

EFEITOS DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA SOBRE O CRESCIMENTO E A ACUMULAÇÃO DE CARBOIDRATOS SOLÚVEIS DE MILHO¹

ROBERTO O.P. ROSSIELLO², MANLIO, S. FERNANDES³ e
JOÃO P.O. FLORES⁴

RESUMO - Os efeitos da dessecação progressiva do solo sobre o conteúdo hídrico relativo (C.H.R.), a área foliar, a taxa de crescimento relativa (T.C.R.), a taxa de assimilação líquida (T.A.L.) e o nível de carboidratos solúveis em milho (*Zea mays* L.) foram estudados em condições de casa de vegetação. A dessecação progressiva do solo reduziu os índices de acumulação de matéria seca total e a T.A.L. O nível de carboidratos solúveis aumentou sensivelmente com quedas do C.H.R. da ordem de 7%, e correlacionou-se negativamente com a T.C.R. A matéria seca total das plantas submetidas a deficiência hídrica, não variou significativamente durante o período de dessecação do solo (cinco dias). Isto deveu-se ao fato de que a uma queda na matéria seca total da parte aérea correspondeu um incremento no peso seco da raiz. Em vista da queda da T.A.L., é possível que a translocação de carboidratos, previamente acumulados na parte aérea, tenha servido para sustentar o incremento em matéria seca de raiz. Sugere-se a necessidade de mais estudos sobre as relações entre acumulação de carboidratos, consumo respiratório e translocação sob condições de deficiência hídrica.

Termos para indexação: taxa de crescimento relativa, área foliar, taxa de assimilação líquida.

EFFECTS OF WATER STRESS ON THE ACCUMULATION OF SOLUBLE CARBOHYDRATES AND GROWTH PATTERNS OF CORN

ABSTRACT - The effects of progressive soil desiccation on the relative water content (RWC), leaf area, relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR) and levels of soluble carbohydrates in corn (*Zea mays* L.) were studied under greenhouse conditions. Progressive soil desiccation reduced dry matter accumulation and NAR. Soluble carbohydrate levels increased sharply with a 7% RWC decrease. There was a negative relationship between soluble carbohydrates and RGR. The total dry matter accumulation of plants under stress did not change significantly during the period (five days) because the reduction in dry matter of the tops was compensated by an increase in dry matter of the roots. As there was a fall in NAR, it appears that a translocation to the roots of soluble carbohydrates previously accumulated in the tops occurred, which was responsible for the increase in dry matter of the roots. It was stressed the need for a better understanding of the relationships between carbohydrates accumulation, translocation and respiratory ratios under conditions of water stress.

Index terms: relative growth rate, net assimilation rate, leaf area.

INTRODUÇÃO

O milho (*Zea mays* L.) é particularmente sensível à deficiência hídrica na fase de floração (Denmead & Shaw 1960). Durante o crescimento vegetativo, uma seca moderada pode acarretar perdas em rendimento final da ordem de 25% (Denmead & Shaw 1960). Em milho, como em outros cereais,

um dos processos mais sensíveis ao déficit hídrico é a expansão foliar (Hsiao 1973, Boyer 1976). Quando o dessecação é muito severo, a fotossíntese pode ser tão afetada, que a fixação líquida de CO₂ pode cessar completamente (Boyer 1976). Uma resposta comumente observada em plantas submetidas a diversos tipos de estresse ambiental é a acumulação de carboidratos solúveis (Levitt 1972, Hsiao 1973). A relação entre acumulação de carboidratos e padrões de crescimento sob deficiência hídrica não tem sido extensivamente estudada. Quando se examina este aspecto, na maioria dos casos usam-se meios artificiais, nos quais um certo nível prefixado de deficiência hídrica é induzido por diversos agentes osmóticos (Levitt 1972), ou se estudam as respostas em tecidos ou organelas isolados (Hsiao 1973). Contudo,

- 1 Aceito para publicação em 17 de março de 1981. Contribuição do Departamento de Solos, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. CEP 23.460 - Seropédica, RJ.
- 2 Eng.^o Agr.^o, M.Sc., Professor Assistente do Departamento de Solos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ), km 47, Antiga Rodovia Rio/São Paulo, CEP 23.460 - Seropédica, RJ.
- 3 Eng.^o Agr.^o, Ph.D., UFRRJ, Seropédica, RJ.
- 4 Monitor, UFRRJ.

vários trabalhos (Levitt 1972) têm destacado as dificuldades envolvidas na extrapolação de dados baseados nessa metodologia, pois, na maioria das vezes, é difícil decidir se os efeitos observados nas plantas se ligam ao nível de deficiência hídrica induzido pelo agente osmótico utilizado ou à própria natureza química do soluto. Neste trabalho, estudam-se as relações entre crescimento, área foliar e teor de carboidratos solúveis de milho, em resposta a um ciclo de dessecação progressiva do solo, sob condições de demanda evapotranspirativa variável. Em particular, objetivou-se:

1. Determinar o grau de sensibilidade desses parâmetros como indicadores de deficiência hídrica;

2. Determinar se as possíveis diferenças em teor de carboidratos solúveis podem ser relacionadas aos padrões de crescimento e assimilação líquida.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação, durante os meses de setembro e outubro de 1978. Usou-se um solo da série Itaguaí (Typic Hapludult). Valores de retenção de umidade, para a fração terra fina, foram previamente determinados por Jaccoud & Castro (1976). O solo (TFSA) foi acondicionado em potes de plástico ($2 \times 10^3 \text{ cm}^3$ solo/pote) a uma densidade média de $1,15 \text{ g.cm}^{-3}$. Antes do plantio, o solo foi suplementado com 80 ppm de N, na forma de NaNO_3 , 60 ppm de K e 50 ppm de P, ambos na forma de KH_2PO_4 . Micronutrientes foram aplicados junto com a água de irrigação, nas concentrações descritas por Fernandes (1974). Três variedades de milho, Centralmex, Piranão e IPEACS III foram semeadas a uma densidade de quatro sementes por pote. Cinco dias após a emergência, foi feito um desbaste, deixando-se duas plantas por pote. Vinte e cinco dias após a emergência, as plantas foram submetidas a 0, 1, 2, 3 ou 4 dias de deficiência hídrica, por supressão da irrigação diária.

A intensidade da restrição hídrica imposta foi avaliada, em forma direta, através da medição diária do Conteúdo Hídrico Relativo (C.H.R.) na segunda folha totalmente desenvolvida a partir do ápice. A sistemática de determinação foi a descrita por Barrs & Weatherley (1962), com modificações menores. Discos foliares (10/folha) de 7,0 mm de diâmetro foram tomados de uma mesma metade da lâmina foliar. O tempo de imersão dos discos em água deionizada foi de três horas, e, durante este período, foram mantidos na escuridade. Adicionalmente, a intensidade da deficiência hídrica imposta foi avaliada, indiretamente, através da medição diária da radiação incidente, temperatura média do ar e umidade relativa. A radiação diária foi calculada através da integração de

cinco leituras (às 9, 11, 14, 16 e 17 horas), feitas com um radiômetro Li-Cor, modelo Li-185. O valor obtido em cada hora de leitura era a média de doze registros, tomados ao acaso, ao nível do ápice das plantas. Os valores são dados em $\text{cal.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$. Registros diários de umidade relativa ($\pm 2\%$) e temperatura do ar ($\pm 1\%$) foram obtidos com um termo-higrógrafo. As técnicas de preparação do extrato foliar foram as mesmas descritas por Fernandes (1974), usando-se um grama de tecido foliar. O teor de carboidrato solúvel foi analisado colorimetricamente (Yem & Willis 1954). A área foliar foi determinada por técnica de correlação estatística (Pearce et al. 1975). Após a separação para determinação analítica, a parte aérea e as raízes foram destacadas do solo por lavagem repetida sob jato de água corrente. Ambas as partes foram secadas durante 48 horas, a 60°C , em estufa de circulação de ar. Com base nos valores de matéria seca total e área foliar, foram calculadas as Taxas de Crescimento Relativa (T.C.R.) e de Assimilação Líquida (T.A.L.), sobre uma base diária. Os cálculos foram feitos observando-se as restrições metodológicas discutidas por Radford (1967). Todas as determinações analíticas foram feitas em duplicado, e os tratamentos foram repetidos três vezes. Como o intuito deste trabalho era estudar a sensibilidade do crescimento e produção de carboidratos solúveis à deficiência hídrica, somente são discutidos os valores médios obtidos para as três variedades.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As condições ambientais observadas durante o período experimental são apresentadas na Tabela 1. Durante os dias 1 e 2 do período experimental, as condições ambientais médias dentro da casa de vegetação foram particularmente severas, com registros diários de radiação e temperatura média diurna acima da média do período anterior à supressão da irrigação. Isto foi acompanhado por uma queda da umidade relativa, com um conseqüente aumento do déficit de saturação do ar (Tabela 1). Cabe destacar que os valores registrados para radiação global dentro da casa de vegetação, corresponderam, no período estudado, a aproximadamente 40-50% daquela recebida fora da casa de vegetação, que era protegida por uma cobertura branca. Uma análise da distribuição horária da radiação incidente dentro da casa de vegetação, para o conjunto do período, indicou um máximo, às 12 h 40 min, de $0,55 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ ($2.200 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Este quadro ambiental determinou uma queda significativa em C.H.R. dentro do grupo de plantas irrigadas e acentuou os efeitos diretos da supressão da irrigação (Fig. 1).

TABELA 1. Condições ambientais médias durante os períodos de crescimento e experimental.

Parâmetro ambiental	Média para o período de crescimento	Período experimental (dias)				
		0	1	2	3	4
Radiação global ¹ (cal.cm ⁻² .dia ⁻¹)	172,3	139,2	229,0	380,9	191,4	155,0
Temperatura diurna (°C)	27,4	26,1	29,6	31,3	28,6	27,5
Umidade relativa do ar (%) (diurna)	72,7	77,4	67,3	64,7	75,9	78,1
Déficit de saturação (mm de Hg)	7,5	5,7	10,2	12,1	7,2	5,9

¹ Os valores de radiação global não são valores médios. Representam estimativas obtidas por integração de leituras instantâneas (ver Material e Métodos).

Houve diferenças significativas de produção de matéria seca total entre o grupo irrigado e o não irrigado (Tabela 2). No fim do período experimental, a matéria seca total do grupo irrigado diaria-

mente foi 24% superior à do grupo não irrigado. Dentro desse grupo (não irrigado), a matéria seca total não mudou significativamente dentro do período experimental (Tabela 2). Esse fato deveu-se a que a matéria seca da parte aérea decresceu no final do período, enquanto a matéria seca da raiz aumentou (embora esse aumento não atinja significação estatística, Tabela 2). Dentro das condições deste experimento, a deficiência hídrica tendeu a reduzir mais a acumulação de matéria seca na parte aérea do que nas raízes (36,4 e 12,6%, respectivamente, de redução, com respeito aos controles, no final do período).

Os efeitos sobre a área foliar são mostrados na Tabela 3. Como consequência das condições ambientais dominantes nos dias 1 e 2 (Tabela 1), as diferenças em área foliar, dentro do grupo irrigado somente se manifestaram a partir do dia 3. Um abaixamento da ordem de 6-7% em C.H.R. nos dois primeiros dias (Tabela 1), foi suficiente para suprimir a expansão foliar nas plantas irrigadas. Este resultado coincide com observações anteriores (Hsiao 1973, Boyer 1976), e indica a sensibilidade da expansão foliar a déficits hídricos relativamente moderados. Dentro do grupo de plantas não irrigado, a tendência da área foliar, como esperado, foi para diminuir. No último dia, a diferença com respeito ao controle diário foi de 37% (Tabela 3).

A análise de regressão mostrou que a taxa de assimilação líquida (T.A.L.) declinou linearmente

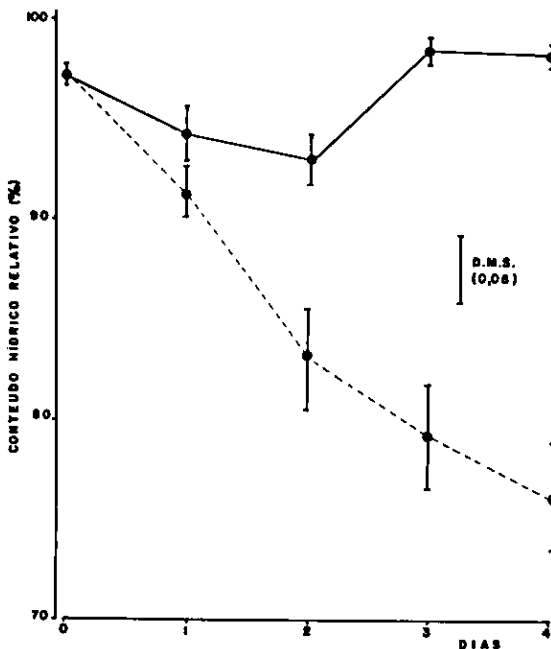


FIG. 1. Variação no Conteúdo Hídrico Relativo de folhas de milho, em resposta a quatro dias de dessecação do solo, por supressão da irrigação diária. Cada ponto representa a média de três variedades. As barras verticais são as estimativas dos erros padrão para cada valor médio. Linha inteira: potes irrigados. Linha pontilhada: potes não irrigados.

TABELA 2. Variação da matéria seca total, da raiz e da parte aérea de milho, em função da dessecação progressiva do solo.

Dias	M.S. total (g)		M.S. raiz (g)		M.S. parte aérea (g)	
	Irrig.	Não irrig.	Irrig.	Não irrig.	Irrig.	Não irrig.
0	7,93	7,93	3,93	3,93	4,00	4,00
1	8,21	8,22	4,06	4,12	4,15	4,10
2	8,55	8,39	4,25	4,22	4,30	4,17
3	9,71	8,10	4,57	4,25	5,14	3,85
4	10,62	7,95	4,90	4,32	5,72	3,63
D.M.S. (5%)	0,68		0,52		0,28	

TABELA 3. Variação da área foliar em milho, em resposta a quatro dias de supressão de irrigação.

	Área foliar (dm ² /planta)				
	Dias				
	0	1	2	3	4
Irrigação	4,89	5,11	4,94	5,77	6,24
Não irrigação	4,89	5,08	4,64	4,33	3,94
D.M.S. (5%)	0,31				

com a diminuição da hidratação foliar (Fig. 2). Giles et al. (1974) observaram que a um C.H.R. de 80% os estômatos de plantas de milho estavam fechados. O fechamento estomático deve conduzir a uma rápida queda das taxas de fotossíntese líquida, e no presente caso, a reta de regressão prediz que a um valor de 81,3% de C.H.R., a T.A.L. torna-se nula (Fig. 2).

As variações em T.C.R. são mostradas na Fig. 3. Nas plantas normalmente irrigadas, verificou-se uma queda drástica no dia 1, uma pequena recuperação no dia 2 e um incremento máximo no dia 3, quando a taxa de crescimento excedeu significativamente aquela do dia 0 (Fig. 3). Sob condições de dessecação progressiva do solo, a T.C.R. declinou de forma contínua, refletindo os efeitos diretos da deficiência hídrica sobre a área foliar e a assimilação líquida (Tabela 3 e Fig. 2 e 3). Na Fig. 3 também estão apresentados os teores de car-

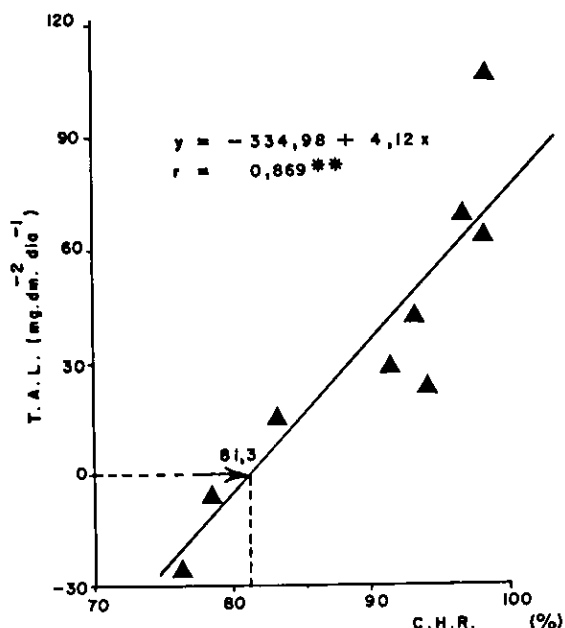


FIG. 2. Relação entre o Conteúdo Hídrico Relativo e a Taxa de Assimilação Líquida, para plantas de milho. Cada ponto representa a média de três variedades. A seta indica o valor de C.H.R. no qual T.A.L. torna-se nula.

boidratos solúveis. Observando-se a sua tendência, com relação aos valores de T.C.R., nota-se uma relação negativa de evolução para ambos os parâmetros ($r = -0,807^{**}$). Quando as taxas de crescimento são subótimas, como nos dias 1 e 2, os carboidratos solúveis tendem a se acumular, e são usados como fontes de energia para o crescimento poste-

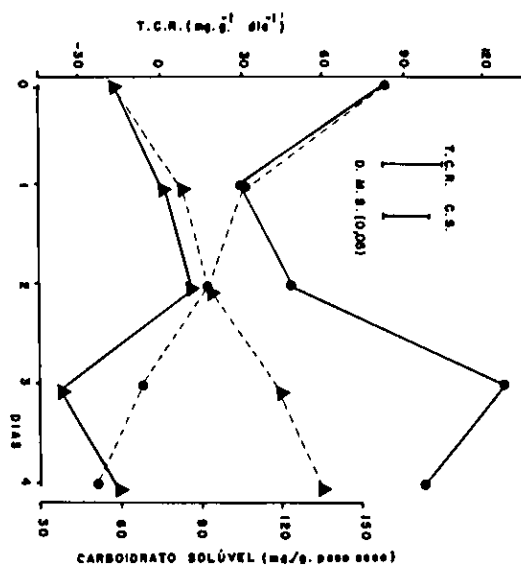


FIG. 3. Variação da Taxa de Crescimento Relativa (●) e do teor de carboidratos solúveis (▲), para plantas de milho, em resposta a quatro dias de dessecação do solo, por supressão da irrigação diária. Cada ponto representa a média de três variedades. Linha inteira: potes irrigados. Linha pontilhada: potes não irrigados.

rior, quando as folhas se reidratam, como aconteceu no dia 3 (Fig. 3).

Observa-se, na Fig. 3, que o teor de carboidratos acumulados nos primeiros dois dias nos potes irrigados é praticamente similar ao observado nos potes não irrigados, ainda que as diferenças em C.H.R. entre os dois grupos, sejam da ordem de 10% no segundo dia (Fig. 1). Uma diferença dessa magnitude em hidratação foliar pode ser crucial para plantas mesófitas desenvolvidas em ambientes deficientes em água (Levitt 1972). Aparentemente, são necessárias diferenças mais extensas em C.H.R. para que variações significativas em teor de carboidratos solúveis sejam detectadas, sugerindo que este parâmetro é um indicador relativamente insensível dentro de uma ampla faixa de hidratação foliar. Esta interpretação, contudo, está sujeita às seguintes considerações:

1. Dentro de certos limites, um aumento na taxa de respiração pode ser esperado com o aumento da desidratação foliar (Koeppel et al. 1973). Mesmo a níveis mais severos de deficiência hídrica (reduções de C.H.R. da ordem de 15-20%), a

respiração tende a diminuir, a taxas inferiores à da fotossíntese (Maranville & Paulsen 1970, Hsiao 1973).

No presente caso, não pode ser descartada a possibilidade de que a falta de significação para o teor de carboidratos solúveis entre ambos os grupos nos primeiros dois dias (Fig. 3) deva-se ao fato de que nas plantas não irrigadas, um consumo respiratório acelerado de carboidratos tivesse anulado qualquer diferença com respeito a plantas com um C.H.R. superior. Por outro lado, sob deficiência hídrica, as reservas de amido são rapidamente hidrolizadas em razão de um aumento da atividade amilolítica (Maranville & Paulsen 1970, Levitt 1972). Então, embora exista uma queda na assimilação líquida (Fig. 2), uma certa fração das reservas de amido poderiam ser respiradas sem provocar mudanças aparentes no teor de carboidratos solúveis acumulados (Maranville & Paulsen 1970). A conteúdos hídricos inferiores (como os observados nos dias 3 e 4) a atividade amilolítica deve ser predominante, desdobrando as reservas de amido em carboidratos solúveis que acumulam (Fig. 3). A um C.H.R. de 73-75% as reservas de amido foliar praticamente desaparecem em milho, sob condições de deficiência hídrica (Maranville & Paulsen 1970, Giles et al. 1974).

2. Uma certa fração dos carboidratos acumulados sob condições de não irrigação teria sido translocada da folha considerada. Isto implica admitir que a translocação é relativamente pouco afetada pela deficiência hídrica, o que parece ser o caso do milho (Boyer 1976). A tendência de aumento em peso seco da raiz, sob condições de dessecação do solo, deve refletir uma mobilização de recursos energéticos acumulados na parte aérea.

Contudo, a maior fonte de carboidratos para o crescimento radicular poderia não ser a folha considerada, e sim as folhas basais, que mostram uma tendência definida para a senescência, causando redução de área foliar total (Tabela 2). Os teores diferenciais de carboidratos entre folhas e entre raiz e parte aérea também têm importância em uma outra direção. A Fig. 1 mostra que, conforme aumenta o período de restrição hídrica, os erros padrão das médias para plantas sob deficiência hídrica aumentam. Isto indica que a baixos níveis de C.H.R. as variedades utilizadas tenderam a diferir

mais que a altos níveis de hidratação. Esta resposta foi mostrada em um trabalho anterior (Rossiello et al. 1979). Provavelmente, as diferenças em conteúdo de solutos orgânicos, em especial aminoácidos e carboidratos solúveis, podem ser parcialmente responsáveis por este tipo de resposta, determinando capacidade osmorregulatórias diferenciais entre as variedades (Rossiello et al. 1979).

A discussão anterior indica as dificuldades envolvidas na interpretação das relações existentes entre crescimento e teor de carboidratos solúveis sob condições de deficiência hídrica. O teor de carboidratos solúveis se relaciona com os parâmetros de crescimento, mas é difícil de ser usado como um indicador isolado de deficiência hídrica. Para melhor entendimento do significado da acumulação de carboidratos, em adição aos aspectos de fixação de CO₂, outros aspectos, tais como o consumo respiratório e a partição de fontes de energia entre distintas porções vegetais, deverão ser objeto de estudos futuros.

REFERÊNCIAS

- BARRS, H.D. & WEATHERLEY, P.E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, 15:413-28, 1962.
- BOYER, J.S. Water deficits and photosynthesis. In: KOZLOWSKI, T.T. *Water deficits and plant growth*. New York, Academic Press, 1976. v. 4.
- DENMEAD, O.T. & SHAW, R.H. The effects of soil moisture stress at different stages of growth on the development and yield of corn. *Agron. J.*, 52:272-4, 1960.
- FERNANDES, M.S. Effects of light and temperature on the nitrogen metabolism of tropical rice. Michigan State University, 1974. 80p. Tese Doutorado.
- GILES, K.L.; BEARDSELL, M.F. & COHEN, D. Cellular and ultrastructural changes in mesophyll and bundle sheath cells of maize in response to water stress. *Plant Physiol.*, 54:208-12, 1974.
- HSIAO, T.C. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Physiol.*, 24:519-70, 1973.
- JACCOUD, A. & CASTRO, A.F. de. Curvas de caracterização de umidade de solos da área da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Município de Itaguaí. *Pesq. agropec. bras., Sér. Agron.*, 11:1-9, 1976.
- KOEPPE, D.E.; MILLER, R.J. & BELL, D.T. Drought-affected mitochondrial processes as related to tissue and whole plant responses. *Agron. J.*, 65:566-9, 1973.
- LEVITT, J. *Responses of plants to environmental stresses*. New York, Academic Press, 1972.
- MARANVILLE, J.E. & PAULSEN, G.M. Alteration of carbohydrate composition of corn (*Zea mays* L.) seedlings during moisture stress. *Agron. J.*, 62:605-8, 1970.
- PEARCE, R.B.; MOCK, J.J. & BAILEY, T.B. Rapid method for estimating leaf area per plant in maize. *Crop. Sci.*, 15:691-4, 1975.
- RADFORD, P.J. Growth analysis formulae: their use and abuse. *Crop. Sci.*, 7:171-5, 1967.
- ROSSIELLO, R.O.P.; MAZUR, N. & FERNANDES, M. S. Efeitos da dessecação progressiva do solo sobre o metabolismo de nitrogênio em três variedades de milho (*Zea mays* L.). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA DO SOLO, 17. *Rêsumo* . . . Manaus, 1979. p.27.
- YEM, E.W. & WILLIS, A.J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by antrone. *Biochem. J.*, 57:508-14, 1954.