p. 16-24, 2010.

TOLLENAAR, M. Is low density a stress in maize? **Maydica**, Bergamo, v. 37, p. 305-311, 1992.

VITALE, L.; DI TOMMASI, P.; ARENA, C.; FIERRO, A.; SANTO, A. V.; MAGLIULO, V. Effects of water stress on gas exchange of field grown Zea mays L. in Southern Italy: an analysis at canopy and leaf level. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 29, p. 317-326, 2007.

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

**Embrapa**

---

*Milho e Sorgo*



Ministério da  
**Agricultura, Pecuária  
e Abastecimento**

GOVERNO FEDERAL  
**BRASIL**  
PAÍS RICO É PAÍS SEM POBREZA