

CIRCULAR TÉCNICA

ISSN 0100 - 8013

NÚMERO 20

Março, 1995

FISIOLOGIA DA PLANTA DE MILHO



Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA
Vinculada ao Ministério da Agricultura, do Abastecimento e da Reforma
Agrária - MAARA
Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo
Sete Lagoas, MG

REPÚBLICA FEDERATIVA DO BRASIL

Presidente: Fernando Henrique Cardoso

Ministro da Agricultura, do Abastecimento e da Reforma Agrária:

José Eduardo de Andrade Vieira

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA

Presidente: Murilo Xavier Flores

Diretores: Alberto Duque Portugal

Elza Ângela Battaglia B. da Cunha

José Roberto Rodrigues Peres

CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DE MILHO E SORGO - CNPMS

Chefe: Lairson Couto

Chefe Adjunto Técnico: Paulo Afonso Viana

Chefe Adjunto de Apoio: Marcos Joaquim Matoso

FISIOLOGIA DA PLANTA DE MILHO

*Paulo César Magalhães
Frederico Ozanan Machado Durães
Edilson Paiva*



Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA
Vinculada ao Ministério da Agricultura, do Abastecimento e da Reforma
Agrária - MAARA
Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo
Sete Lagoas, MG

Copyright © EMBRAPA - 1995

Exemplares desta publicação podem ser solicitados ao
Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo - CNPMS
Km 65 da Rod. 424 - Belo Horizonte/Sete Lagoas
Telefones: (031) 773-5644; 5466; 5673 Telex (31)2099 Fax (031) 773-9252
Caixa Postal 151, CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG

Tiragem: 2.000 exemplares

Editor: Comitê de Publicações

Paulo Afonso Viana (Presidente) Frederico Ozanan Machado Durães (Secretário),
Arnaldo Ferreira da Silva, Antônio Carlos de Oliveira, Barbara H.M. Mantovani,
Fernando Tavares Fernandes, Carlos Roberto Casela

Revisão: Dilermando Lúcio de Oliveira

Diagramação: Tânia Mara Assunção Barbosa

Normalização bibliográfica: Maria Tereza Rocha Ferreira

Fotolitos: Olímpio Pereira de O. Filho

Impressão e Acabamento: José Ferreira da Silva Filho, Amarílio de Castro
Maciel, Roberto Jesus das Neves e Alexandre J. da
Fonseca

MAGALHÃES, P.C.; DURÃES, F.O.M.; PAIVA, E. Fisiologia da planta de
milho. Sete Lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1994. 27p. (EMBRAPA-
CNPMS. Circular Técnica, 20).

1. Milho-Fisiologia. I. EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de
Milho e Sorgo (Sete Lagoas, MG). II. Título. III. Série.

CDD: 633.15

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	5
IMPORTÂNCIA DA CULTURA DO MILHO	5
GERMINAÇÃO	6
PROFUNDIDADE DE PLANTIO	7
SISTEMA RADICULAR.....	7
FOLHA	9
COLMO.....	10
PERFILHOS.....	11
INFLORESCÊNCIA.....	12
FLORESCIMENTO	12
POLINIZAÇÃO	12
FERTILIZAÇÃO.....	14
GRÃOS	15
PRODUTIVIDADE.....	17
ENCHIMENTO DO GRÃO.....	18
FOTOSSÍNTESE.....	20
BALANÇO HÍDRICO.....	23
O ENFOQUE EPIGENÉTICO NO DESENVOLVIMENTO DE CULTIVARES DE MILHO.....	25
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

FISIOLOGIA DA PLANTA DE MILHO

Paulo César Magalhães¹
Frederico Ozanan Machado Durães²
Edilson Paiva¹

INTRODUÇÃO

O milho é uma planta que pertence à família Gramineae/Poaceae, e seu nome científico é *Zea mays* L. O caráter monóico e a sua morfologia característica resultam da supressão, condensação e multiplicação de várias partes da anatomia básica das gramíneas. Os aspectos vegetativos e reprodutivos da planta de milho podem ser modificados através da interação com os fatores ambientais que afetam o controle da ontogenia do desenvolvimento. Contudo, o resultado geral da seleção natural e da domesticação foi produzir uma planta anual, robusta e ereta, com um a quatro metros de altura, que é esplendidamente “construída” para a produção de grãos.

O milho é uma das mais eficientes plantas armazenadoras de energia existentes na natureza. De uma semente que pesa pouco mais de 0,3 g irá surgir uma planta geralmente com mais de 2,0 m de altura, isto dentro de um espaço de tempo de cerca de nove semanas. Nos meses seguintes, essa planta produz cerca de 600 a 1.000 sementes similares àquela da qual se originou.

IMPORTÂNCIA DA CULTURA DO MILHO

O milho é uma das plantas cultivadas de maior interesse, quanto à sua origem, estrutura e variação. Somente é conhecido em cultivo e, na sua forma atual, não apresenta indicativos de que poderia subsistir sem os cuidados do homem. A pesquisa tem desenvolvido tipos tão diferentes de milho que seu cultivo é possível desde o Equador até o limite das terras temperadas e desde o nível do mar até altitudes superiores a 3.600m. Essa adaptabilidade, representada por genótipos

¹ Eng.-Agr., Ph.D., EMBRAPA/Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo (CNPMS). Caixa Postal 151, CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG.

² Eng.-Agr., D.Sc., EMBRAPA/CNPMS.

variados, é paralela à variedade de sua utilização como alimento, forragem ou na indústria.

O Brasil produziu, em 1992/93, 28,8 milhões de toneladas de milho, em 12,3 milhões de hectares. Em relação a 1983/84, observou-se um incremento de 36% na produção e de 0,8% na área plantada. A produtividade média nacional, nesse período, aumentou 34,5% (1,74 t/ha/ano, em 1983/84, e 2,34 t/ha/ano, em 1992/93).

A cultura do milho encontra-se amplamente disseminada no Brasil. Isto se deve tanto à sua multiplicidade de usos na propriedade rural quanto à tradição de cultivo desse cereal pelos agricultores brasileiros.

Uma das características marcantes da cultura do milho, no Brasil, está na concentração de sua produção em pequenas propriedades. No âmbito tecnológico, o comportamento de aversão ao risco, a baixa disponibilidade de capital para custeio e menor ainda para investimento, o grau de instrução formal geralmente baixo, a comercialização fortemente vinculada a intermediários e o alto grau de consumo na fazenda são características geralmente associadas à condição de pequeno produtor.

Diferenças nos rendimentos agrícolas são devido a fatores climáticos e econômicos e ao estoque de conhecimento disponível e disseminado entre os agricultores (no que se refere ao uso de insumos e práticas culturais).

A partir do início da década de 70 até recentemente, em face de fatores como o crescimento da indústria de rações e das atividades de criação (principalmente avicultura, suinocultura e pecuária leiteira), o consumo interno de milho cresceu consideravelmente.

GERMINAÇÃO

Em condições normais, a semente de milho germina em cinco a seis dias, numa temperatura de 25 a 30°C, sendo que a 10°C praticamente não germina. A semente fisiologicamente madura, com umidade favorável, germina até mesmo na espiga.

A semente possui cinco folhas na sua forma embrionária. Caso ocorra qualquer adversidade com a planta que impeça seu crescimento, este será o número mínimo de folhas que aparecerá no caule do milho. A germinação e o estabelecimento são as fases críticas na vida da planta. Ao germinar, o tegumento da semente é rompido pelo embrião. Nos primeiros dias da germinação, a nutrição da plântula é realizada pelas reservas da própria semente. À medida que as raízes iniciam seu trabalho de sustentar a planta, a deficiência de nutrientes, especialmente o fósforo, pode afetar seriamente o crescimento e o desenvolvimento vegetal.

PROFUNDIDADE DE PLANTIO

Existe uma crença popular que diz: "quanto mais profundo o plantio, melhores chances as raízes terão de explorar camadas mais profundas do solo e, com isso, absorver mais água e nutrientes"; além disso, as plantas seriam mais tolerantes ao acamamento. Isto porém não é verdadeiro, uma vez que a profundidade do sistema radicular depende do comprimento do mesocótilo e não da profundidade de plantio. A profundidade máxima na qual uma plântula de milho pode emergir é determinada pelo potencial máximo de alongamento do mesocótilo (Figura 1). Portanto, a profundidade do sistema radicular definitivo será praticamente a mesma, independente da profundidade de plantio.

Em geral, pode-se dizer que a maioria das cultivares não germinam se plantadas a profundidades maiores que 10 a 15 cm.

SISTEMA RADICULAR

As raízes representam um importante componente funcional e estrutural da planta.

Os tipos de raízes presentes no milho são: primárias e seminais, adventícias e de suporte. As raízes primárias e seminais desenvolvem-se dos primórdios do embrião e fixam a plântula durante duas a três semanas, no máximo. As raízes adventícias surgem de seis a dez nós, próximos uns dos outros, localizados abaixo da superfície do solo. Elas substituem as raízes seminais e primárias. As raízes de suporte são raízes adventícias que surgem acima da superfície do solo. Pesquisas mais recentes revelaram que estas raízes podem absorver efetivamente fósforo e talvez outros nutrientes, além de sustentar a planta.

O sistema radicular (R) está associado ao crescimento da parte aérea (A). O valor da relação A/R varia com os fatores ambientais e também nas várias fases do crescimento da planta. A falta de umidade no solo induz uma redução do valor de A/R, devido à inibição do crescimento das partes aéreas e também ao maior crescimento das raízes. O suprimento de um adubo nitrogenado determina um aumento de A/R.

O crescimento em extensão do sistema radicular é muito influenciado pelo suprimento de carboidratos produzidos e acumulados nas partes aéreas. A diminuição da disponibilidade de carboidratos para as raízes invariavelmente acarreta uma inibição do crescimento do sistema radicular.

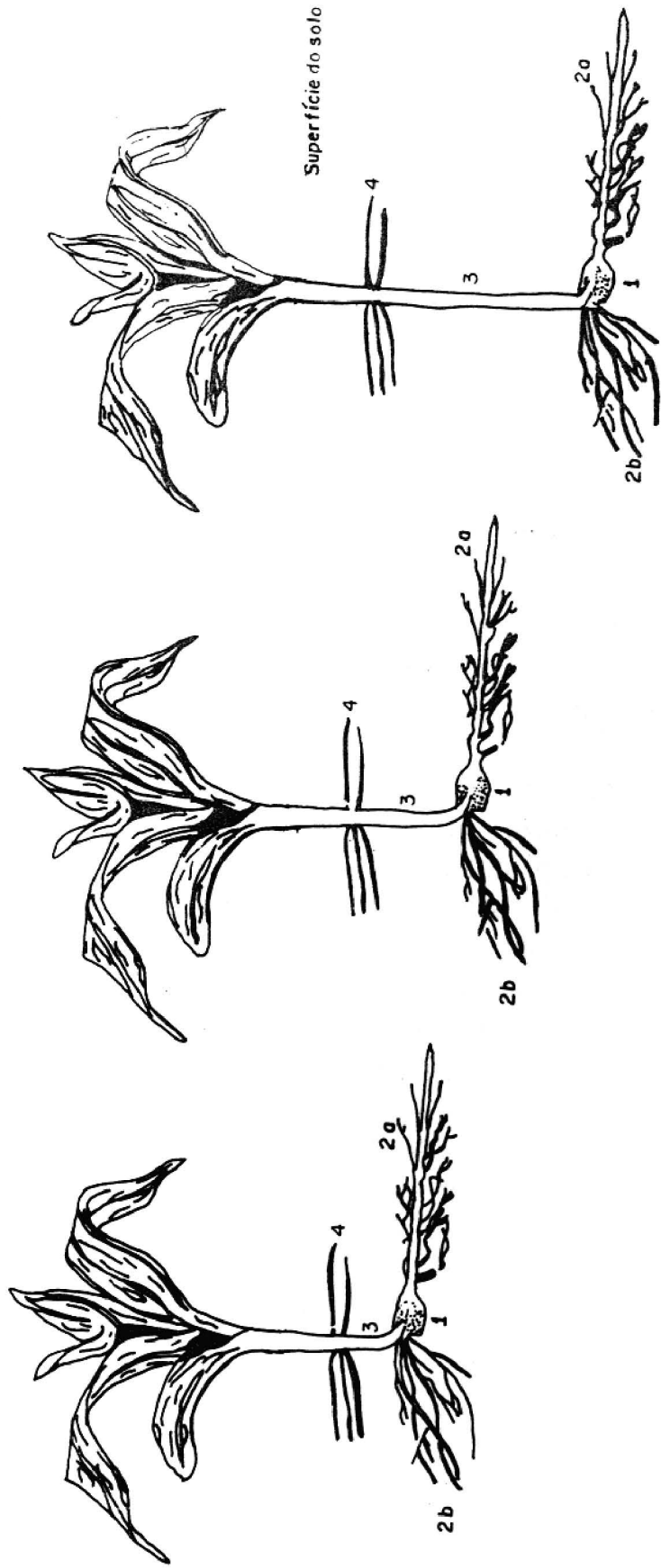


FIGURA 1. Esquema de um plantio em três profundidades diferentes.

- 1) Sementes
- 2) Raiz: 2a - primária, 2b - Seminal
- 3) Mesocótilo
- 4) Sistema radicular definitivo

O hábito de crescimento do sistema radicular do milho é superficial, a maior parte das raízes encontra-se nos primeiros 30 cm do solo. Daí o milho ter uma reduzida tolerância à seca. O comprimento do sistema radicular pode atingir até 3 m; no entanto, fatores como pH, umidade e compactação do solo influenciam a profundidade de raízes. O efeito do baixo pH no solo é a diminuição da disponibilidade de N, P, K, Ca, Mg e alguns micronutrientes, bem como maior atividade dos íons tóxicos ao crescimento radicular, como alumínio e manganês, enquanto que o efeito direto nas raízes é a alteração da permeabilidade das células. Há inibição da divisão celular na região meristemática, causando a morte do ápice e o desenvolvimento de raízes laterais.

FOLHA

O milho possui de cinco a 48 folhas, as quais são arrançadas alternadamente e suportadas no colmo através de suas bainhas. O limbo foliar pode variar de muito longo e estreito a curto e largo e ter posição quase horizontal ou vertical em relação ao colmo. O meristema ou ponto de crescimento, onde há a formação das folhas novas, permanece abaixo ou na superfície do solo até o estágio de dez folhas visíveis. Este estágio é correspondente à altura do joelho de uma pessoa normal. Este tipo de informação é importante para regiões onde ocorrem chuvas de granizo ou alguma outra intempérie da natureza que frequentemente destrói toda a parte aérea das plantas. A decisão de replantar a cultura pode ser baseada na posição do ponto de crescimento. Caso este se encontre abaixo da superfície, não há necessidade de replantio, uma vez que a planta emitirá novas folhas e, com isto, poderá ter um desenvolvimento normal. A fotossíntese inicia sua função de alimentar a planta quando esta atinge o estágio de duas folhas completamente desenvolvidas. Com oito folhas, deve-se proceder à adubação de cobertura, uma vez que a deficiência de nutrientes nessa fase irá restringir seriamente o crescimento vegetativo. Os estômatos, orifícios através dos quais a planta transpira e absorve CO_2 atmosférico, estão localizados na parte superior e inferior da folha, sendo a maior concentração verificada na parte inferior. O enrolamento da folha quando a planta se encontra em condições de déficit hídrico é justamente para diminuir a superfície de exposição ao sol e não para proteger os estômatos, como muitos acreditam. Outro ponto importante relacionado com a folha é o ângulo de inserção das mesmas no caule, uma vez que a quantidade de energia solar que os tecidos vegetais conseguem captar é um fator que pode determinar o limite superior do potencial produtivo. A energia solar difere dos outros fatores de produção, já que o agricultor não tem como controlá-la. Portanto, deve-se procurar captar essa energia de maneira mais eficiente; daí a importância

do ângulo foliar. Atualmente, o conceito de cultivar moderna (ideotipo) é ter um grande número de folhas acima da espiga, com lâminas eretas e pendentes na região mediana, aumentando a eficiência na interceptação da energia radiante. Ressalta-se que as folhas acima da espiga são responsáveis por cerca de 50 a 80% da matéria seca acumulada nos grãos. Entretanto, em vários tipos de milho, o fator limitante para a produção de grãos está relacionado com a habilidade da planta de mobilizar e armazenar produtos fotossintetizados nos grãos e não com a capacidade de produzir metabólitos (relação fonte-dreno). Isto é, os sítios de atração e utilização de metabólitos (drenos), em vez de sítios de produção (fontes), é que estariam limitando a taxa de produção de matéria seca.

COLMO

O colmo do milho pode medir de 0,6 a 7,0 m, sendo que sua altura final e o diâmetro são diretamente afetados pela disponibilidade de água e nutrientes, temperatura e quantidade de luz. A alongação dos internódios acontece após a diferenciação total dos nós, o que ocorre quando o meristema ainda está abaixo da superfície do solo. Quando os internódios começam a alongar-se, a planta entra num estágio rápido de crescimento vertical. O comprimento dos internódios reflete as condições ambientais do momento em que eles estavam se desenvolvendo. Uma condição de déficit hídrico, por exemplo, afeta diretamente o alongamento dos internódios, através da inibição do alongamento de células já diferenciadas. A competição por luz em plantios densos resulta em plantas maiores, com menor diâmetro de colmo e menor ganho de matéria seca. A esse tipo de comportamento das plantas dá-se o nome de interação cooperativa. Em outras palavras, nos plantios com altas densidades, as plantas mais baixas são capazes de alcançar as mais altas e então competir em igualdade de condições. Embora as plantas mais baixas alonguem mais rapidamente, a taxa de ganho de peso da matéria seca é menor e os caules ficam mais leves e menores em diâmetro, tornando-as susceptíveis ao tombamento e quebraimento. O colmo, além de suportar as folhas e partes florais, serve também como órgão de reserva (acumulando sacarose). O armazenamento se dá após o crescimento vegetativo e antes do início de enchimento de grãos, isto porque, antes dessa fase, todo carboidrato disponível é usado na formação de novas folhas e do próprio colmo. O armazenamento ocorre porque a fotossíntese não diminui; portanto, os carboidratos têm que alojar-se (armazenar) em algum órgão da planta, nesse caso o colmo. Experimentos com remoção de folhas mostram que o colmo diminui em peso e a espiga continua o seu enchimento normal. Isso demonstra claramente que há uma translocação do colmo para os grãos. Pesquisas em que houve remoção de folhas e envolvimento do colmo com papel alumínio

revelaram que a espiga continuou o seu enchimento, confirmando uma vez mais a translocação de fotoassimilados. O nível de carboidratos acumulados no colmo pode fornecer informações úteis acerca do fator limitante no rendimento (fonte e/ou dreno). Caso o tamanho do dreno (espiga) seja limitante, os carboidratos se acumulam no colmo durante o período ativo de enchimento de grãos; nesse caso, a fonte supridora de fotoassimilados excede a utilização pelo dreno. De igual forma, onde a fonte for limitante, teores de carboidratos no colmo diminuem, uma vez que a utilização pelo dreno excede o suprimento pela fonte.

PERFILHOS

Todas as gemas laterais são morfológicamente idênticas no início de desenvolvimento da plântula e possuem potencial para formar perfilhos. No entanto, são geralmente mantidas em "dormência", através do fenômeno da dominância apical. A quebra dessa dominância pode provocar o perfilhamento. Outras variáveis envolvidas na capacidade de estimular o perfilho são: tipo de cultivar e densidade de plantio. Com relação às cultivares, algumas formam perfilhos que funcionam como um colmo normal semelhante ao original e podem inclusive produzir espigas, enquanto que em outros materiais os perfilhos raramente produzem uma espiga normal, porém freqüentemente possuem o chamado "tassel seeds", que são sementes produzidas no pendão. Dentro de um mesmo genótipo, o número de perfilhos que completam o seu desenvolvimento e se aproximam em tamanho do caule original é relacionado inversamente com a densidade de plantio; quanto mais denso, menor a possibilidade de desenvolver perfilhos. A formação de perfilhos pode surgir também pela quebra da dominância apical. Esta pode acontecer através de um dano físico- destruição do meristema apical por insetos, por exemplo-, ou através de distúrbios do balanço hormonal, que podem ser causados por elevadas temperaturas ou seca acentuada. Os perfilhos são, em geral, indesejáveis, embora exista pouca evidência de que eles realmente diminuam o rendimento. Os resultados existentes, relacionando perfilhos e produção de grãos, são inconclusivos. Atualmente, o interesse pelo perfilhamento reduziu, uma vez que têm sido usadas altas densidades de plantio, que inibem o desenvolvimento de perfilhos. Do ponto de vista prático, os grãos produzidos no pendão ("tassel seeds") são geralmente perdidos, principalmente pela falta de proteção proporcionada pela palha, expondo-os ao ataque de pássaros e insetos.

Existem raças de milhos, tais como Tuxpeño e Conico, que freqüentemente possuem de um a oito grandes perfilhos. Nessas plantas, o número de perfilhos é dependente do espaçamento, da fertilidade, da umidade e de outros fatores ambientais. Esses perfilhos produzem espigas praticamente iguais em

aparência àquelas do caule principal e também são semelhantes quanto à floração e à maturação.

INFLORESCÊNCIA

O milho é uma planta monóica (Figura 2), apresentando uma inflorescência masculina - pendão (Figura 3A) - e uma inflorescência feminina - espiga (Figura 3B). Com a emissão do pendão, o crescimento da parte aérea cessa e o da raiz se torna muito pequeno. O pendoamento antecede quatro a cinco dias o início do aparecimento da espiga. Devido à importância do estilo-estigma (cabelo) para a concretização da fecundação dos grãos, recomenda-se estar alerta com relação ao estado nutricional da planta, assim como uma constante vigilância, para evitar o dessecamento dos cabelos por déficit hídrico ou sua destruição, principalmente pela ocorrência de pragas. Quando a cultura do milho apresenta cerca de 75% das espigas com os cabelos visíveis, diz-se que o espigamento está completo.

FLORESCIMENTO

Normalmente ocorre cerca de 50 a 100 dias após o plantio, mas pode demorar até dez meses. O tempo necessário para o florescimento é afetado principalmente pela temperatura e não pela atividade fotossintética. Há uma independência entre fotossíntese e ritmo de desenvolvimento da inflorescência; isto devido à fotossíntese ser governada somente pela temperatura da folha durante as horas do dia, enquanto que a taxa de desenvolvimento é função da temperatura durante o dia e a noite. A temperatura, portanto, é muito importante no desenvolvimento do milho, sendo que o ideal é ter temperaturas em torno de 30 a 33°C durante o dia e noites amenas. A temperatura noturna é importante porque é principalmente à noite que ocorre o crescimento. Dias quentes e noites também quentes não são favoráveis, pois aceleram demais o ciclo e o milho perde em rendimento, isto é, perde na respiração, usando como substrato os carboidratos acumulados durante o dia, com a fotossíntese. Noites e dias frios aumentam demais o ciclo, sem vantagens para o rendimento final. Condições ideais geralmente são encontradas nas regiões ecológicas de altitudes elevadas. Tais regiões também têm alta radiação incidente, o que, sem dúvida, muito contribui para altos rendimentos.

POLINIZAÇÃO

A deiscência e a dispersão dos grãos de pólen usualmente ocorrem dois a três dias antes da emissão dos estilo-estigmas, caracterizando a natureza

protândrica da quase totalidade das cultivares de milho, que favorece o mecanismo de polinização cruzada. Tal período de dispersão pode-se estender até o 14º dia, embora períodos mais curtos (cinco a oito dias) sejam comumente constatados.

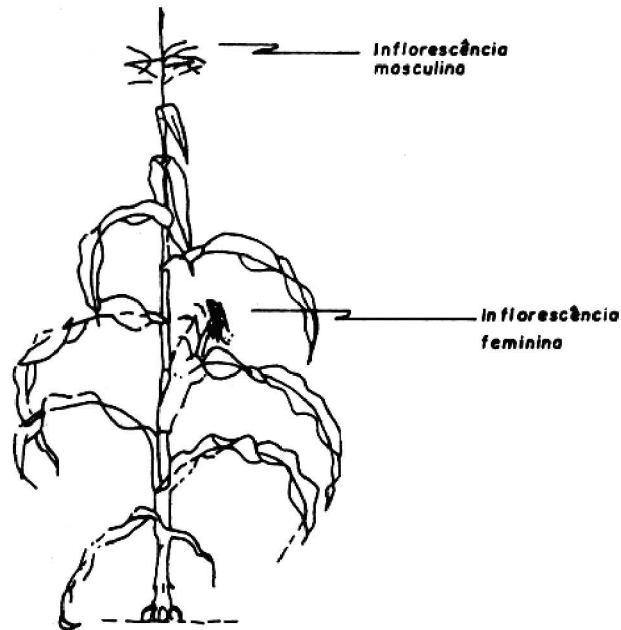


FIGURA 2. A planta de milho.
Fonte: Adaptado de Goodman e Smith (1987).

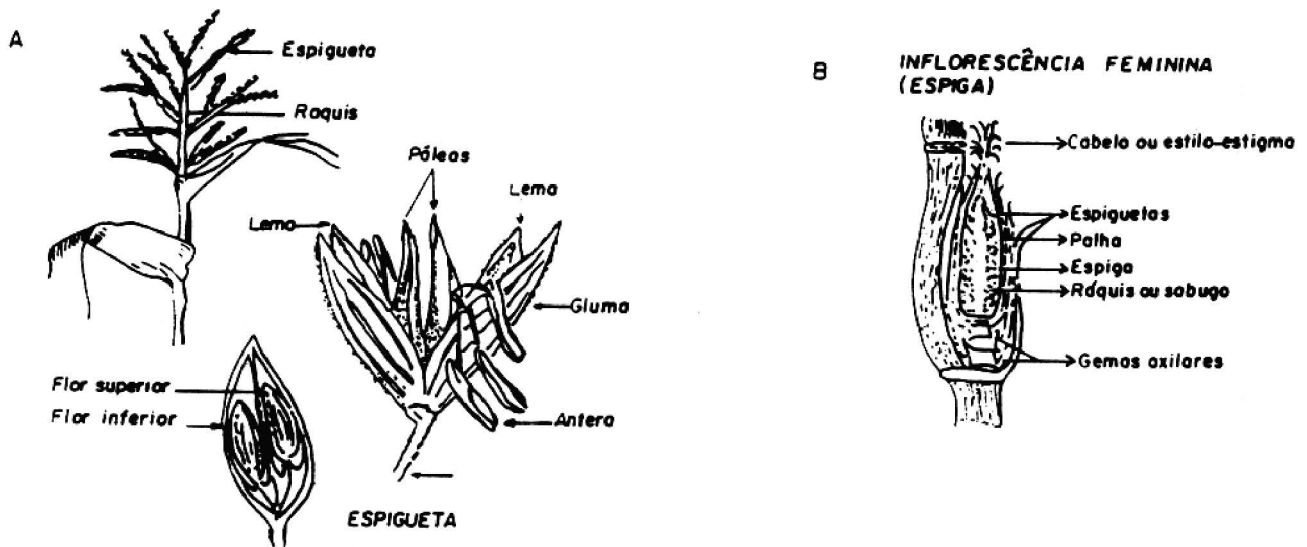


FIGURA 3. Inflorescências masculina (pendão) (A) e feminina (espiga) (B).
Fonte: Adaptado de Goodman e Smith (1987).

Uma planta libera, em média, dois a cinco milhões de grãos de pólen para fertilizar aproximadamente mil grãos por planta. Isto significa que existem cerca de 25.000 grãos de pólen produzidos para cada estigma (cabelo). O pólen é retido até que haja vento suficiente para carregá-lo. A liberação começa com o nascer do sol e dura cerca de quatro a cinco horas (depende da temperatura e umidade). Um mesmo pendão pode liberar pólen durante dois a catorze dias (o mais comum é de cinco a oito dias). O pólen pode ser carregado até a distância de 500 m e a viabilidade máxima é de cerca de 24 horas.

FERTILIZAÇÃO

O estabelecimento do contato direto entre o grão de pólen e os pêlos viscosos do estigma estimula a germinação do primeiro, dando origem a uma estrutura denominada de tubo polínico, que é responsável pela fecundação do óvulo inserido na espiga.

Os cabelos emergem por cerca de três a cinco dias e são receptivos imediatamente após a emergência, assim permanecendo por até catorze dias, em condições favoráveis. Portanto, há um tempo para que todos os cabelos sejam polinizados antes de o pendão parar de liberar o pólen. Apesar deste aspecto, o pólen raramente fertiliza o cabelo da própria planta. Cerca de 97% dos grãos são polinizados por outras plantas da lavoura (fecundação cruzada). O grão de pólen germina logo após o contato com o cabelo e a fertilização ocorre cerca de 12 a 36 horas depois. O tubo polínico chega a percorrer 25 cm. É importante destacar que há uma alta demanda de água e nutrientes nessa fase da floração/fertilização, devido à intensa atividade fisiológica a que a planta é submetida. Tempo seco nessa fase é muito prejudicial, porque o cabelo seca rapidamente e pode não conter umidade suficiente para suportar a germinação do pólen e o crescimento do tubo polínico até o ovário. Caso o cabelo não seja polinado, ele pode continuar a alongar por dez a quatorze dias e pode-se estender 30 a 40 cm além da bráctea (palha da espiga). Quando ocorre a fertilização, o cabelo pára de crescer, encolhe um pouco e se torna amarronzado. Durante a fertilização, o número de fileiras de grãos é determinado primeiro. Assim, o número máximo de grãos por fileira é fixado pelos grãos onde desenvolveu-se cabelo. Cada estilo-estigma (cabelo) é responsável pela fertilização de um grão na espiga. Déficit hídrico e deficiência de nutrientes nesse estágio, especialmente dez a catorze dias antes da emissão do cabelo, e a liberação do pólen podem diminuir sensivelmente o número de grãos. Logo após a fertilização, a espiga continua a crescer até que os grãos em

desenvolvimento atinjam o estágio de "bolhas d'água". Nesse estágio, a espiga atinge o seu comprimento e diâmetro máximos.

GRÃOS

A constituição morfológica das plantas e de seus frutos determina o potencial de produção da espécie. No milho, o interesse antropocêntrico reside principalmente na produção de grãos, para alimentação humana e animal.

O grão de milho é o fruto de uma semente, ou cariopse (Figura 4), característico das gramíneas (Família Gramineae, segundo Engler, e Família Poaceae, segundo Cronquist). O pericarpo (camada externa) é derivado da parede do ovário e pode ser incolor, vermelho, marrom ou variegado. A ponta do grão é a parte remanescente do tecido (pedicelo), que conecta o grão ao sabugo. Dentro do grão estão o endosperma e o embrião.

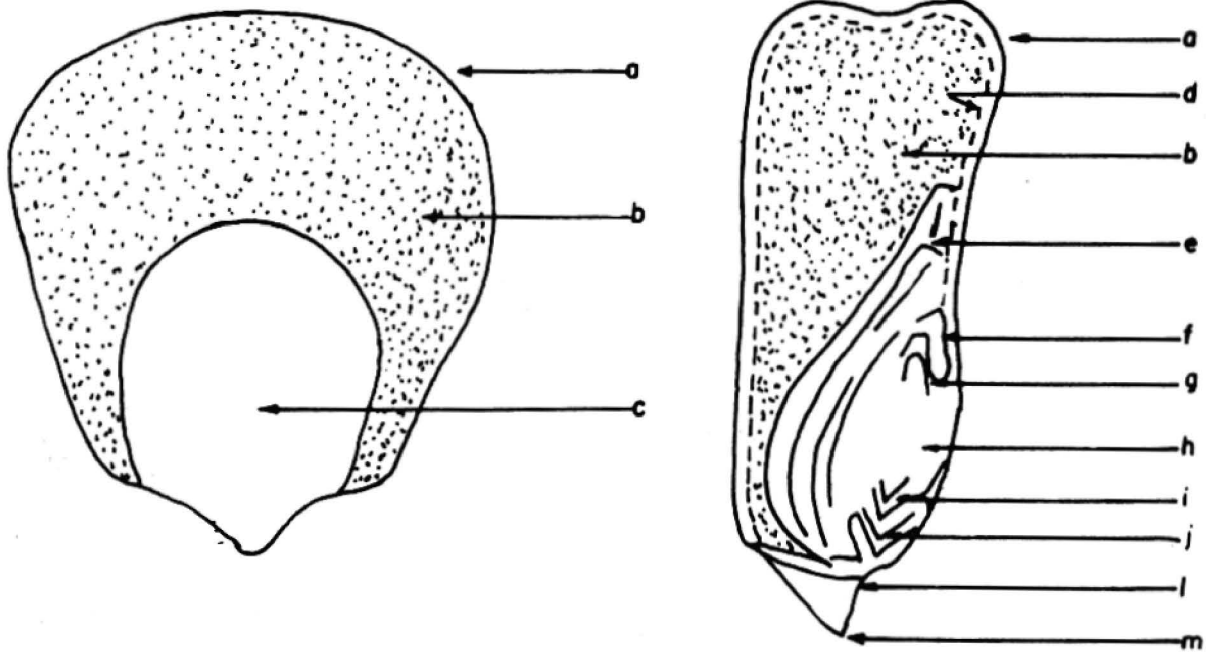
O endosperma é triploide, originado-se da fusão de dois núcleos femininos e um núcleo masculino. Com exceção da sua camada mais externa, constituída por uma (ou raramente algumas) camada de células de aleurona, o endosperma é constituído principalmente de amido.

Os embriões dos cereais não armazenam reservas durante o desenvolvimento da semente, a não ser uma pequena quantidade de lipídios no escutelo. Observa-se, entretanto, que as reservas de carboidratos são polimerizadas no endosperma na forma de amido e as reservas de proteínas, acumuladas nos corpos protéicos distribuídos em todo o endosperma. Em milho, a formação desses materiais de reserva, durante o desenvolvimento das sementes, tem sido bem estudada.

A concentração de açúcares atinge o máximo nesses tecidos um pouco antes do final da formação das células. O acúmulo de amido inicia-se às custas desses açúcares, alcançando o nível final em cerca de 46 dias. A proteína do endosperma aumenta durante o período de formação das células, mas representa uma segunda fase de acúmulo, em torno de 40 dias após a antese, que coincide com a deposição de proteína de reserva nos corpos protéicos. Há um decréscimo de RNA no endosperma durante o período de rápida síntese de amido e o RNA decresce no endosperma durante o período de secagem da semente (46 dias após a antese).

Estudos do sistema de incorporação de aminoácidos em proteínas têm mostrado que, inicialmente, o sistema mais ativo se encontra no endosperma em desenvolvimento, mas nos últimos estádios de formação da semente há diminuição dessa atividade no endosperma e o embrião torna-se o sistema mais ativo, quando se inicia a dessecação das sementes.

Uma vez fertilizado, não há segurança de que o grão crescerá normalmente, pois vários fatores poderão impedir um crescimento normal. A presença da camada preta na base do grão (sinal de maturidade fisiológica) mostra que ele foi fertilizado e é independente do seu estágio de crescimento (enchimento).



- a) pericarpo
- b) endosperma
- c) embrião

- d) aleurona
- e) escutelo
- f) coleóptilo
- g) plúmula
- h) raízes adventícias
- i) radícula
- j) coleorriza
- l) camada de abscisão
- m) pedúnculo

FIGURA 4. Estrutura do grão de milho

Fonte: Adaptado de Goodmn e Smith (1987).

Os vários tipos de milho (duro, dentado, farináceo, doce, ceroso, pipoca, QPM-"Quality Protein Maize") diferem em seu conteúdo de açúcar, teor e qualidade de proteína e também no tipo, forma e concentração dos grãos de amido. A composição média de um grão de milho dentado (com base no peso da matéria seca) é mostrada na Tabela 1.

TABELA 1. Composição média (%) de um grão de milho dentado, com base no peso da matéria seca.

Partes do grão	Peso total do grão	Amido	Proteína	Lipídio	Açúcar	Cinza
Endosperma	82,6	87,6	7,9	0,83	0,62	0,33
Embrião	11,1	8,0	18,3	33,5	10,5	10,6
Pericarpo	5,4	7,2	3,6	1,03	0,36	0,85
Ponta	0,8	5,3	9,1	3,8	1,61	1,59
Peso total do grão	100	73,5	9,0	4,3	1,9	1,5

Fonte: Glover e Mertz (1987).

PRODUTIVIDADE

A produtividade depende do número de grãos polinizados e desenvolvidos e da quantidade de fotoassimilados disponíveis (fotossíntese). Com relação ao número de grãos, ele é variável dentro e entre cultivares. O número de grãos potencialmente capazes de se desenvolverem em uma espiga é influenciado por fatores ambientais. Há evidência mostrando uma relação inversa entre número de filas de grãos por espiga e número de grãos viáveis por fila (número de grãos por espiga permanece praticamente o mesmo). A espiga apresenta sempre um número par de fileiras, e quanto maior a tendência à prolificidade (maior número de espigas por planta) menor o número de grãos por espiga. Se uma planta tem só uma espiga, os grãos polinizados que não se desenvolveram serão encontrados na ponta da espiga.

Os primeiros dias após a fertilização constituem um período bastante crítico. Se proteínas ou açúcares estão limitantes devido à seca, deficiência nutricional, tempo muito nublado ou sombreamento oriundo de altas populações, os grãos na parte superior da espiga abortam e, apesar de fertilizados, não desenvolvem. Pesquisas têm mostrado que 90% de sombreamento por três dias

diminui o rendimento em cerca de 70%. Em plantas com duas espigas, a superior apresenta maior número de grãos desenvolvidos, devido ao fato de haver uma hierarquia e preferência na formação desses grãos. Assim, numa planta com duas espigas, a diminuição da fotossíntese (com remoção de folhas, por exemplo) diminuirá o número de grãos da espiga inferior. Um grão polinizado pode não se desenvolver (acumular matéria seca) ou seu desenvolvimento pode ser bloqueado a meio caminho, originando um grão pequeno. O aparecimento de grãos enrugados na porção superior da espiga pode ser devido a: deficiência severa de água, destruição das folhas ou deficiência nutricional. Em resumo, pode-se dizer que o potencial genético para produtividade pode ser diminuído em vários estádios de desenvolvimento.

ENCHIMENTO DO GRÃO

Em média, o desenvolvimento do grão se completa cerca de 50 a 55 dias após a fertilização. Esse período pode variar entre cultivares e dentro de uma mesma cultivar; logicamente os fatores ambientais também induzem pequenas variações. Uma curva típica de acumulação de matéria seca do grão é representada na Figura 5.

Há um interesse acentuado em desenvolver cultivares que tenham a capacidade de aumentar a fase linear da curva que corresponde ao período efetivo de enchimento do grão. A relação fonte-dreno da planta pode determinar a duração desse período, ou seja, a quantidade de fotoassimilados disponíveis (fonte) e a capacidade da espiga (dreno) em acomodar esses fotoassimilados. Portanto, os parâmetros limitantes responsáveis pelo crescimento dos grãos podem ser agrupados em: a) ritmo de enchimento; b) tempo de enchimento; c) capacidade do grão. A exportação de assimilados a partir das folhas (fonte) é controlada por diversos processos estruturais e bioquímicos interrelacionados, incluindo: taxa fotossintética, partição dos produtos iniciais da fotossíntese entre sacarose e amido, taxa de síntese de sacarose, demanda respiratória, compartimentação inter e intracelular da sacarose, transferência de sacarose entre os vários tipos de células e sua acumulação no interior do floema.

O descarregamento do floema ocorre através de diversas vias e mecanismos, em diferentes tipos de dreno. Em sistemas vegetativos (folhas e raízes) predomina uma via simplástica. Nesse caso, o movimento é promovido pelo metabolismo ou pela compartimentação dos assimilados.

Em drenos reprodutivos, a ausência de continuidade do simplasto entre os tecidos maternal e embriônico obriga o assimilado a entrar no apoplasto. Dependendo do tipo de dreno, a entrada subsequente para o interior do embrião

pode ocorrer através de um carregador específico para a sacarose, ou um carregador para hexose, seguida da hidrólise da sacarose pela invertase. Existem diversos níveis de controle do processo de descarregamento, incluindo metabolismo, compartimentação, ação hormonal e a influência da turgescência na liberação do assimilado pelo floema e sua recuperação pelas células do dreno.

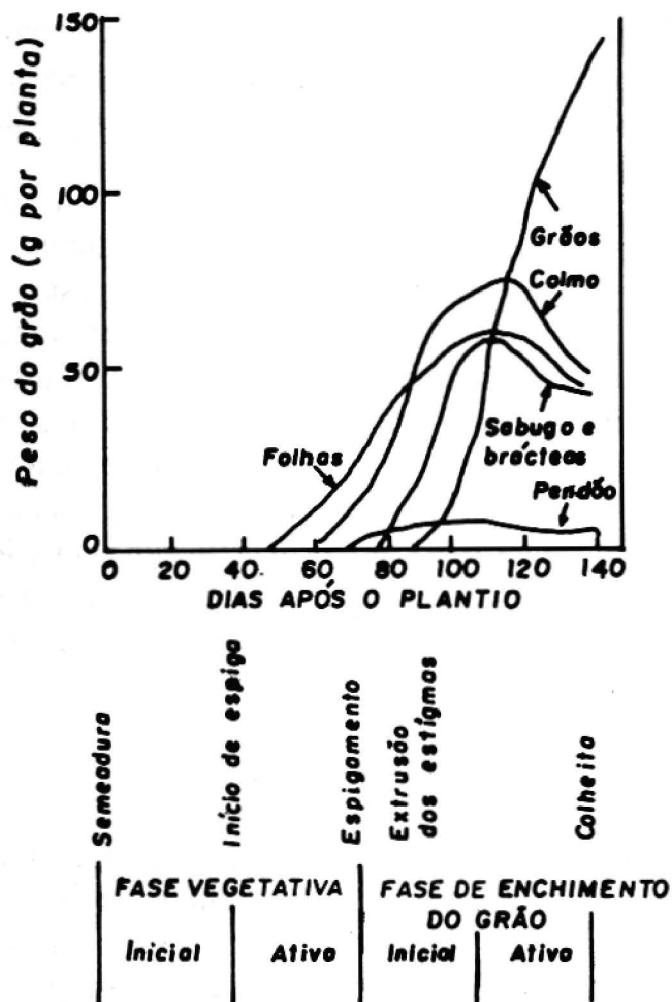


FIGURA 5. Processo de crescimento do milho.
 Fonte: Tanaka e Yamaguchi (1972).

Tem-se verificado que a alocação e a partição de assimilados entre as porções da planta de produtividade útil e de produtividade biológica, excluída a anterior, são flexíveis e estão sob controle genético. Alterações na partição obtidas pelo melhoramento genético têm levado a aumentos na produção. Os processos

limitantes que determinam os limites superiores de produção devem incluir o descarregamento do floema e o metabolismo das células do dreno.

Grande importância têm merecido os aspectos relativos ao controle exercido por células e tecidos nos modelos de alocação dos assimilados durante o desenvolvimento da planta e dos determinantes da taxa de crescimento e da dimensão do dreno. Características estruturais de vários drenos têm sido determinadas, mas os mecanismos envolvidos ainda não foram totalmente esclarecidos. Além disso, as análises quantitativas do carbono, do nitrogênio e da economia de água através da planta estão constantemente fornecendo subsídios para a eventual modelagem do processo de suprimento e utilização de assimilados durante o desenvolvimento vegetal.

Algumas pesquisas têm sugerido que deveriam ser desenvolvidos milhos precoces para o florescimento e que permanecessem durante um período tão longo quanto possível para o enchimento de grãos. Tal sugestão é feita devido à forte associação que existe entre este caráter e a produção de grãos. Variabilidade genética para este caráter foi encontrada em inúmeros estudos.

Existe, ainda, uma forte associação entre a fase vegetativa e a fase de enchimento de grãos. Resultados experimentais apontam que híbridos tardios possuem um período de enchimento de grãos mais prolongado que o de híbridos precoces. Muitos dos genes que causam incremento no período de enchimento de grãos também incrementam a fase vegetativa, mas como esta associação não é absoluta, é possível a obtenção de materiais com fase vegetativa reduzida e período prolongado de enchimento de grãos.

FOTOSSÍNTESE

Os aspectos fotoquímicos, fotofísicos e bioquímicos da fotossíntese já foram elucidados; entretanto, os aspectos genéticos ainda não foram totalmente esclarecidos. Pesquisas são necessárias envolvendo dois processos biológicos básicos: a) a expressão da informação genética; b) a regulação da fotossíntese. A investigação da natureza genética da fotossíntese possibilitará o entendimento dos mecanismos moleculares da auto-organização e auto-reprodução dos cloroplastos, sua herança e variabilidade e a sua atividade funcional. A regulação da eficiência fotossintética através da genética é um importante meio de aumentar a produtividade das culturas, uma vez que esta é baixa, em torno de 1%, na sua maioria.

Altas produtividades têm sido proporcionadas pelo aumento da área foliar, alterações na relação fitomassa e órgãos reprodutivos e por outras alterações morfofisiológicas. O desenvolvimento de métodos para regulação da fotossíntese e aumento da sua eficiência na utilização da energia solar é o mais importante meio

de obter altas produções. No entanto, a relação entre fotossíntese e produção é bastante complexa, e por vezes contraditória. Isto se deve ao fato de que diversos fatores podem estar envolvidos, entre os quais pode-se citar a abertura estomática e a condutância de CO_2 no interior das células do mesofilo, idade e localização das folhas, deficiência hídrica e comportamentos diferentes em plantas, tipo de via para fixação do carbono (C_3 , C_4 ou intermediária), ou concentração de nitrogênio nas folhas.

Grande parte da matéria seca do milho (90%) provém da fixação de CO_2 pelo processo da fotossíntese. O milho é uma planta de metabolismo C_4 , que apresenta alta eficiência na utilização de luz e CO_2 (Figura 6). Portanto, uma das causas da queda de produtividade do milho é a deficiência de luz em períodos críticos do desenvolvimento, como, por exemplo, enchimento de grãos.

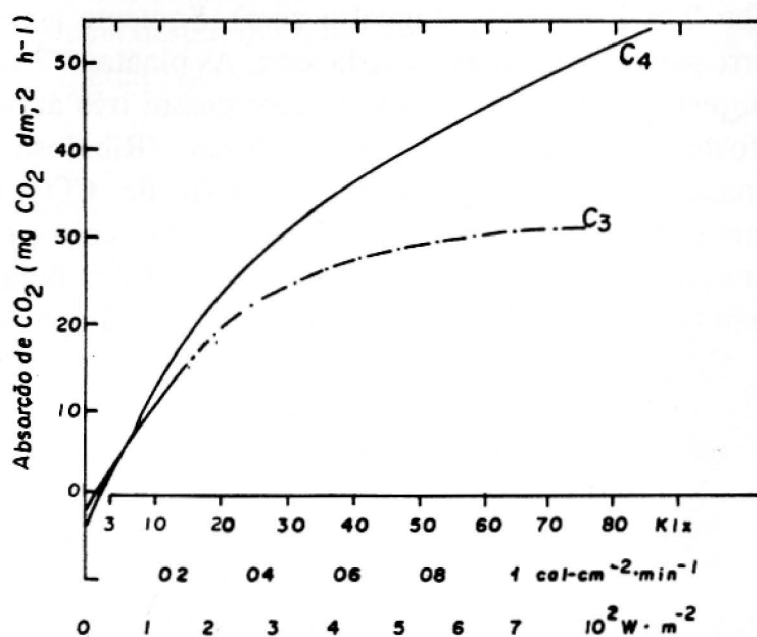


FIGURA 6. Fotossíntese líquida em plantas C_4 e C_3 sob diferentes intensidades luminosas.

Fonte: Adaptado de Larcher (1986).

Deve-se ressaltar, no entanto, que, apesar da eficiência das plantas C_4 , existem duas características da planta de milho que diminuem o potencial de eficiência das folhas. A mais limitante é o hábito de crescimento, que proporciona um auto-sombreamento das folhas inferiores. A outra é a presença do pendão, o qual fica inativo logo após a fertilização, mas que chega a sombrear as plantas em até 19%, dependendo da cultivar. Para se estabelecer uma cultura eficiente no campo, aproveitando ao máximo a energia radiante, atenção é requerida tanto na

densidade de plantio quanto na própria distribuição de plantas sobre a superfície, a qual é afetada pelo genótipo envolvido. Materiais com menor área foliar por planta requerem mais plantas por hectare, enquanto que plantas mais baixas requerem fileiras mais estreitas que plantas mais altas, para uma eficiente interceptação da luz. Uma boa densidade populacional de planta (estande) representa um fator de rendimento, pois é a partir daí que se vai ter uma cultura com sucesso. O ideal é um plantio adequado para a obtenção de um estande final, na colheita, de 40 a 60 mil plantas/ha.

O conteúdo de CO_2 na atmosfera, 0,03% (300ppm), é limitante; daí cresce a necessidade de as plantas de milho se tornarem eficientes na fixação desse gás. O ponto de compensação do CO_2 é diferente para plantas C3 e C4. No milho (C4) é de 5 a 10 ppm, enquanto que no feijão (C3) é de 30 a 70 ppm. Ressalta-se que ponto de compensação é a intensidade de luz na qual fotossíntese equilibra com a respiração (ganho líquido de CO_2 é igual a zero). Somente acima do ponto de compensação ocorre ganho de peso de matéria seca. As plantas C3 são aquelas cujo primeiro composto estável formado na fotossíntese possui três átomos de carbono (3PGA, ácido fosfoglicérico). A enzima Rubisco (Ribulose 1,5 difosfato carboxilase/oxigenase) é a responsável pela fixação de CO_2 em compostos orgânicos em plantas C3. Já as plantas C4 são aquelas cujo primeiro produto estável formado na fotossíntese possui quatro átomos de carbono (OAA, ácido oxaloacético). Tanto C3 quanto C4 utilizam a rota C3. O importante é que, nas plantas C4, a rota C3 é precedida por passos adicionais, no quais há uma fixação preliminar de CO_2 através da enzima PEP-case (fosfoenol-piruvato carboxilase). Esta enzima, responsável pela fixação do CO_2 em plantas C4, é cerca de 100 vezes mais eficiente que a Rubisco.

Estudos com fixação do CO_2 em plantas tropicais (C4) revelaram o propósito da rota C4 (Figura 7). Plantas tropicais devem evitar perda excessiva de água por transpiração, o que conseguem fechando os estômatos, porém isto reduz o fluxo de CO_2 da atmosfera nas células das bainhas vasculares, causando uma diminuição na concentração de CO_2 . Conseqüentemente, a atividade da enzima Rubisco fica prejudicada. No entanto, as reações da PEP-case no mesófilo foliar têm uma afinidade muito mais alta por CO_2 e, assim, fixa CO_2 mais eficientemente. Esta reação serve para fixar e concentrar CO_2 na forma de oxaloacetato. Outra razão que limita a eficiência das plantas C3 com relação às de ciclo C4 é a fotorrespiração, que usa o O_2 produzido e destina menos carbono aos produtos finais, aparentando ser um processo de desperdício. Fotorrespiração inibe a formação líquida de fitomassa por plantas C3 em até 50%. Plantas de metabolismo C3 perdem 20 a 25% do carbono fixado devido à fotorrespiração, enquanto que as plantas com fotossíntese C4 não mostram liberação mensurável de CO_2 à luz. Fotossíntese líquida das plantas C4, como o milho, assume valores de

50 a 70 mg CO₂/dm² de folha/h, enquanto as plantas C3 fixam CO₂ a taxas muito mais baixas (15 a 35 mg CO₂/dm²/h).

BALANÇO HÍDRICO

A absorção, o transporte e a conseqüente transpiração de água pelas plantas são consequência da demanda evaporativa da atmosfera (evapotranspiração potencial), resistência estomática e difusão de vapor, água disponível no solo e densidade de raízes.

A planta absorve água do solo para atender às suas necessidades fisiológicas e, com isto, suprir a sua necessidade em nutrientes, que são transportados junto com esse fluxo de massa. Do total de água absorvida pela planta, uma quantidade bem reduzida (cerca de 1%) é retida pela mesma. Embora possa-se pensar que há desperdício, na verdade isto não ocorre, pois é pelo processo da transpiração (perda de calor latente) que os vegetais controlam a sua temperatura.

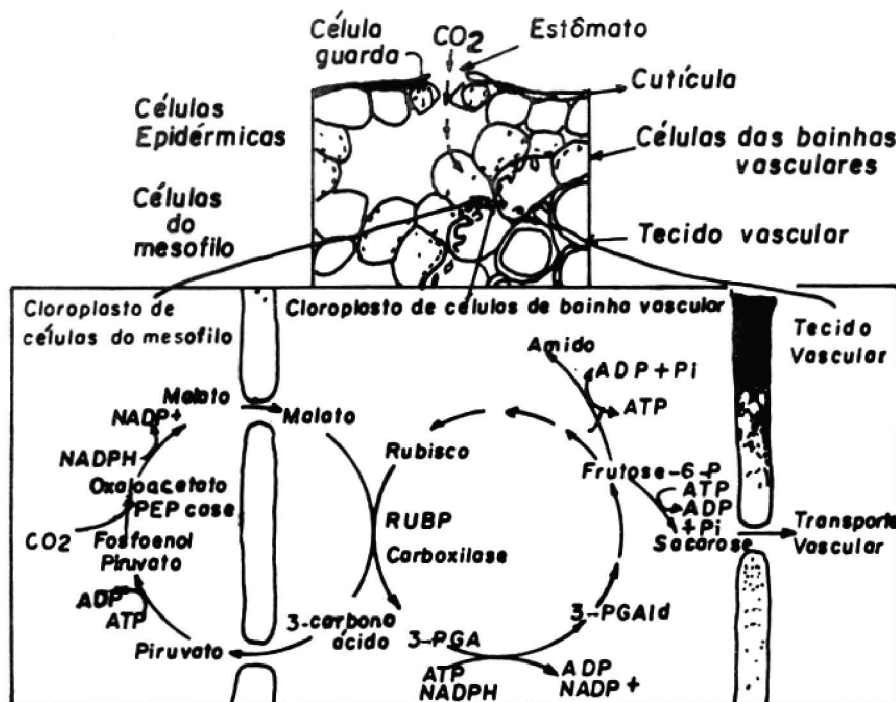


FIGURA 7. Anatomia foliar de planta C4 e um esquema simplificado dos elementos bioquímicos-chave da fotossíntese C4.

Fonte: Adaptado de Hatch e Slack (1966).

As restrições causadas pela baixa disponibilidade de água do solo ou pela alta demanda evaporativa acionam certos mecanismos fisiológicos que permitem aos vegetais escapar ou tolerar essas limitações climáticas, modificando seu crescimento e desenvolvimento, e até mesmo atenuando as reduções na produção final.

Dentre os mecanismos que podem contribuir para a resistência à seca, e que têm sido considerados em programas de melhoramento genético, apontam-se: a) sistema radicular extenso ou maior relação raiz/parte aérea; b) pequeno tamanho de células; c) cutícula foliar (espessura, cerosidade); d) mudanças no ângulo foliar; e) comportamento e frequência estomática; f) acúmulo de metabólito intermediário; g) ajuste osmótico; h) resistência à desidratação das células.

O milho é cultivado em regiões cuja precipitação varia de 300 a 5.000 mm, sendo que a quantidade de água consumida por uma planta de milho durante o seu ciclo está em torno de 600 mm. Dois dias de estresse hídrico no florescimento diminuem o rendimento em mais de 20%, quatro a oito dias diminuem em mais de 50%. O efeito da falta de água, associado à produção de grãos, é particularmente importante em três estádios de desenvolvimento da planta: a) iniciação floral e desenvolvimento da inflorescência, quando o número potencial de grãos é determinado; b) período de fertilização, quando o potencial de produção é fixado; nesta fase, a presença da água também é importante para evitar a desidratação do grão de pólen e garantir o desenvolvimento e a penetração do tubo polínico; c) enchimento de grãos, quando ocorre o aumento na deposição de matéria seca, o qual está intimamente relacionado à fotossíntese, desde que o estresse vai resultar na menor produção de carboidratos, o que implicaria menor volume de matéria seca nos grãos. Portanto, a importância da água está relacionada também com a fotossíntese, uma vez que o efeito do déficit hídrico sobre o crescimento das plantas implica menor disponibilidade de CO_2 para fotossíntese e limitação dos processos de alongação celular.

A falta de água é sempre acompanhada por interferência nos processos de síntese de RNA e proteína, caracterizada por um aumento aparente na quantidade de aminoácidos livres como a prolina. A manutenção da pressão de turgescência celular através do acúmulo de solutos (ajustamento osmótico) é um mecanismo de adaptação das plantas para seu crescimento ou sobrevivência em períodos de estresse de água. Apesar do alto requerimento de água pela planta de milho, ela é eficiente no seu uso para conversão de matéria seca.

O ENFOQUE EPIGENÉTICO NO DESENVOLVIMENTO DE CULTIVARES DE MILHO

O programa de desenvolvimento de cultivares de milho deve ser focado de forma interdisciplinar, objetiva, contínua e com procedimentos científicos e tecnológicos adequados.

A possibilidade de aplicação de critérios fisiológicos, bioquímicos e moleculares para a identificação da potencialidade de genótipos superiores está associada com o estabelecimento de uma estratégia de seleção que visa prever diferenças no rendimento. O princípio básico dessa estratégia é que genética está associada aos aspectos fisiológicos, bioquímicos e moleculares relacionados com a ação dos genes (epigenética). Neste enfoque, as características genéticas quantitativas referentes à quantidade e estabilidade de rendimento requerem a compreensão de alguns fatores básicos e princípios metodológicos, a saber:

- a) a ação dos genes depende das interações genótipo-ambiente;
- b) os rendimentos podem ser aumentados apenas tomando em conta a interação fonte-dreno de assimilados fotossintéticos em todas as fases da ontogênese;
- c) é necessário criar cultivares que combinem alta produtividade com rendimentos estáveis.

A utilização dos conhecimentos de genética quantitativa revolucionou a indústria agrícola no início deste século, através do desenvolvimento de híbridos de milho. A integração de conhecimentos de física, biofísica, bioquímica e genética resultou, entre outros avanços, na descoberta do DNA como material básico constituinte dos genes, que culminou no desenvolvimento da biologia molecular.

Recentemente, os métodos rotineiros de clonagem, seqüenciamento, avaliação da expressão gênica e de análise estatística e computacional têm-se tornado ferramentas poderosas no avanço do conhecimento da genética molecular. Por exemplo, técnicas moleculares baseadas em fragmentos de DNA ou isoenzimas possibilitaram o uso de marcadores moleculares em áreas básicas da genética vegetal ou em programas de melhoramento genético. O uso de marcadores moleculares no melhoramento de plantas promete revolucionar o entendimento e a manipulação de caracteres quantitativos. O enfoque teórico é que esses marcadores possam ser utilizados para caracterizar o genótipo de um indivíduo a partir de amostras de células ou de tecidos, em qualquer estágio de desenvolvimento da planta, independente do efeito ambiental.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDRICH, S.R.; SCOTT, W.O.; LENG, E.R. **Modern corn production**. 2.ed. Champaign, IL: A & L Publication, 1982. 371 p.
- BONNET, O.T. The inflorescences of maize. *Science*, V.120, p.77-87. 1954.
- DELVIN, R.M. Water relations. In: **Plant physiology**. 3 ed. New York: D.van Mostrand, 1975. p.43-86.
- DUNCAN, W.G. Maize. In: EVANS, L.T. ed. **Crop physiology**. Cambridge Univ. Press, 1975. p. 23-50
- DURÃES, F.O.M.; MAGALHAES, P.C.; OLIVEIRA, A.C.; FANCELLI, A.L.; COSTA, J.D. Partição de fitomassa e limitações do rendimento de milho (*Zea mays* L.) relacionadas com a fonte-dreno. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 4., Fortaleza, CE, 1993. **Resumos**. Fortaleza, SBFV;UFCe, 1993. p. 90-91, e, (**Revista Brasileira Fisiologia Vegetal**, v.5 n.1,)p.90, 1993. Resumo.
- FERRI, M.G.; REICHART, K. Água. In: FERRI, M.G. **Fisiologia vegetal**, 1. São Paulo: E.P.V./ EDUSP, 1984. p. 347-385
- GLOVER, D.V.; MERTZ, E.T. Corn. In: OLSON, R.A.; FREY, K.L. eds. **Nutritional quality of cereal grains**. Madison: American Society of Agronomy, 1987. pp.183-336.
- GOODMAN, M.M.; SMITH, J.S.C. Botânica. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. **Melhoramento e produção de milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1, p.41-78.
- HATCH, M.D.; SLACK, C.R. **Biochemistry Journal** v. 101, p.103-111, 1966.
- LARCHER W, **Ecofisiologia vegetal**. São Paulo: EPU, 1986. 319 p.
- MAGALHÃES, A.C.N.; DA SILVA, W.J. Determinantes genético fisiológicos da produtividade do milho. In: PATERNIANI, E. **Melhoramento da produção de milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.2, p. 413-450.
- MAGALHÃES, P.C.; JONES, R. Aumento de fotoassimilados sobre os teores de carboidratos e nitrogênio em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.25, n.12, p.1755-1761, 1990.
- MAGALHÃES, P.C.; JONES, R. Aumento de fotoassimilados na taxa de crescimento e peso final dos grãos de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília v.25, n.12 p.1747-1754, 1990.

- MANGELSDORF, P.C. **Corn: its origin, evolution and improvement** Cambridge: Harvard Univ. Press, 1974. 262 p.
- SALISBURY, F.B., ROSS, C.W. The Photosynthesis-transpiration compromise. In: CAREY, J.C. ed. **Plant physiology**, 2 ed. Belmont, California: Wadsworth Publishing Company, 1982. p. 32-46.
- TANAKA, A.; YAMAGUCHI, J. Dry matter production, yield components and grain yield of the maize plant. **Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido**, v.57, p. 71-132, 1972.
- TING, I.T. Gas exchange and stomatal physiology. In: FUNSTON, J. ed. **Plant physiology**. Univ. of California Riverside. Addison-Wesley, 1982. p. 101-124.
- TRANSPIRAÇÃO. In: KLAR, S.R. **A água no sistema solo-planta-atmosfera**. São Paulo: Nobel, 1984. p. 347-385.

