

Performance fotossintética em dois genótipos de milho contrastantes para a tolerância ao déficit hídrico

Paulo César Magalhães⁽¹⁾; Mariana Melo Diniz Gomes⁽²⁾; Carlos César Gomes Júnior⁽²⁾; Junia Clarissa Alves de Souza⁽³⁾; Alyne Oliveira Lavinsky⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Pesquisador Embrapa Milho e Sorgo; paulo.magalhaes@embrapa.br

⁽²⁾ Estudante de Graduação em Agronomia e Bolsista Fapemig; Universidade Federal De São João Del Rey / Embrapa Milho e Sorgo; Sete Lagoas, Minas Gerais

⁽³⁾ Estudante ensino técnico em Química e bolsista CNPq; Embrapa Milho e Sorgo

⁽⁴⁾ Bolsista de Pós-Doc Fapemig; Embrapa Milho e Sorgo

RESUMO: A ocorrência de déficit hídrico na cultura do milho é motivo de grande preocupação na agropecuária, uma vez que esse cereal é a base alimentar para humanos e para ração de suínos e aves. Nesse trabalho, buscou-se avaliar diferenças no que se diz respeito à eficiência fotossintética em dois genótipos de milho contrastantes para a tolerância ao déficit hídrico (2B710-sensível e DKB390-tolerante) cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo – CC, e déficit hídrico – DH), mediante avaliação de trocas gasosas e parâmetros derivados de curvas de resposta de fotossíntese em resposta a $[CO_2]$ no cloroplasto. Com a imposição do DH, plantas de ambos os genótipos reduziram fotossíntese, condutância estomática, taxa máxima de carboxilação limitada pela PEPC e pela taxa de transporte de elétrons, enquanto a fotorrespiração aumentou mesmo com a manutenção de uma elevada $[CO_2]$ no sítio ativo da RUBISCO e PEPC, e a taxa máxima de carboxilação limitada pela RUBISCO manteve-se inalterada. Contudo, o genótipo DKB390 apresentou melhores respostas em face ao DH, quando comparado ao 2B710; fato acoplado a uma adicional limitação na taxa fotossintética pela condutância do mesófilo apenas em plantas desse último genótipo sob DH.

Termos de indexação:

Zea mays L., fotorrespiração, condutância mesofílica

Introdução

Evidências recentes apontam que, em adição ao fechamento dos estômatos, limitações mesofílicas e bioquímicas podem ocasionar decréscimo na taxa fotossintética (*A*) em plantas (Grassi e Magnani, 2005). Em folhas de plantas C4, o CO_2 é inicialmente fixado pela fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPC), para formar um ácido com

quatro carbonos (ou ácido málico ou ácido aspártico) nas células do mesófilo, o qual é transportado para a bainha do feixe vascular, liberando o CO_2 , que é então utilizado nas reações do ciclo de Calvin pela Ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (RUBISCO).

Nas condições atmosféricas atuais, em folhas hidratadas de plantas C4 a relação entre as concentrações de CO_2 e O_2 ($[CO_2]/[O_2]$) nas células da bainha do feixe vascular é muito maior do que nas células do mesófilo (Maroco et al., 1997), o que reduz a atividade oxigenase da RUBISCO, e em última análise, a fotorrespiração (*FR*), um processo dispendioso e que não contribui para o acúmulo de matéria seca da planta. Registra-se, inclusive, que o O_2 é requerido para produção extra de ATP necessária para o mecanismo de concentração de CO_2 (Maroco et al., 1997). Assim, a inevitável diminuição na *A* em plantas C4 cultivadas sob déficit hídrico (DH), conduziria a um desbalanço na $[CO_2]/[O_2]$ que favorece o aumento na *FR*. Entretanto, estudos envolvendo *FR* em plantas C4 sob DH são escassos.

O milho (*Zea mays* L.) é uma planta que se utiliza da via metabólica C4 NADP-enzima málica (Massad et al., 2007), e a ocorrência de déficit hídrico na cultura do milho é motivo de grande preocupação na agropecuária, uma vez que esse cereal é a base alimentar para humanos e para ração de suínos e aves. Acredita-se que sob DH, menor $[CO_2]$ nas folhas de milho possa decrescer a g_s , o que deve refletir-se em um aumento na *FR*, ao menos em genótipos sensíveis ao estresse.

Nesse trabalho buscou-se avaliar diferenças no que se diz respeito à eficiência fotossintética em dois genótipos de milho contrastantes para a tolerância ao DH (2B710-sensível e DKB390-tolerante) cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo – CC, e déficit hídrico – DH).

Metodologia

Condições de cultivo e material vegetal

O experimento foi conduzido em condição de casa de vegetação na Embrapa Milho e Sorgo, e o material vegetal consistiu em dois híbridos de milho contrastantes para a tolerância ao déficit hídrico: 2B710 (sensível) e DKB390 (tolerante).

As plantas foram cultivadas em vasos plásticos com capacidade de 20 L, contendo Latossolo Vermelho Distrófico Típico. O teor de água no solo foi monitorado diariamente entre 09h00min e 15h00min, com auxílio de sensores de umidade modelo GB Reader N1535 (Measurement Engineering, Austrália) instalados no centro de cada vaso, com auxílio de um trado de rosca, a uma profundidade de 20 cm.

Ao atingir o estágio de pré-florescimento, a metade de cada tratamento inicial foi submetida ao déficit hídrico (DH); a outra metade continuou recebendo irrigação diariamente, a fim de manter a umidade do solo próxima à capacidade de campo (CC), com tensão de água no solo de -18 kPa. A exposição ao DH se deu pelo fornecimento diário de 50% da água total disponível até a tensão de água no solo atingir, no mínimo, -138 kPa.

Trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

Ao final do período de imposição do DH, a taxa fotossintética líquida (A) e a taxa de transpiração foliar (E) foram medidas simultaneamente aos parâmetros de fluorescência da clorofila a , utilizando-se um analisador de gases infravermelho (IRGA – *Infrared Gas Analyzer*), modelo LI 6400 (LI-COR, Lincoln, NE, EUA), equipado com um fluorômetro (LI-6400-40, LI-COR Inc.), na folha correspondente da primeira espiga. A concentração intercelular de CO_2 (C_i) e a condutância estomática ao vapor de água (g_s) foram calculadas pelo referido equipamento a partir dos valores de A e E (Farquhar e von Caemmerer, 1982). As medições foram realizadas entre 09:00 e 14:00 h, sob radiação fotossinteticamente ativa artificial de $1500 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em nível da folha, com 21 % de O_2 e $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ ar}$.

O IRGA foi programado para realizar curvas de resposta de A à concentração interna de CO_2 (curva A/C_i), variando-se, sequencialmente, a pressão parcial de CO_2 : 40, 30, 20, 10, 5, 2.5, 40, 60 Pa. Posteriormente, as curvas A/C_i foram transformadas em curvas A/C_c (C_c = concentração de CO_2 nos s\u00edlios de carboxila\u00e7\u00e3o), para estimativas da taxa m\u00e1xima de carboxila\u00e7\u00e3o limitada pela RUBISCO ($V_{c,\text{max}}$), PEPC ($V_{p,\text{max}}$) e pela taxa de transporte de el\u00e9trons (J_{max}), conforme descrito por Massad et al. (2007).

As taxas de consumo de ATP e de NADP, bem como o requerimento em H^+ foram estimados conforme Farquhar e von Caemmerer (1982). A taxa

de fotorrespira\u00e7\u00e3o foi estimada conforme Valentini et al. (1995).

Estat\u00edstica

Os resultados foram submetidos \u00e0 ANOVA, e as m\u00e9dias comparadas pelo Tukey, a 5% de probabilidade.

Resultados

Independentemente do gen\u00f3tipo, houve redu\u00e7\u00e3o expressiva de A e g_s em plantas expostas ao estresse gerado pelo DH quando comparadas \u00e0quelas que tiveram a umidade do solo mantida pr\u00f3xima \u00e0 CC (Tabela 1), existindo ainda uma forte correla\u00e7\u00e3o entre essas duas vari\u00e1veis (Figura 1), enquanto os valores de C_i e C_c aumentaram. Cabe refor\u00e7ar que plantas sob DH oriundas do gen\u00f3tipo DKB390 exibiram valores de A e de g_s , respectivamente, 51,9% e 39,1% maiores em rela\u00e7\u00e3o \u00e0queles verificados em plantas oriundas do gen\u00f3tipo 2B710 cultivadas na mesma condi\u00e7\u00e3o. Al\u00e9m disso, apenas plantas do gen\u00f3tipo 2B710 sob DH apresentaram valores de A significativamente menores devido a limita\u00e7\u00f5es em g_m .

O fechamento estom\u00e1tico e decr\u00e9scimo na fotoss\u00edntese s\u00e3o geralmente aceitos como consequ\u00eancias iniciais da desidrata\u00e7\u00e3o de folhas, e isso \u00e9 frequentemente observado em plantas C4 (Maroco et al., 1997; Massad et al., 2007); fato associado com diminui\u00e7\u00f5es em C_i passíveis de conferir aumento na FR . Nesse trabalho, C_i aumentou paralelamente ao decl\u00ednio em A e g_s , sugerindo que limita\u00e7\u00f5es bioqu\u00edmicas tamb\u00e9m ocorrem com a imposi\u00e7\u00e3o do DH.

De fato, redu\u00e7\u00f5es em A tamb\u00e9m foram acompanhadas por menores valores de $V_{p,\text{max}}$ e J_{max} em plantas de ambos gen\u00f3tipos sob DH, confirmando uma diminui\u00e7\u00e3o na efici\u00eancia de uso de CO_2 via PEPC. Aparentemente, o CO_2 n\u00e3o utilizado pela PEPC nas c\u00e9lulas do mesofilo foi drenado para as c\u00e9lulas da bainha, exacerbando a disponibilidade desse substrato para a RUBISCO. De fato, valores de $V_{c,\text{max}}$ em plantas sob DH n\u00e3o diferiram significativamente em rela\u00e7\u00e3o aos verificados em plantas cultivados em solo com umidade mantida pr\u00f3xima \u00e0 CC, o que reduziria, em \u00faltima an\u00e1lise, a FR . Em contraste, a FR foi aumentada, ainda que muito pouco quando comparados aos verificados em plantas que se utilizam da via metab\u00f3lica C3 de assimila\u00e7\u00e3o de CO_2 .

Dado a limita\u00e7\u00f5es no uso do CO_2 nas c\u00e9lulas mesof\u00edlicas, o referido aumento na FR possivelmente fez-se necess\u00e1rio para fornecer substrato para produ\u00e7\u00e3o extra de energia necess\u00e1ria \u00e0 regenera\u00e7\u00e3o da PEP e de propriedades funcionais do ciclo C4, e sendo o milho uma planta C4 tipo NADP-enzima m\u00e1lica, a disponibilidade de \u00e1cido e m\u00e1lico e poder redutor

formados nas células do mesofilo não foram afetadas por variações em FR , corroborando a ausência de alterações nas taxas de consumo de ATP, NADP e no requerimento de H^+ em plantas de ambos genótipos sob DH (Figura 2).

Tabela 1. Parâmetros de trocas gasosas obtidos *in situ* e derivados de curvas $A-C_c$ em dois genótipos de milho contrastantes para tolerância ao déficit hídrico (2B710-sensível, e DKB390-tolerante) cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo – CC, e déficit hídrico – DH). Todos os dados foram obtidos em folha correspondente da primeira espiga de cada planta ($n = 3$).

| | 2B710 | | DKB 390 | |
|---|---------|---------|---------|---------|
| | CC | DH | CC | DH |
| A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 28,06Aa | 1,187Ba | 27,71Aa | 2,257Ba |
| ϕ_{FSII} | 0,244Aa | 0,164Aa | 0,335Aa | 0,173Aa |
| g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 0,146Aa | 0,010Ba | 0,138Aa | 0,023Ba |
| E ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 3,886Aa | 0,192Ba | 2,346Aa | 0,498Aa |
| C_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) | 31,64Ba | 158,8Aa | 43,38Ba | 215,5Aa |
| g_m ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 0,123Aa | 0,022Ba | 0,061Aa | 0,084Aa |
| C_c ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) | 17,61Ba | 158,3Aa | 29,51Ba | 214,4Aa |
| FR ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | ---*Ba | 1,501Aa | ---*Ba | 1,122Aa |
| $V_{c,max}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 67,80Aa | 51,36Aa | 67,60Aa | 52,03Aa |
| $V_{p,max}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 43,50Aa | 14,01Ba | 42,60Aa | 14,94Ba |
| J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 267,7Aa | 76,40Ba | 260,0Aa | 81,56Ba |

---*Valores negligenciáveis. Abreviaturas: taxa fotossintética (A), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), taxa transpiratória (E), eficiência fotoquímica do fotossistema II (ϕ_{FSII}), concentração de CO_2 no cloroplasto (C_c), condutância do mesofilo (g_m), taxa fotorespiratória (FR), taxa máxima de carboxilação limitada pela Ribulose 1,5 bisfosfato ($V_{c,max}$), taxa máxima de carboxilação limitada pela fosfoenolpiruvato carboxilase ($V_{p,max}$), taxa máxima de carboxilação limitada pela taxa de transporte de elétrons (J_{max}).

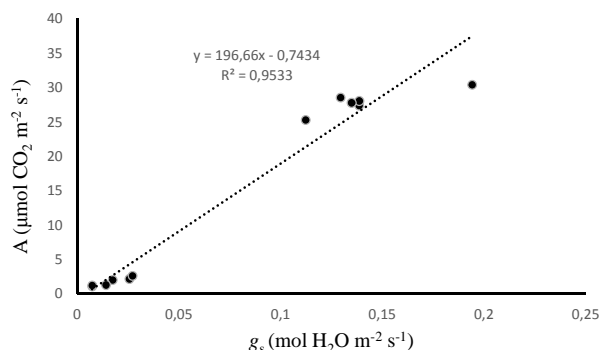


Figura 1. Gráficos de correlação de Pearson, evidenciando a associação entre a taxa fotossintética (A) e a condutância estomática ao vapor de água (g_s).

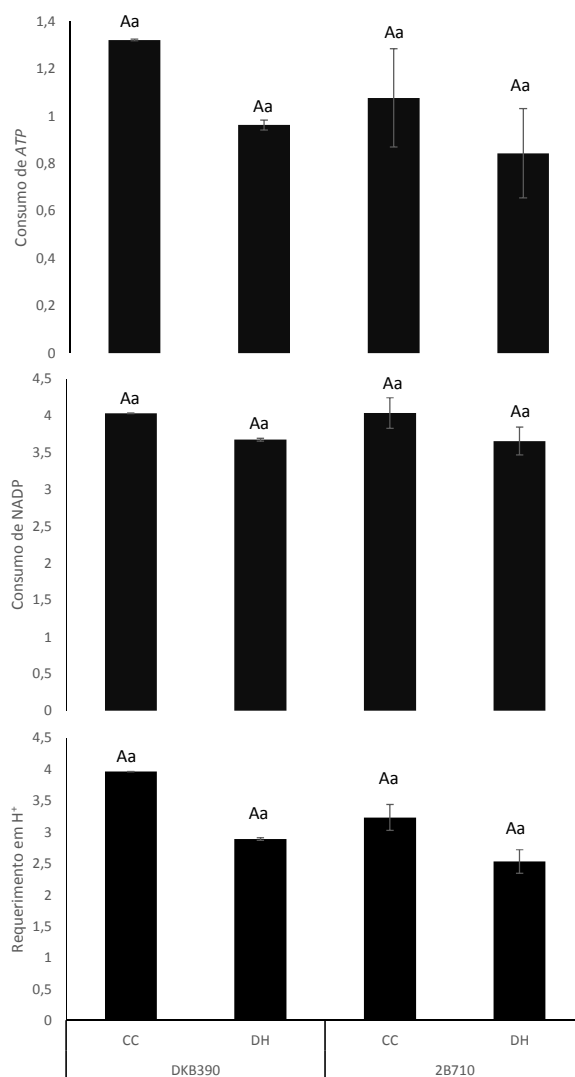


Figura 2. As taxas de consumo de ATP e de NADP, bem como o requerimento em H^+ em dois genótipos de milho contrastantes para tolerância ao déficit hídrico (2B710-sensível, e DKB390-tolerante) cultivados sob diferentes níveis de água no solo (capacidade de campo – CC, e déficit hídrico – DH). Todos os dados foram obtidos em folha correspondente da primeira espiga de cada planta ($n = 3$).

Conclusões

Baseados nos dados de trocas gasosas obtidos *in situ* e derivados de curvas $A-C_c$, depreende-se que reduções em g_s e limitações na eficiência de uso de CO_2 pela PEPC explicariam reduções em A em folhas de plantas de milho sob DH. Além disso, evidencia-se que o milho é uma típica planta C_4 tipo NADP-ME, com valores de FR quase nulos a expensas da manutenção de uma elevada $[\text{CO}_2]$ no sítio ativo da RUBISCO e PEPC, mesmo no genótipo sensível ao DH. Contudo, o genótipo DKB390 apresentou melhores respostas em face ao DH, quando comparado ao 2B710; fato

acoplado a uma adicional limitação em A por g_m apenas em plantas desse último genótipo sob DH.

Referências

FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C. B.; ZIEGER, H. (Ed.). **Physiological plant ecology**. New York: Springer-Verlag, 1982. v. 2 Water relations and carbon assimilation. p. 549-588. (Encyclopedia of Plant Physiology).

GRASSI, G.; MAGNANI, F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 28, p. 834-849, 2005.

MAROCO, J. P.; KU, M. S. B.; EDWARDS, G. E. Oxygen sensitivity of C4 photosynthesis: evidence from gas exchange and chlorophyll fluorescence analyses with different C4 subtypes. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 20, p. 1525-1533, 1997.

MASSAD, R. S.; TUZET, A.; BETHENOD, O. The effect of temperature on C4-type leaf photosynthesis parameters. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 30, p. 1191-1204, 2007.

VALENTINI, R.; EPRON, D.; ANGELIS, P.; MATTEUCCI, G.; DREYER, E. *In situ* estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 18, p. 631-640, 1995.



XXX CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO

"Eficiência nas cadeias produtivas e o abastecimento global"