

Autores

Frederico Ozanan Machado
Durães
Ph.D. Fisiologia Vegetal
fduraes@cnpms.embrapa.br
Paulo César Magalhães
Ph.D. Fisiologia Vegetal
pcesar@cnpms.embrapa.br
Fredolino Giacomini dos
Santos
Ph.D. Fitomelhoramento
fred@cnpms.embrapa.br



Fisiologia da Planta de Milheto

INTRODUÇÃO

A espécie de milheto mais difundida no Brasil é o *Pennisetum glaucum* (L.) R. Br., que, por suas características agrônomicas de alta resistência à seca, adaptação a solos de baixa fertilidade, crescimento rápido e boa produção de massa e de grãos, tem-se apresentado como uma das melhores opções de cobertura de solos em áreas de plantio direto no Brasil Central (Netto, 1998) e de grãos para o Nordeste, Centro-Oeste e Sul do Brasil. O milheto é uma cultura potencialmente produtiva para alta qualidade de grão ou silagem, apresentando-se superior ao sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) em estabelecimento e produção sob condições de estresse hídrico (Smith et al. 1989; Witt & Eastin, 1995). O milheto é cultivado quase que exclusivamente em áreas tropicais áridas e semi-áridas, caracterizadas por estação de crescimento com altas temperaturas, baixa precipitação pluvial e solos rasos ou arenosos. A cultura apresenta adaptação a essas condições, por uma combinação de importantes períodos de curta duração em desenvolvimento e considerável plasticidade de desenvolvimento, maximizando o uso da umidade disponível no solo. Ainda é pouco conhecida sobre sua possível adaptação fisiológica para estresse, embora as informações disponíveis sugiram uma significativa tolerância ao calor.

No Brasil, as características intrínsecas da região do cerrado, como solos de baixa fertilidade, grande período seco no inverno após as culturas de verão, concentração do período chuvoso e ocorrência de veranicos, principalmente nos meses de janeiro e fevereiro (verão), com grande repercussão na produtividade das culturas, exigem a aplicação de conhecimentos e tecnologias adequados. Dentre as características básicas necessárias para a escolha dessas culturas, Bonamigo (1999) listou: grande resistência à seca; maior produção de massa; crescimento rápido; boa adaptação a diferentes níveis de fertilidade; sistema radicular profundo e abundante; facilidade de mecanização; não se tornarem infestantes; resistência às pragas e doenças; facilidade de produção de sementes; aproveitamento na pecuária (boa qualidade como forragem). A cultura do milheto passou a ter destaque nos cerrados quando começou a ser utilizada no sistema de semeadura direta, a partir de 1984, e estendendo-se às mais diferentes regiões.

O milheto tem-se apresentado adequado, por atender a essas características, pois possui sistema radicular que pode alcançar 3,60 m de profundidade (Skerman & Riveros, 1992) e uma grande eficiência na transformação de água em matéria seca. Segundo Lira et al. (1983), o milheto necessita de 282 a 302 g de água para produzir 1 g de matéria seca. Apresenta grande tolerância a altos níveis de alumínio (Ahlrichs et al., 1991 e Kretschmar et al., 1991, citados por Buerkert et al., 1995).

Inúmeras opiniões coincidem em que o *Pennisetum* se originou na África e, após domesticado, foi introduzido na Índia; entretanto, outras tantas apontam o contrário, transportado via rotas comerciais.

O gênero *Pennisetum* abriga mais de 140 espécies (Brunken 1977) dividido em cinco seções: *Gymnothrix*, *Eu-Pennisetum*, *Penicillaria*,

Heterostachya e Brevivalvula (Stapf & Hubbard, 1934), com o número de cromossomos em múltiplos de $x = 5, 7, 8$ e 9 e intervalo variando de $2n = 10$ a $2n = 72$. O grupo $x = 7$ inclui milheto e suas subespécies selvagens ($2n = 14$).

Nos últimos 200-300 anos, o milheto tem recebido nomes de espécies tais como *P. glaucum* L. e *P. typhoides* (Burm.) Stapf e Hubb e outros. Em 1976, foi renomeado *P. americanum* (L.) Leeke (Terrel, 1976). *Pennisetum glaucum* L. parece ser o mais apropriado nome para o milheto (Andrews & Rajewskim, 1995).

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DA PLANTA

O milheto é uma gramínea anual robusta, com altura entre 1,5 e 3,0 m, podendo chegar a mais de 5 m. Os descritores botânicos da planta de milheto podem ser pesquisados em ICRISAT (1993) e estão resumidos em colmos, folhas, raízes, panículas, inflorescências e grãos. Os colmos são densamente lisos abaixo da panícula e normalmente entre 1 e 2 cm de diâmetro e, algumas vezes, apresentando ramificações secundárias e terciárias a partir de gemas laterais dos nós. A planta perfilha frequentemente, produzindo uma abundante folhagem. Os perfilhamentos podem ser do tipo primário, basal, secundário e nodal.

As folhas são longas, lisas ou de superfícies pilosas e com lígulas pilosas. As lâminas foliares são lanceoladas e algumas vezes de comprimento entre 90 e 100 cm ou mais e 5 a 8 cm de largura. A nervura pode ser proeminente ou não, para cima ou tombada. Os estômatos são encontrados em ambos os lados da superfície foliar, em números iguais, variando de 50 a 80 por milímetro quadrado. Folhas e colmos podem variar em cor de verde-amarelado a púrpura.

As raízes surgem dos nós inferiores para suportar a planta e a espiga terminal. O milheto produz apenas uma raiz seminal com existência de 45 a 60 dias. A primeira das raízes secundárias consiste em um par radicular que se desenvolve no primeiro nó, em um plano com a primeira gema axilar. No

próximo nó, um segundo par similarmente se desenvolve, após o que um verticilo de 4 a 6 raízes é produzido para cada nó. O sistema de raiz secundária é extremamente profuso e pode penetrar a profundidades superiores a 5 m, sob certas condições.

As panículas são similares em tamanho e forma, sendo rígida e compacta, cilíndrica, cônica ou de forma espiralada; com 2 a 3 cm de diâmetro, 15 a 45 cm de comprimento, embora algumas variedades incomuns possam crescer até 150 cm. A ráquis é reta, cilíndrica, sólida, medindo frequentemente de 8 a 9 mm de espessura e sem ramificações. Algumas vezes as sementes e/ou glumas têm coloração cinza, marrom, púrpura, marrom-amarelada, ou cinza-clara.

Na inflorescência, as espiguetas e aristas originam-se de um involúcro com 30-40 aristas tão longas quanto as espiguetas. Cada cabelo é mais longo e mais evidente na base do que no ápice. Normalmente, há 870-3000 espiguetas por panícula, com média de 1.600 espiguetas. Há diferentes tipos de espiguetas: uniflorete, biflorete, triflorete e tetraflorete. Algumas vezes, mais de quatro floretes são observados. Espiguetas consistem de uma pequena gluma inferior que é mais larga do que comprida.

A gluma interna é mais longa – cerca da metade do comprimento da espiguetas – oval, com três ou quatro nervuras. Cada espiguetas tem duas flores, sendo uma fértil. A inferior é normalmente imperfeita, estaminada, ou algumas vezes sem estames, mas algumas vezes ambas as flores são perfeitas e férteis. A lema da flor fértil é oval, acuminata, com cinco ou sete nervuras e ligeiramente pilosa nas margens. Os lodículos são ausentes; o ovário é ovalado, liso, com dois estilos, em forma de cone na base, e há três estames. A pálea é arredondada acima, estreita e membranosa.

Mil sementes ou cariopses de milheto pesam de 3 a 15 g. Algumas sementes são tanto largas quanto longas, mas podem variar de quase globosas a subcilíndricas e cônicas e, são mais frequentemente, de coloração cinza ou azulada.

FISIOLOGIA DO CRESCIMENTO, DESENVOLVIMENTO E REPRODUÇÃO DA PLANTA DE MILHETO

Estádios de crescimento e desenvolvimento do milheto. O milheto, como outros cereais, tem três períodos bem definidos de crescimento e, através de estudos de vários autores, pode-se definir, dessas fases de crescimento, nove estádios de desenvolvimento. Informações pormenorizadas das fases de desenvolvimento e estádios e características para identificá-las são apresentadas na Tabela 1 e Figura 1 (Khairwal et al., 1990; Maiti & Bidinger, 1981).

Tabela 1 – Três principais fases de crescimento e nove estádios de desenvolvimento morfológicamente distintos da planta de milheto, em relação ao colmo principal.

Estádios:	Identificação da característica	Dias Após Emergência*
FC- Fases de crescimento (3):		
ED- Estádios de desenvolvimento (9)		
FC 1 – Fase de crescimento 1:	Fase vegetativa:	0-21
- ED0	Emergência	2-3
- ED1	Três folhas	3-7
- ED2	Cinco folhas	7-14
- ED3	Iniciação da Panícula	14-21
FC 2 – Fase de crescimento 2:	Fase de desenvolvimento da panícula:	21-42
- ED4	Folha Bandeira	21-28
- ED5	Estádio de Emborrachamento	28-35
- ED6	Estádio 50% Florescimento	35-42
FC 3 – Fase de crescimento 3:	Fase de enchimento de grãos:	42-77
- ED7	Estádio Leitoso	42-49
- ED8	Estádio Pastoso/Farináceo	49-56
- ED9	Maturidade Fisiológica ou Formação da Camada preta	56-63

* Pode variar devido as condições ambientais, locais e variedades.

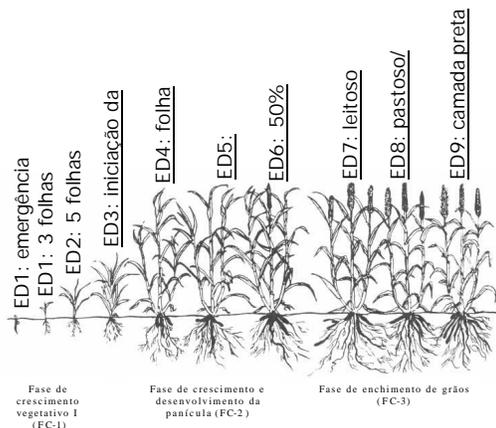


Figura 1 – Diagrama esquemático das principais fases de crescimento (1 a 3) e estádios de desenvolvimento (0 a 9)

- Fase de Crescimento 1 (FC1): Fase Vegetativa

- Inicia-se com a emergência do coleóptilo da superfície do solo (ED0) e inclui ED1, ED2 e ED3. O desenvolvimento seqüencial das partes da planta em FC1 é dado a seguir:

(a) plântulas estabelecem seu sistema de raiz

primária (raízes seminais) e produzem raízes adventícias;

(b) iniciação de todas as folhas e, em variedades precoces, seis ou sete folhas (incluem folhas embrionárias) são completamente expandidas;

(c) formação de perfilhos de gemas, seus primórdios foliares e emergência de vários perfilhos;

(d) entretanto, há pouca alongação de internódio e o meristema apical permanece abaixo da superfície do solo;

(e) acumulação de matéria seca é quase inteiramente confinada para as raízes;

(f) inicia-se a formação da panícula. Estádio de Desenvolvimento 0 (ED0): Emergência – é caracterizada pela visibilidade do coleóptilo da superfície do solo. O ED0 ou a emergência do coleóptilo da superfície do solo dependem da profundidade de plantio, da textura do solo, da umidade e da temperatura.

A duração é de dois a três dias, sob condições favoráveis. Várias mudanças ocorrem na semente antes da emergência do coleóptilo na superfície do solo. Elas são:

a) absorção de água pela semente, que ativa o metabolismo nas células e inicia a germinação;

b) emergência da radícula da região próxima do hilo, aproximadamente com 16 horas da iniciação da germinação, seguida pelo desenvolvimento da plúmula, juntamente com a bainha do coleóptilo, aproximadamente duas horas mais tarde;

c) a radícula cresce rapidamente e produz finas raízes capilares. O coleóptilo cresce vagarosamente através do solo, até emergir da superfície do solo.

Estádio de Desenvolvimento 1 (ED1): Estádio de três folhas – as seguintes mudanças são observadas em ED1.

a) visibilidade da lâmina da terceira folha no

cartucho da segunda folha sem separação da 1ª e 2ª folhas, aproximadamente cinco dias após emergência do coleótilo;

b) a terceira folha é completamente expandida e a segunda folha é ainda levemente enrolada na base;

c) rápido crescimento das raízes seminais e desenvolvimento das suas finas ramificações;

d) uma ou duas raízes adventícias visíveis;

e) as folhas são pequenas em comprimento e de cor verde sob luz.

Estádio de Desenvolvimento 2 (ED2): Estádio de cinco folhas – plântulas em ED2 têm as seguintes características:

a) lâmina da 5ª folha é visível com aproximadamente 13 a 15 dias após a emergência;

b) completa expansão da 1ª e 2ª folhas;

c) a 3ª folha é levemente enrolada;

d) o ponto de crescimento envolvido pelo primórdios foliares está abaixo do nível do solo;

e) raízes seminais com grande número de ramificações são vistas bem desenvolvidas;

f) raízes adventícias começam a aparecer;

g) há emergência de folhas de perfilhos de dentro das bainhas de folhas basais;

h) as plantas tornam-se mais fortes e com coloração verde-escuro

Estádio de Desenvolvimento 3 (ED3): Iniciação de Panícula – ED3 é caracterizado por uma mudança no ponto de crescimento do estágio vegetativo para o reprodutivo. Outras mudanças incluem:

a) desenvolvimento do primórdio foliar para o primórdio da espiguetas;

b) aparência hemisférica no ápice da planta;

c) completa expansão de folhas ou em vários estádios de desenvolvimento;

d) primeiros dois ou três internódios começam a alongar, assim como o ponto de crescimento está acima da superfície do solo;

e) desenvolvimento de uma rede de raízes laterais e adventícias na raiz seminal;

f) um número de perfilhos começa a emergir no padrão de desenvolvimento similar ao colmo principal, embora o mais tardio seja mais avançado do que os perfilhos. Coaldrake and Pearson (1985) relataram que a diferenciação de panícula e o número de espiguetas depende do tamanho da panícula em *Pennisetum americanum*.

Fase de Crescimento 2 (FC2): Fase de Desenvolvimento da Panícula – a panícula passa por uma série de distintas mudanças morfológicas e de desenvolvimento durante o processo de alongação do colmo. Essas incluem: desenvolvimento das espiguetas, flocos, glumas, estigmas, anteras, emergência do estigma e polinização. Todo esse desenvolvimento marca o final da FC2. Alguma outra mudança também ocorre durante essa fase, como, por exemplo:

a) a maioria das folhas é completamente expandida e as folhas mais precoces expandidas na base do colmo começam a senescer;

b) a altura da planta aumenta com a alongação do internódios na base do colmo;

c) os perfilhos começam a emergir, passam pela iniciação floral, expansão foliar, etc., em padrão similar ao colmo principal;

d) o primeiro perfilho formado desenvolve-se semelhantemente ao colmo principal, enquanto que o desenvolvimento de perfilhos tardios freqüentemente cessa, devido à competição e/ou supressão pelo colmo principal e perfilhos precoces;

e) o acúmulo de matéria seca continua na raiz, folhas e colmo. Em milheto, severo déficit hídrico durante o período de desenvolvimento da panícula atrasa o florescimento. O atraso no florescimento devido ao estresse hídrico foi mais pronunciado em perfilhos do que no colmo principal (Mahalakshmi & Bidinger, 1984, 1985).

Estádio de Desenvolvimento 4 (ED4): Estádio de Folha Bandeira – esse estágio é visível e não há outras folhas com lâminas enroladas.

Algumas mudanças ocorrem entre a iniciação da panícula e o aparecimento da folha bandeira. Elas são:

- na iniciação da panícula, as folhas não expandidas emergem seqüencialmente e expandem para o tamanho completo;
- elongação seqüencial dos internódios, cada sucessivo internódio começando da base é mais longo do que seu antecessor;
- desenvolvimento de ramificações, espiguetas e primórdios florais;
- rápido desenvolvimento em floretes;
- a panícula persiste envoldida pela bainha da folha bandeira e outras folhas.

Estádio de Desenvolvimento 5 (ED5): Estádio de Emborrachamento – nesse estágio, a panícula persiste na bainha foliar da folha bandeira.

Entretanto, aumenta rapidamente em comprimento e largura e o desenvolvimento é quase completo.

A panícula também inicia a emergência do colar da folha bandeira com a elongação do pedúnculo nesse estágio (Figura 2).



Figura 2 (a, b, c) - (Foto: Fred Durães)



Figura 2 (a, b, c) -

Coaldrake & Pearson (1982) observaram que, sem nitrogênio na sementeira, atrasa levemente o tempo da iniciação floral e não tem efeito na duração da produção de espiguetas.

A aplicação de nitrogênio causa maior taxa de produção de espiguetas. Mahalakshmi & Bidinger (1985) relataram que o atraso na iniciação da panícula resultou em mais folhas, perfilhos/planta, maior área foliar, peso e matéria seca total.

O estresse de água antes da iniciação da panícula não afetou o rendimento de grão do colmo principal, mas aumentou o rendimento de grão de perfilhos, resultando em maior rendimento total de grão.

Estresse hídrico durante o desenvolvimento da panícula reduziu o rendimento de grão no colmo principal.

Também estresse hídrico durante o florescimento e enchimento de grão reduziu o rendimento de grãos em ambos, colmo principal e perfilhos.

Estádio de Desenvolvimento 6 (ED6): Estádio de 50% de florescimento – em milheto, a protogenia ocorre (estigmas emergem

primeiro) cerca de 72-120 horas após emergência da espiga e dura cerca de 48-72 horas para a completa emergência do estigma e 50% florescimento (Figura 3).



Figura 3 – (Foto: Fred Durães)

O estigma permanece receptivo por vários dias e seca em poucas horas após a polinização.

A primeira abertura da antera começa de perto do topo da panícula imediatamente antes da completa emergência do estigma e continua por 48-72 horas (Figuras 4 e 5).



Figura 4 – (Foto: Fred Durães)



Figura 5 – (Foto: Fred Durães)

A primeira abertura ocorre em flores perfeitas e o segundo em flores masculinas; então, a emergência da antera da panícula deve continuar por 5 a 6 dias. Os perfilhos em plantas devem florescer ao mesmo tempo ou mais tarde.

Fase de Crescimento 3 (FC3): Fase de Enchimento de Grão – FC3 começa com a fertilização em floretes e inclui todo processo de desenvolvimento para a formação da camada preta na semente ou maturidade fisiológica. Outras mudanças que ocorrem durante essa fase são:

- a) o aumento no peso total de matéria seca da planta, mais especificamente em grãos;
- b) algum aumento em componentes não-grão, particularmente em perfilhos do colmo;
- d) a alongação de perfilhos e florescimento, em algumas variedades;
- e) a senescência em folhas inferiores;
- f) apenas duas ou quatro folhas superiores permanecem verdes na fase final do enchimento de grão;
- g) o desenvolvimento de perfilhos em nós superiores de algumas variedades;
- h) a visibilidade da camada preta perto da região do hilo de grão é notada 20 a 25 dias após o florescimento.

Estádio de Desenvolvimento 7 (ED7): Estádio Leiteiro – os grãos tornam-se visíveis no florete em seis a sete dias após a fertilização.

A camada da semente é cheia primeiramente com fluido aquoso e, mais tarde, com fluido leitoso. Há uma rápida deposição de amido nas células do endosperma. Há também aumento no peso da matéria seca do grão.

Estádio de Desenvolvimento 8 (ED8): Estádio Pastoso – o fluido leitoso gradualmente muda da forma semi-sólida para a sólida. Há também um aumento no conteúdo de amido e decréscimo em umidade.

Com o enchimento do grão aproximando-se da fase final, há uma gradual mudança do estágio de consistência, de macio para pastoso/farináceo (Figura 6).



Figura 6 – (Foto: Fred Durães)

Estádio de Desenvolvimento 9 (ED9): Formação da Camada Preta – a formação da pequena camada preta na região do hilo é um indicativo da maturidade fisiológica na semente de milheto. Ela começa no grão da parte superior da panícula. O cariopse alcança máximo peso seco, ao tempo em que a importação de carboidratos cessa e a região preta forma-se na região do hilo (Fussel & Dwartte, 1980). A viabilidade da semente e o vigor da plântula não são, entretanto, afetados se o crescimento da semente é terminado no período entre meio-enchimento de grão e formação da camada preta (Fussel & Pearson, 1980).

Crescimento e Desenvolvimento de Órgãos Individuais

Desenvolvimento radicular: O sistema radicular do milheto tem três componentes: 1) a raiz seminal ou a raiz primária, derivada diretamente da radícula; 2) as raízes adventícias, que se desenvolvem dos nós da base do colmo; 3) a coroa (ou colar) de raízes, que se originam de vários nós inferiores do colmo ou acima da superfície do solo.

Desenvolvimento de perfilho:

Os perfilhos iniciais ou brotos desenvolvem-se nas axilas das folhas inferiores e são inicialmente envolvidos pela bainha foliar. O primeiro perfilho foliar aparece cerca de 12 dias após a emergência no eixo do coleóptilo. Subseqüentemente, perfilhos desenvolvem-se em lados alternados do colmo principal, seguindo o arranjo alternado de folhas no broto. O desenvolvimento e crescimento dos perfilhos seguem um padrão idêntico ao do broto principal. O desenvolvimento do perfilho pode ser síncrono com o desenvolvimento do broto principal ou pode ser consideravelmente atrasado, ou mesmo suprimido pelo broto principal. O número de perfilhos que pode alcançar o florescimento é uma função da variedade e das condições ambientais, particularmente o espaço entre plantas. Algumas variedades produzem perfilhos (chamados perfilhos nodais) dos nós superiores do colmo principal, após a granação na panícula principal. Essas têm um ciclo de desenvolvimento curto, produzindo apenas poucas folhas e usualmente uma panícula pequena. Perfilhos nodais são comuns quando a granação na panícula principal é pobre ou a panícula principal é danificada de alguma forma (Craufurd & Bidinger, 1989).

Desenvolvimento da área foliar: As cinco folhas embrionárias emergem, com a germinação da semente, a uma taxa de aproximadamente uma folha por dia. As taxas de emergência das folhas subseqüentes (que são iniciadas após a germinação) declinam vagarosamente, alcançando taxa média de 0,40-0,45 folhas por dia, ao tempo final da emergência foliar. A taxa de emergência e o número final de folhas variam entre variedades, com variedades precoces geralmente tendo menor número de folhas e mais rápida taxa de emergência foliar.

A taxa de desenvolvimento da área foliar total por planta é um produto da taxa de expansão foliar e o tamanho e longevidade de folhas individuais para o colmo principal e perfilhos. A taxa de desenvolvimento da área foliar é vagarosa no início da estação, por causa do tamanho pequeno das folhas embrionárias, mas aumenta rapidamente cerca de 15 a 20

dias após emergência, assim que o tamanho de folhas individuais aumenta e assim que os perfilhos começam a expandir suas folhas. A área foliar máxima é obtida cerca de 50% do florescimento, no tempo em que a maioria dos perfilhos tem expandido todas as suas folhas. A contribuição dos perfilhos para a área foliar total varia entre variedades, dependendo do número de perfilhos que completa o desenvolvimento.

Após o florescimento, há um declínio na área foliar, assim que as folhas mais velhas começam a senescer. Na maturidade fisiológica, geralmente há apenas três a quatro folhas verdes remanescentes por broto (Andrews & Rajewskim, 1995).

Elongação do colmo:

A elongação dos internódios do colmo começa lenta após a iniciação da panícula, primeiro com curtos internódios basais, seguidos pelos mais longos internódios superiores e finalmente o pedúnculo. Isto produz o padrão comum sigmóide da elongação do colmo, com a taxa máxima ocorrendo em torno do estágio de folha bandeira. Pode ocorrer um maior aumento no comprimento do colmo seguindo ao florescimento em algumas variedades, devido à continuada elongação do pedúnculo (Andrews & Rajewskim, 1995).

Desenvolvimento da panícula: O processo de desenvolvimento da panícula consiste de uma sequência de processos, um para cada das várias estruturas da panícula, que procede da base para o topo do ápice, em sucessão regular.

A mudança do ápice vegetativo para o reprodutivo é marcada pela formação de uma constricção na base do ápice. Os primórdios de ramificações começam na base da panícula, em 1 a 2 dias após a iniciação floral. Cada primórdio de ramo rapidamente se subdivide, para formar duas espiguetas e vários primórdios de aristas. Esse segundo estágio de diferenciação segue um padrão acrópeto (da base para o ápice) similar para a diferenciação dos primórdios de ramos.

Os primórdios do florete são formados por

uma divisão do primórdio de espiguetas, que começa cerca de seis dias da iniciação da panícula. Isso é seguido pelo desenvolvimento de glumas e a elongação do talo de espiguetas. A iniciação de partes florais (lema, pálea, estamens e estigmas) começa na base da panícula cerca de oito dias após a iniciação floral e é completada no ápice da panícula cerca de dez dias após a iniciação. Na maioria das variedades, há dois floretes por espiguetas – uma perfeita (contendo anteras e estigmas) e um masculino (contendo apenas anteras). A distinção entre esses é evidente assim que os primórdios de florete tornam-se visíveis (Andrews & Rajewskim, 1995; ICRISAT, 1993).

Crescimento do grão: O aumento no peso seco em grãos em uma panícula individual segue um padrão normal sigmóide. Há um período inicial de 5 a 6 dias, durante o qual há uma divisão ativa das células no endosperma, mas durante o qual há pouco aumento no peso seco no grão. Em seguida, há um período mais longo de rápida acumulação de peso seco até o desenvolvimento da camada preta, após o qual não há aumento no peso de grão. A mais rápida taxa de aumento de peso seco no grão ocorre durante os estádios leitoso e farináceo.

Há algumas variações em tamanho de grão e o tempo para maturidade fisiológica entre grãos em diferentes localizações na panícula. Tipicamente ambos são maiores na base da panícula que no centro ou no ápice e frequentemente maiores no centro que no ápice. Há também considerável variação em tamanho de grão entre variedades, de tão pequeno quanto 3-4 g por 1000 grãos para mais alto, como 10-12 g. Grãos maduros variam em forma, sendo geralmente arredondados no ápice e estreitos na região do hilo. A camada preta é localizada acima da região do hilo, no lado basal abgerminal, e o embrião é oposto (Fussel & Dwart, 1980).

Acumulação de matéria seca na planta:

As taxas de acumulação de matéria seca durante a ED1 são baixas, por causa da pequena área foliar da planta. A maioria da

matéria seca produzida durante essa fase vem das folhas e raízes. O crescimento foliar continua durante a fase ED2, com o primeiro broto principal, e então os perfilhos expandem suas folhas. No florescimento, entretanto, o crescimento foliar na maioria dos perfilhos, bem como no colmo principal, é completado, e o peso seco foliar permanece constante (ou decresce levemente pela senescência das folhas inferiores) para o restante da vida da planta (Singh & Singh, 1983).

A elongação do colmo começa lenta após a iniciação floral e um aumento da fração da matéria seca total da planta vem do colmo durante a fase ED2. Ao tempo do florescimento no colmo principal, aproximadamente 2/3 do peso seco da planta é no colmo. Peso seco no colmo da planta toda pode continuar a aumentar após o florescimento no colmo principal, com alguns dos perfilhos ainda passando por rápida elongação do colmo. Pode também ter algum ganho ou perda de peso seco do colmo durante o enchimento de grão, se a necessidade de carboidratos para enchimento de grão é menor ou maior que a disponibilidade da oferta de fotoassimilados nas folhas. Sob tais condições, o colmo serve como um armazém para o excesso de carboidratos ou uma fonte de oferta de carboidratos para enchimento de grão.

Há relativamente pouca distribuição de matéria seca para a panícula durante a ED2, desde que a panícula não passe por rápido crescimento até o final dessa fase. Durante a fase ED3, entretanto, um maior aumento na matéria seca da planta é na panícula, uma vez que os perfilhos atingem o florescimento e os grãos cheios em todas as panículas.

A distribuição final de matéria seca na folha, colmo e panícula variam amplamente em milheto, dependendo da variedade. Em variedades anãs, de alto-rendimento, 50% da matéria seca deve estar nas panículas, com o restante dividido entre os colmos e as folhas, em razão de aproximadamente 3:1. Em algumas variedades, entretanto, 50% ou mais do peso seco pode estar nos colmos, com não mais do que 20-30% na panícula. A produção total de matéria seca nesses tipos, entretanto, pode ser consideravelmente maior

do que nas variedades anãs e o peso seco atual nas panículas deve ser similar para as variedades anãs (Chaudhuri & Kanemasu, 1985).

DESENVOLVIMENTO DA ÁREA FOLIAR E INTERCEPTAÇÃO DA RADIAÇÃO

Após a emergência das plântulas, temperatura e luz influenciam o rendimento, desde que a produção de matéria seca é quase proporcional à radiação interceptada durante o crescimento vegetativo de cereais (Gallagher & Biscoe, 1978). A temperatura exerce um maior efeito na taxa de crescimento da cultura e nos processos de expansão e extensão. A luz determina a taxa de crescimento (i.e., produção de matéria seca) em alguns estádios de desenvolvimento. Mas há importantes interações, como, por exemplo, o desenvolvimento pode ser reduzido pela baixa luz e o crescimento pode ser retardado quando a temperatura é muito alta ou muito baixa.

Em milheto, o número máximo de folhas produzidas é determinado durante o Estádio de Desenvolvimento ED1 e a sua duração é amplamente controlada pelo comprimento do dia (Ong & Everard, 1979). Durante esse período, a temperatura da superfície do solo determina a taxa de iniciação foliar (Watts, 1974) assim que mais folhas são produzidas a altas temperaturas (Helmers & Burton, 1972; Coligado & Brown, 1975, para milho; Ong, 1983).

Segundo Ong & Monteith (1985), durante o rápido aumento no índice de área foliar (IAF) característico de ED2, a taxa de expansão foliar em cereais aumenta quase que linearmente com a temperatura. Os dados discutidos por esses autores demonstram essa resposta para três estandes de milheto (cv. BK 560) cultivados nas temperaturas médias do ar de 31, 25 e 19°C com um ciclo diurno de $\pm 5^\circ\text{C}$. Para cada regime de temperatura, o IAF máximo foi obtido ao final do ED2, quando o tempo termal, em $^\circ\text{C}$ dia (processo freqüentemente expressado como uma "temperatura acumulada" com unidades de graus dias) foi aproximadamente de 450°C dia, correspondendo a uma faixa de duração

de 52 dias a 19°C até 25 dias, a 31°C. Essas copas interceptaram 70% da radiação incidente quando o IAF aproximou-se de 3 para 3,5. Redução no comprimento do ED2 a mais altas temperaturas compensam o aparente benefício do calor em encurtar o tempo para obter a máxima interceptação de luz. Isto é claro através das medidas sumarizadas na Tabela 2, mostrando que alta temperatura pode severamente reduzir o rendimento pelo encurtamento do período acima do qual a luz é interceptada. As implicações para essa interação entre temperatura, radiação interceptada e a duração do ED2 no rendimento de grãos são discutidas no texto.

Tabela 2. Duração do estágio de desenvolvimento ED2 e a radiação interceptada acumulada em cinco temperaturas médias.

Média de temperatura do ar (°C)	Duração do ED2 (dias)	Radiação total interceptada durante o ED2 (MJ m ⁻²)
31	25,1	93
28	30,5	133
25	33,1	178
22	41,4	205
19	51,6	238

Os efeitos da alta temperatura (> 32°C) no desenvolvimento da área foliar carecem de maior elucidação, visando respostas diferenciadas de genótipos a outros fatores ambientais e a sua expressão na produtividade. Evidências para milho (Watts, 1974) e sorgo (Peacock & Heinrich, 1984) sugerem que a taxa de extensão foliar declina rapidamente entre 35 e 40°C. Medidas sugerem um ótimo de temperatura de 31 a 34°C para milheto. Alta temperatura está normalmente associada com rápida transpiração, assim que a taxa máxima de extensão é raramente mantida, exceto por breves períodos na manhã. Medidas também sugerem que o aumento do IAF é ligeiramente menor a 31°C que a 28°C, provavelmente por causa de maior demanda para evaporação. Em contraste, para sorgo (Peacock, 1982), a temperatura base é mais próxima de 10°C que 15,5°C. A Tb (a temperatura base - °C - em que cessa o desenvolvimento vegetal) de 10 °C é consistente com os valores extrapolados obtidos para vários processos de desenvolvimento.

PERFILHOS

A temperatura tem uma grande influência no número final de perfilhos produzidos, na

produtividade de perfilhos basais e sobrevivência de perfilhos (Tabela 3).

Tabela 3. Número final de perfilhos por planta, fertilidade de perfilho, sobrevivência de perfilho e rendimento de grãos.

Número de perfilhos por planta	de	Tratamento (°C)				
		19	22	25	28	31
Fertilidade de perfilhos (%)	de	6,6 2,4	5,1 2,3	4,6 1,6	4,4 1,0	3,7 1,4
Sobrevivência de perfilhos (%)	de	40	45	50	43	42
Rendimento de grãos (g por perfilho):	de	83	70	80	77	75
Cultivar 1		9,6 6,5	15,5 4,0	15,9 7,0	11,7 0,5	10,3 3,0
Cultivar 2		9,1 2,7	13,6 4,1	11,9 6,0	8,4 2,0	9,4 2,3
Cultivar 3		7,0 3,6	4,0 2,8	2,8 1,8	2,0 1,5	1,5 0,8

FOTOSSÍNTESE, PRODUÇÃO DE MATÉRIA SECA E LUZ

Comparando a fertilidade de perfilhos e sobrevivência em cinco temperaturas, Ong (1984) mostrou que a temperatura ótima foi 25°C, porém, para rendimento de grãos dos perfilhos basais, 22°C apresentou-se melhor.

McPherson & Slatyer (1973) estabilizaram curvas de resposta a luz para as folhas de milheto (cv. Katherine) expostas à luz artificial, com uma densidade específica de fluxo quantum de 4000 mE m⁻² s⁻¹. Quando a irradiância (I) foi menor que 400 mE m⁻² s⁻¹ (equivalente a cerca de 170 W m⁻² ou 1/5 da luminosidade total), a taxa de fotossíntese aumentou quase linearmente com a irradiância em cerca de 6,0 g CO₂ por MJ da radiação total. A uma irradiância equivalente à metade da luminosidade total, a eficiência foi cerca de 4,5 g MJ⁻¹ e, em luminosidade total, foi cerca de 2,7 g MJ⁻¹. Assumindo fatores arbitrários de 60% para a perda de CO₂ por respiração e 30/44 para o peso relativo da matéria seca e CO₂, a eficiência da produção de matéria seca é de 2,5, 2,0 e 1,1 g por MJ da radiação total para 20, 50 e 100% da luminosidade total, respectivamente.

Na copa da cultura, a irradiância média de uma folha é normalmente menor que a irradiância medida na superfície horizontal acima da copa. Quando o sol está brilhante (pico de radiação), a irradiância média é aproximadamente KI, em que o coeficiente de extinção K, dependente da arquitetura da copa e da geometria do sol, tem um valor de cerca de 0,5 para milheto (Marshall & Willey, 1983) durante as horas centrais do dia. A

eficiência da produção de matéria seca pela copa poderia ser de 2,0 a 2,5 g MJ⁻¹. Comparando com os dados de Begg (1965), foram calculados o peso da matéria seca produzida para estande de milheto por unidade de radiação interceptada pela folhagem antes da antese (Tabela 4). Valores de três culturas bem irrigadas variaram de 2,15 a 2,37 g MJ⁻¹. Para um estande não-irrigado, crescendo principalmente com água armazenada após uma chuva de monção (vento oriental), o valor foi de 2,0 g MJ⁻¹, e para a cultura crescendo inteiramente da água armazenada em um solo arenoso, foi de 1,5 g MJ⁻¹.

Tabela 4. Produção de matéria seca, insolação, temperatura e taxa de conversão em três sítios de cultivo.

Variáveis	Local 1 ⁽¹⁾		Local 2 ⁽³⁾	Local 3 ⁽⁴⁾	Irrigado
	Irrigado	Não Irrigado	Sob chuva ⁽²⁾ ano seguinte	Pós-Chuva	
Matéria seca total na maturidade (g m ⁻²)	622	312	810	300	2174
Maturidade (dias após semeadura)	68	68	75	70	112
Temperatura média do ar (°C)	21,5	21,5	25,8	27,4	28,1
Insolação média diária (MJ m ⁻²):					
Estação total	15,2	15,2	17,9	17,0	21,3
Pré-antese	14,1	14,1	18,0	19,0	21,0
Radiação total interceptada (MJ m ⁻²):					
Estação total	448	290	530	256	1576
Pré-antese	207	192	170	153	887
Taxa de conversão (g MJ ⁻¹):					
Estação total	1,49	1,14	1,38	1,17	1,26
Pré-antese	2,35	2,0	2,15	1,50	2,37

Referência: ¹ Squire et al. (1984); ² Marshall & Willey (1983); ³ Azam-Alli et al. (1984); ⁴ Begg (1965)

TRANSLOCAÇÃO DE ASSIMILADOS

Pearson et al. (1977) e Pearson & Derrick (1977) compararam as taxas de fotossíntese e de respiração de três genótipos de milheto cultivados em quatro médias de temperatura, entre 15,5 e 30,5°C. A taxa fotossintética foi relativamente alta acima de 24°C (90 ng CO₂ cm⁻² s⁻¹), mas caiu para 20 ng CO₂ cm⁻² s⁻¹ a 15,5°C, quando todos os genótipos conservaram mais fotossintatos e tiveram mais alta concentração de sacarose.

A taxa de translocação é fortemente influenciada pela história termal da planta, e Fussell & Pearson (1978) encontraram que a

taxa permanece lenta quando plantas previamente crescidas em um regime dia/noite de 21/16°C foram transferidas para 33°C. Eles sugeriram que a lenta translocação foi devido a uma ineficiente estrutura foliar, embora o crescimento da panícula tenha sido retardado.

ABSORÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE NITRATOS

A taxa de absorção de nitratos foi estreitamente correlacionada com o aumento da matéria seca assim que 41 mg N foram acumulados por grama de peso seco da planta, nas temperaturas de 15,5 para 27,5°C, para dois genótipos contrastantes de milheto (Theodorides & Pearson, 1981). A taxa relativa de absorção de N foi mais que o dobro da velocidade a 27,5 °C que a 15,5 °C. Em contraste para a constância de absorção de N por unidade de peso seco, a distribuição de N foi afetada pela baixa temperatura, que resultou em altos níveis de N total na raiz e nitrato em ápices de raiz e de colmo. A acumulação de N em baixa temperatura foi devido à lenta redução de nitrato nas raízes (Theodorides & Pearson, 1982). A temperatura não teve efeito na distribuição proporcional de N entre órgãos da parte aérea.

ÍNDICE DE COLHEITA

A comparação do índice de colheita e tamanho de planta para a cv. BK 560, cultivada em diferentes regimes de irrigação, espaçamento e temperatura, suporta a hipótese de que o número final de grãos produzidos é determinado precocemente na vida da cultura e grandes diferenças no tamanho da planta após a antese têm um efeito relativamente pequeno no índice de colheita final, a menos que a mortalidade de perfilho seja substancial (Ong & Monteith, 1985). De um experimento sobre espaçamento e de outro sobre intercultivo, o índice de colheita foi de 0,34 a 0,45, a despeito de diferenças em tamanho de planta. Durante o estágio de desenvolvimento ED2 é improvável ter uma grande diferença entre plantas semeadas na mesma data e local em termos da extração de água e/ou interceptação da radiação. Entretanto, o número de grãos ou perfilhos férteis é

também determinado precocemente. Temperaturas mais baixas (19°C) em ED2 também reduz o índice de colheita por causa de menor quantidade de grãos e proporcionalmente mais perfilhos vegetativos.

EFEITO DA TEMPERATURA E DA LUZ NO RENDIMENTO DE GRÃOS

Fatores ambientais afetam a taxa de crescimento ou desenvolvimento da planta e sobretudo a temperatura tem uma clara influência no número de grãos ao final da colheita. Conforme Downes & Marshall (1971), para sorgo, em baixas temperaturas, o número de grãos é provavelmente reduzido pelo efeito direto da morte da espiguetas, esterilidade da espiguetas e macho-esterilidade.

Em milheto, e presumivelmente na maioria dos cereais, processos de desenvolvimento sensíveis à temperatura podem ser divididos em duas categorias, segundo Ong & Monteith (1985). A primeira categoria inclui a iniciação e o aparecimento de folhas e as durações dos estádios de crescimento ED2 e ED3 – processos que são independentes de luz e, portanto, da taxa de crescimento, no mínimo quando plantas são expostas à luminosidade normal no campo. A segunda categoria inclui os processos reprodutivos que determinam o potencial de rendimento, como expressado pelo número de espiguetas ou grãos produzidos por uma panícula. Nos ambientes de campo e condições controladas, o número final de unidades reprodutivas depende da taxa de crescimento da planta (e, portanto, normalmente da irradiância) tanto quanto da temperatura. A relação entre irradiância e tempo termal sugerida por Nix (1976) foi o primeiro passo para a combinação da luz e temperatura em uma forma fisiologicamente apropriada. Exemplos da primeira categoria são relativamente bem documentados para vários cereais. O número final de folhas e o tempo para antese foram associados para predições derivadas do tempo termal e duração das fases ED1 e ED2. Em contraste, a segunda categoria não é tão bem definida, embora sua significância agrônômica seja óbvia. O conceito da “taxa de crescimento termal” que incorpora a taxa de crescimento por taxa unitária de desenvolvimento é importante para o entendimento de como os

componentes do rendimento são determinados, não apenas em milheto, mas em todas as outras plantas cultivadas. Uma interessante tentativa é usar esse conceito para explicar a sobrevivência da espiguetas e do número de grãos, como em milheto (Ong & Squire, 1984), em milho (Hawkins & Cooper, 1981, e em trigo (Rawson & Bagga, 1979).

MELHORAMENTO DO MILHETO

O milheto (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) é uma das mais importantes culturas dos trópicos semi-áridos e apresenta grandes perspectivas para desenvolvimento na agricultura brasileira. A cultura encontra-se em fase de expansão principalmente nos Estados de Minas Gerais, Goiás, Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul. Como produtora de grãos, pode atingir níveis de produtividade superiores a 5 t/ha. Os seus grãos, com alto conteúdo de proteína de boa qualidade, podem ser utilizados na composição de rações, suínos e bovinos, podendo contribuir com 60 a 100% do peso dos componentes energéticos dessas rações.

Estima-se que atualmente o milheto esteja sendo utilizado como produtor de palha em dois milhões de hectares com plantio direto, em áreas de cerrado do Centro-Oeste. Os cerrados, pelas suas características, oferecem grande possibilidades de expansão da cultura.

A região Nordeste pode ser um nicho importante para o milheto, tendo em vista que mais de 60% da sua área se concentra na região semi-árida, visando tanto a produção de grãos quanto de forragem. O milheto pode contribuir efetivamente para proporcionar a sustentabilidade dos cultivos nessas condições. Existem demandas por cultivares de milheto para produção de grãos, forragem e biomassa e adaptados aos sistemas de produção em uso. A diversificação e o melhoramento de populações, de linhagens macho-estéreis e restauradoras da fertilidade são utilizados no desenvolvimento de cultivares de alta produtividade, considerando-se objetivos específicos como a resistência à seca, a doenças, a pragas, tolerância a altas temperaturas e à acidez do

solo, precocidade, insensibilidade ao fotoperiodismo e qualidade do produto.

Diante das demandas da cadeia produtiva, que envolve a utilização de cultivares melhoradas, deve-se considerar a necessidade de estudos visando a seleção para condições de estresse biótico e abiótico, efeitos alelopáticos, exigência nutricional e produção de sementes. A maioria das cultivares utilizadas atualmente é proveniente de outros países e apresenta produtividades em níveis inferiores ao do potencial da cultura. A Embrapa Milho e Sorgo possui uma coleção com germoplasma de várias origens e características, que servirá como suporte para o desenvolvimento das atividades de melhoramento e se compõe das seguintes entradas: 1019 variedades e sintéticos, 56 populações, 28 linhagens macho-estéreis, 518 linhagens restauradoras, 15 resistentes ao mildio e 6 com genes para insensibilidade ao fotoperiodismo. A grande variabilidade existente na espécie possibilitará a obtenção de variedades e híbridos produtivos, de ciclos e portes diferentes e adaptados às diversas finalidades de uso e às condições de ambiente predominantes nas regiões de plantio.

Na Embrapa Milho e Sorgo, iniciou-se um trabalho com o objetivo de introduzir e desenvolver variedades e híbridos, tendo como resultado o lançamento da variedade BRS 1501, destinada, principalmente, à produção de palha para o plantio direto. Resultados recentes mostraram o potencial de uma nova variedade, a CMS 03, que se destacou com rendimentos médios de massa verde e massa seca superiores, respectivamente, a 45 t/ha e 9 t/ha, com teor de matéria seca acima de 17% no estágio de emborrachamento. Outros resultados obtidos para rendimento de grãos têm mostrado bom desempenho de determinadas cultivares com valores superiores a 3 t/ha e teor de proteína acima de 12%. O programa de obtenção de híbridos, com o uso de macho-esterilidade citoplasmática, foi iniciado e os primeiros resultados são promissores, principalmente, para produtividade, capacidade de extração de nutrientes e insensibilidade ao fotoperiodismo.

Em avaliações realizadas em plantios de sucessão, observou-se bom desempenho de seis híbridos e cinco variedades e, mesmo em condições de dias curtos, houve cultivares com altura superior a 1,80m, principalmente híbridos, que também apresentaram maior uniformidade. Com relação à capacidade de extração de nutrientes (Vasconcellos, 1999), característica de grande importância em milheto, de acordo com Gascho et al. (1995), observou-se que duas variedades e dois híbridos foram eficientes para extração da maioria dos elementos analisados (N, P, K, Ca, Mg e Zn).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDREWS, D. J.; RAJEWSKIM, J. F. Origin, characteristics and use of pearl millet. p.1-4. In: NATIONAL GRAIN PEARL MILLET, 1., 1995, Tifton. **Proceedings...** [S.l.]: University of Georgia/USDA, 1995.
- AZAM-ALI, S. N.; GREGORY, P. J.; MONTEITH, J. L. Effects of planting density on water use and productivity of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) grown on stored water. 2. Water use, light interception and dry matter production. **Experimental Agriculture**, London, v. 20, p. 215-224, 1984.
- BEGG, J. C. The growth and development of a crop of millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 65, p. 341-349, 1965.
- BEGG, J. E.; BIERHUIZEN, J. F.; LEMON, E. R.; MISRA, D. K.; SLATYER, R. O.; STERN, W. R. Diurnal energy and water exchange in bulrush millet in an area of high solar radiation. **Agricultural Meteorology**, Amsterdam, v.1, p. 294-312, 1964.
- BONAMIGO, L. A. A cultura do milheto no Brasil, implantação e desenvolvimento no cerrado. In: WORKSHOP INTERNACIONAL DE MILHETO, 1999, Planaltina. **Anais...** Planaltina: Embrapa Cerrados, 1999. p. 31-65.
- BRUNKEN, J. N. A systematic study of *Pennisetum* sect. *Pennisetum* (Gramineae). **American Journal of Botany**, Bronx, v. 64, p.161-176, 1977.

- BUERKERT, A.; STERN, R. D.; MARSCHNER, H. Post stratification clarifies treatment effects on pearl millet growth in the Sahel. *Agronomy Journal*, Madison, v. 87, p. 752-761, 1995.
- CHAUDHURI, U. N.; KANEMASU, E. T. **Growth and water use of sorghum and pearl millet.** Field Crops Research, **Amsterdam**, v.10, p.113-124, 1985.
- COALDRAKE, P. D.; PEARSON, C. J. Floral initiation and inflorescence development in pearl millet. **Sidney: Faculty of Agriculture. Department of Horticultural Science, 1982. p. 10-11 (Research Report, 10)**
- COALDRAKE, P. E.; PEARSON, C. J. **Panicle differentiation and spikelet number related to size of panicle in *Pennisetum americanum*.** Journal of Experimental Botany, **London**, v. 36, p. 883-840, 1985.
- COLIGADO, M. C.; BROWN, D. M. Response of corn (*Zea mays* L.) in the pre-tassel initiation period to temperature and photoperiod. *Agricultural Meteorology*, Amsterdam, v.14, p. 357-367, 1975.
- CRAUFURD, P. Q.; BIDINGER, F. R. **Potential and realized yield in pearl millet as influenced by plant population density and life cycle duration.** Field Crops Research, **Amsterdam**, v. 22, p. 211-225, 1989.
- DOWNES, R. W.; MARSHALL, D. R. Low temperature induced male sterility in *Sorghum bicolor*. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, Victoria, v.11, p. 352-356, 1971.
- FUSSEL, L. K.; DWARTE, D. M. **Structural changes of the grain associated with black region formation in *Pennisetum americanum*.** Journal of Experimental Botany, **London**, v. 31, p. 645-654, 1980.
- FUSSEL, L. K.; PEARSON, C. J. Effect of thermal history on photosynthate translocation and photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, Victoria, v. 5, p. 547-551, 1978.
- FUSSEL, L. K.; PEARSON, C. J. **Effects of grain development and thermal history on grain maturation and seed vigour of *Pennisetum americanum*.** Journal of Experimental Botany, **London**, v. 31, p. 635-643, 1980.
- GASCHO, G. J.; MENEZES, R. S. C.; HANNA, W. W.; HUBBARD, R. K.; WILSON, J. P. Nutrient requirements of pearl millet. In: National Grain Pearl Millet, 1., 1995, Tifton. **Proceedings...** [S.I.]: University of Georgia/ USDA, 1995.
- GALLAGHER, J. N.; BISCOE, P.V. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *Journal of Agricultural Science*, Cambridge, v. 91, p. 47-60, 1978.
- HAWKINS, R. C.; COOPER, P. J. M. Growth development and grain yield of maize. *Experimental Agriculture*, London, v.17, p. 203-208, 1981.
- HELMERS, H.; BURTON, G. W. Photoperiod and temperature manipulation induces early anthesis in pearl millet. *Crop Science*, Madison, v.12, p.198-200, 1972.
- ICRISAT annual report 1978-1979. Andhra Pradesh, India: International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics, 1980. p. 69-71.
- INTERNATIONAL BOARD FOR PLANT GENETIC RESOURCES. **Descriptors for pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. BR.).** Rome: IBPGR / Patancheru: ICRISAT, 1993. 43 p
- KHAIRWAL, I. S.; RAM, C.; CHHABRA, A. K. **Pearl millet seed production & technology.** New Delhi: R. J. Manohar, 1990. 208 p.
- LIRA, M. de A.; MACIEL, G. A.; TABOSA, J. N.; ALVES, M. R.; SANTOS, J. P. de O.; FREITAS, E. V. DE; ARCOVERDE, A. S. Cultivo do milheto (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). Recife: IPA, 1983. 6 p. (IPA. Instruções Técnicas, 08).
- MAHALAKSHMI, V.; BIDINGER, F. R. **Flowering response of pearl millet to water stress during panicle development.** Annals of Applied Biology, **Cambridge**, v.106, p. 571-578, 1984.

- MAHALAKSHMI, V.; BIDINGER, F. R. Water stress and time of floral initiation in pearl millet. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v.105, p. 437-445, 1985.
- MAHALAKSHMI, V.; BIDINGER, F. R.; RAO, G. D. P. Timing and intensity of water deficits during flowering and grain filling in pearl millet. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, p. 130-135, 1988.
- MAITI, R. K.; BIDINGER, F. R. **Growth and development of the pearl millet plant**. Patancheru: ICRISAT, 1981. 6 p. (ICRISAT.Research Bulletin, 6).
- MARSHALL, B.; WILLEY, R. W. Radiation interception and growth in an intercrop of pearl millet/groundnut. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 7, p.141-160, 1983.
- MCPHERSON, H. G.; SLATYER, R. O. Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*. **Australian Journal of Biological Sciences**, Victoria, v. 26, p. 329-339, 1973.
- NETTO, D. A. M. **A cultura do milheto**. Sete Lagoas: Embrapa-CNPMS, 1998. 6 p. (Embrapa-CNPMS. Comunicado Técnico, 11).
- NIX, H. A. Climate and crop productivity in Australia. In: YOSHIDA, S.(Ed.). **Climate and rice**. Los Baños: International Rice Research Institute, 1976.
- ONG, C. K. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). 1. Vegetative development. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 34, p. 322-326, 1983.
- ONG, C. K.; EVERARD, A. Short-day induction of flowering in pearl millet (*Pennisetum typhoides*) and its effect on plant morphology. **Experimental Agriculture**, London, v.15, p. 401-410, 1979.
- ONG, C. K.; SQUIRE, G. R. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). 7. Final number of spikelets and grains. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 35, p.1233-1240, 1984.
- ONG, C. K. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). V. Development and fate of tillers. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 35, p. 83-90, 1984.
- ONG, C. K.; MONTEITH, J. L. Response of pearl millet to light and temperature. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.11, p.141-160, 1985.
- PEACOCK, J. M. Response and tolerances of sorghum to temperature stress. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON SORGHUM, 1981, Patancheru. **Sorghum in the Eighties: proceedings**. Patancheru: ICRISAT, 1982. p. 143-159.
- PEACOCK, J. M.; HEINRICH, G. M. Light and temperature response in sorghum. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON AGROMETEOROLOGY OF SORGHUM AND MILLET IN THE SEMI-ARID TROPICS, 1982, Patancheru. **Agrometeorology of sorghum and millet in the Semi-Arid Tropics: proceedings...** Patancheru: ICRISAT, 1984. p. 143-158.
- PEARSON, C. J.; DERRICK, G. A. Thermal adaptation of *Pennisetum*: leaf photosynthesis and photosynthate translocation. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 4, p. 763-769, 1977.
- PEARSON, C. J.; BISHOP, D. G.; VESK, M. Thermal adaptation of *Pennisetum*: leaf structure and composition. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 4, p. 541-554, 1977.
- RAWSON, H. M.; BAGGA, A. K. Influence of temperature between floral initiation and flag leaf emergence on grain number in wheat. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 6, p. 391-400, 1979.
- SINGH, P.; KANEMASU, E. T; SINGH, P. Yield and water relations of pearl millet genotypes under irrigated and nonirrigated conditions. **Agronomy Journal**, Madison, v. 75, p. 886-890, 1983.
- SKERMAN, P.J.; RIVEROS, F. **Gramíneas tropicales**. Roma: FAO, 1992. p. 627-635.

SMITH, R. L.; HOVELAND, C. S.; HANNA, W. W. Water stress and temperature in relation to seed germination of pearl millet and sorghum. **Agronomy Journal**, Madison, v. 81, p. 303-305, 1989.

SQUIRE, G. R.; MARSHALL, B.; TERRY, A. C.; MONTEITH, J. L. Response to temperature in a stand of pearl millet. VI. Light interception and dry matter production. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 35, p. 599-610, 1984.

STAPF, O.; HUBBARD, C. E. *Pennisetum*, pp. 954-1070. In: PRAIN, D. (Ed.) **Flora of Tropical Africa**. Ashford: Reeve, 1934. v. 9, pt. 6, p. 954-1070.

TERREL, E. E. The correct names for pearl millet and yellow foxtail. **Taxon**, Utrecht, v. 25, p. 297-304, 1976.

THEODORIDES, T. N.; PEARSON, C. J. Effect of temperature on total nitrogen distribution in *Pennisetum americanum*. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 8, p. 201-210, 1981.

THEODORIDES, T. N.; PEARSON, C. J. Effect of temperature on nitrate uptake, translocation and metabolism in *Pennisetum americanum*. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 9, p. 309-320, 1982.

VASCONCELLOS, C. A.; PEREIRA, E. A. G.; NETTO, D. A. M.; SANTOS, F. G. **Avaliação do potencial de extração de nutrientes por cultivares de milheto para uso no plantio direto**. Sete Lagoas: Embrapa-CNPMS, 1999. 10 p. (Embrapa-CNPMS. Pesquisa em Andamento, 35).

WATTS, W. R. Leaf extension in *Zea mays*. II. Leaf extension in response to independent variation of the temperature of the apical meristem, of the air around the leaves, and of the rootzone. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 23, p. 713-721, 1974.

WITT, M.; EASTIN, J. Pearl millet, grain sorghum, and corn responses to watering levels. In: NATIONAL GRAIN PEARL MILLET SYMPOSIUM, 1., 1995, Tifton. **Proceedings...** [S.l.]: University of Georgia, 1995. p. 40

Circular Técnica, 28

Exemplares desta edição podem ser adquiridos na:
Embrapa Milho e Sorgo
Endereço: Rod. MG 424 km 45 - Caixa Postal 151
Fone: (31) 3779-1000
Fax: (31) 3779-1088
E-mail: sac@cnpmc.embrapa.br

Milho e Sorgo
Pesquisa e Desenvolvimento

1ª edição
1ª impressão (2003): 200 exemplares

Comitê de publicações

Presidente: Ivan Cruz
Secretário-Executivo: Frederico Ozanan M. Durães
Membros: Antônio Carlos de Oliveira, Arnaldo Ferreira da Silva, Carlos Roberto Casela, Fernando Tavares Fernandes e Paulo Afonso Viana

Expediente

Supervisor editorial: José Heltor Vasconcellos
Revisão de texto: Dilermando Lúcio de Oliveira
Tratamento das ilustrações: Tânia Mara A. Barbosa
Editoração eletrônica: Tânia Mara A. Barbosa