

Respostas morfofisiológicas de plantas de milho e jiló ao estresse hídrico induzido

Morphophysiological responses of corn and jiló plants to induced water stress

João Cleber Cavalcante Ferreira¹, Jozângelo Fernandes da Cruz², Tassia Michelli Nogueira Negreiros³, Wildson Benedito Mendes Brito⁴, Alan Ferreira Leite Lima⁵, Aline Ellen Duarte de Souza⁶

*Autor correspondente: Amanda Martins de Souza – E-mail: mariabaggio@yahoo.com.br

Recebido em: 23/03/2023

Aceito em: 17/10/2023

RESUMO: O déficit hídrico é um dos fatores mais impactantes que alteram seriamente a fisiologia das plantas, levando finalmente ao declínio da produtividade das culturas. Dessa maneira, é fundamental a compreensão do comportamento morfofisiológico das plantas com metabolismo C3 e C4 em relação a diferentes níveis de déficit hídrico para que estratégias de manejo sejam desenvolvidas. Portanto, avaliamos o impacto do estresse hídrico induzido nas características morfofisiológicas de plantas de milho (*Zea mays* L.) e jiló (*Solanum gilo* Raddi). O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, sendo os tratamentos constituídos por combinação fatorial de duas espécies de plantas, milho (C4) e Jiló (C3), e três níveis de umidade do solo T1 (50%), T2 (65%) e T3 (90%) com quatro repetições. Foram avaliadas as variáveis de crescimento, relações alométricas e aspectos fotossintéticos. Verificamos que o regime hídrico induzido severo afetou significativamente a germinação, emergência, crescimento e estádios fenológicos, além de causar decréscimo na taxa fotossintética nas duas espécies estudadas, no entanto, com maior impacto no jiló. O milho (C4) desempenhou maior eficiência fotossintética em relação ao jiló (C3), mesmo em condições de regime hídrico severo.

Palavras-chave: *Zea mays*; *Solanum gilo*; Déficit hídrico e Plantas C3 e C4.

ABSTRACT: Water deficit is one of the most impactful factors that seriously alter plant physiology, ultimately leading to a decline in crop productivity. Therefore, it is essential to understand the morphophysiological behavior of plants with C3 and C4 metabolism in relation to different levels of water deficit so that management strategies can be developed. Therefore, we evaluated the impact of induced water stress on the morphophysiological characteristics of corn (*Zea mays* L.) and eggplant (*Solanum gilo* Raddi) plants. The experiment was carried out in a completely randomized design, with treatments consisting of a factorial combination of two plant species, maize (C4) and Jiló (C3), and three soil moisture levels T1 (50%), T2 (65%) and T3 (90%) with four repetitions. Growth variables, allometric relationships and photosynthetic aspects were evaluated. We found that the severe induced water regime significantly affected germination, emergence, growth and phenological stages, in addition to causing a decrease in the photosynthetic rate in the two studied species, however, with a greater impact on the

¹ Doutorando no programa de Pós-graduação em Agronomia Tropical pela Universidade Federal do Amazonas – UFAM, Brasil.

² Doutorando no programa de Pós-graduação em Agronomia Tropical pela Universidade Federal do Amazonas – UFAM, Brasil.

³ Doutoranda no programa de Pós-graduação em Agronomia Tropical pela Universidade Federal do Amazonas – UFAM, Brasil

⁴ Doutorando no programa de Pós-graduação em Agronomia Tropical pela Universidade Federal do Amazonas – UFAM, Brasil

⁵ Doutorando em Agronomia Tropical, com linha de pesquisa em Nutrição Mineral de Plantas pela Universidade Federal do Amazonas – UFAM, Brasil.

⁶ Doutorado em Fisiologia Vegetal na Universidade Federal de Viçosa - UFV/MG. Professora Adjunto I da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Brasil.

scarlet eggplant. Corn (C4) showed greater photosynthetic efficiency compared to scarlet eggplant (C3), even under conditions of severe water regime.

Keywords: *Zea mays*; *Solanum gilo*; Water deficit and C3 and C4 Plants.

INTRODUÇÃO

A disponibilidade de água é um dos fatores ambientais mais limitantes e importantes para o crescimento, estabelecimento e desenvolvimento das plantas (Taiz *et al.*, 2017). Considerada como fundamental constituinte do tecido vegetal, a água compõe cerca de 80-95% da biomassa verde das plantas (Seleiman *et al.*, 2021), sendo de extrema importância para o desenvolvimento de toda atividade celular.

A escassez de água leva ao déficit hídrico, que por sua vez, ocorre quando a necessidade hídrica da planta não pode ser totalmente satisfeita e esta situação ocorre quando o nível de água transpirada excede a água absorvida pelas raízes, o que é causado por precipitação inadequada, diminuição do nível do lençol freático ou retenção de água pelas partículas de solo (Kapoor *et al.*, 2020).

Em decorrência do estresse hídrico, as plantas respondem com ajustes morfoanatômicos, fisiológicos e bioquímicos (Hussain *et al.*, 2019) que visam neutralizar a perda de água na tentativa de preservar seu estado hídrico (Kapoor *et al.*, 2020), assim, plantas sob estresse hídrico, geralmente aumentam a resistência ao vapor de água, mediante fechamento dos estômatos, reduzindo a transpiração, o suprimento de CO₂ para a fotossíntese e, conseqüentemente, a redução da biomassa seca (Arantes *et al.*, 2020).

Atualmente, o déficit hídrico tem sido considerado um dos principais fatores que, de forma isolada ou combinada com outros fatores ambientais, limita a produtividade agrícola ao redor do mundo (Zarei, 2022). A redução no crescimento devido ao estresse hídrico foi estudada em diversas espécies de plantas, como *Zea mays*, (Song *et al.*, 2019), *Phaseolus vulgaris* (Soureshjani *et al.*, 2019), *Oryza sativa* (Da Mata *et al.*, 2023) e *Vigna unguiculata* (Barros *et al.*, 2020).

Entretanto, as respostas das plantas às condições de déficit hídrico variam entre as diferentes espécies cultivadas, especialmente no que se refere às diferenças entre plantas com mecanismos de fixação de CO₂, C3 e C4 (CUI, 2021). As plantas de metabolismo fotossintético C4 são, em geral, mais eficientes no uso da água (Sonmez *et al.*, 2022), o que lhes confere maior tolerância à deficiência hídrica e a ambientes com temperaturas mais elevadas.

Dessa forma, nesses ambientes com condições desfavoráveis, a reduzida ou insignificante fotorrespiração das espécies C4 confere vantagem adaptativa em relação às plantas do tipo C3, as quais são mais sensíveis à seca (Yamori *et al.*, 2014; Sonmez *et al.*, 2022). Por outro lado, as espécies de metabolismo C3 tendem a apresentar maior plasticidade fenotípica da fotossíntese do que espécies C4 (Arantes *et al.*, 2020), o que contribui para a menor restrição na distribuição geográfica e ecológica das espécies C3 em comparação às C4 (Cui, 2021).

As culturas de milho (*Zea mays* L.) e jiló (*Solanum gilo* Raddi) são espécies com exigências hídricas e com mecanismos de fixação de CO₂ diferentes. Nesse sentido, estudos para compreender como essas plantas se comportam em diferentes níveis de água são importantes, visando ao uso eficiente desse recurso.

O milho é uma espécie C4, pertencente à família Poaceae. Planta anual, robusta e ereta, considerado um dos cereais mais importantes do mundo, sendo cultivado principalmente como fonte de alimento animal, e amplamente inserido na dieta humana (Veljković *et al.*, 2018; HUSSAIN *et al.*, 2019). Milhões de pessoas em países em desenvolvimento dependem do milho como fonte de alimentação, onde mais de 73% do milho é cultivado (Zarei, 2022). Sob estresse hídrico, o rendimento do milho é severamente reduzido devido à redução da atividade metabólica, redução do acúmulo de biomassa e redução da taxa fotossintética (Song *et al.*, 2019).

Por sua vez, o jiló é uma hortaliça C3 de porte herbáceo, membro da família Solanaceae com provável origem na África ou Índia e foi introduzido no Brasil por escravos (Miamoto *et al.*, 2020). É um vegetal com boa aceitação no mercado, principalmente na Região Sudeste do Brasil. No entanto, são poucos estudos com esta espécie, principalmente aqueles relacionados com as respostas morfológicas e fisiológicas das plantas crescendo em ambientes onde o suprimento de água é irregular, submetendo-as a um estado de estresse hídrico.

A compreensão do comportamento morfológico e fisiológico das plantas em relação a diferentes níveis de déficit hídrico é fundamental para que estratégias de manejo sejam desenvolvidas, tendo em vista o favorecimento da constância e produtividade das plantas em condições adversas ao seu cultivo. Dessa forma, esta pesquisa parte da hipótese que plantas com metabolismo C3 e C4 apresentam diferentes respostas morfofisiológicas quando submetidas a diferentes níveis de estresse hídrico induzido. Portanto, o objetivo desse trabalho foi avaliar o impacto do estresse hídrico induzido nas características morfofisiológicas de plantas de milho (C4) e jiló (C3).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO E DO SOLO

Os estudos foram realizados no Departamento de Produção Animal e Vegetal/Faculdade de Ciências Agrárias, na Universidade Federal do Amazonas, Manaus (AM). As plantas foram cultivadas em vasos em casa de vegetação com luz natural e condições ambientais semicontroladas, temperatura média de 32,7°C, umidade relativa do ar de 63%, fotoperíodo de 12:00 h/12:00 h (dia/noite) e 612,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de densidade de fluxo de fóton fotossintético.

O clima da região, segundo classificação de Köppen, pertence ao grupo A (Clima Tropical) e tipo climático Af (sem estação seca). A pluviosidade anual varia de 2.500 a 2.800 mm. A temperatura média anual é 26°C. A umidade relativa é bastante elevada, variando entre 85% e 90% na época chuvosa e entre 60 a 70% na época seca. O relevo local é suave ondulado com altitude menor que 100 a 200 m (Alvares *et al.*, 2013).

O solo foi coletado em um único ponto, sob vegetação nativa (Floresta ombrófila aberta), onde os solos estavam mais preservados e mantinham suas características físicas e químicas originais. Após a coleta, as amostras de solos foram destorroadas, homogeneizadas e passadas em peneira de 2,0 mm, posteriormente foram secas ao ar. Subamostras foram retiradas para caracterização químicas e granulométricas. O solo de estudo possui uma capacidade de campo de 52% (520 ml de água para 1 dm^{-3} de solo), é classificado como Latossolo Amarelo distrófico textura argilosa (Santos *et al.*, 2018).

Tabela 1. Caracterização química e granulométrica do solo de estudo, Manaus (AM)

pH	P	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Al ³⁺	H+Al	T	V	MO	Argila	Silte	Areia
H ₂ O	mg dm ⁻³		-----	cmol _c dm ⁻³	-----			%	-----	g kg ⁻¹	-----	
4,2	4,4	9,0	0,3	0,1	2,2	10,6	11,0	3,7	53,7	600,0	60,0	340,0

pH em H₂O 1:2,5; Ca, Mg e Al: extraídos por KCl; H+Al: extraído por acetato de cálcio; P e K :extraídos por Mehlich 1; MO: matéria orgânica, determinada pelo método Walkley-Black; V: porcentagem de saturação por bases.

2.2 CONDUÇÃO DO EXPERIMENTO

Foram utilizados vasos de plástico de polietileno, sem poros de drenagem, possuindo uma capacidade volumétrica de 2,00 dm³ (14,0; 20,0 e 18,0 cm de altura, diâmetro da base inferior e diâmetro da base superior, respectivamente).

A calagem e adubação do substrato foram realizadas de acordo com Batista (2014) e Malavolta (1980). Para uma melhor homogeneização, os solos foram colocados em um saco plástico resistente de 2,5 dm³. Nessa fase, a umidade do solo foi mantida equilibrada em aproximadamente 60% da capacidade de campo (Freire et al., 1980).

A calagem foi recomendada com base no pH (H₂O), buscando atingir o pH 6,5 e saturação por bases de 70%, onde foram aplicados a dose de 4,02 t/ha (2,01 g dm⁻³) (Batista, 2014). Fonte de corretivo o calcário dolomítico “convencional” com PRNT = 91%, óxido de Ca = 32%, óxido de Mg = 15%, PN = 94,5% e 3% de umidade.

Para a adubação foram aplicados 240 mg dm⁻³ de N da fonte de ureia (44 % de N), 400 mg dm⁻³ de K₂O da fonte de KCl (60% de K₂O), 400 mg dm⁻³ de P₂O₅ da fonte superfosfato triplo (41% P₂O₅ e 10% de Ca²⁺) e 250 mg dm⁻³ de FTE BR12 (9% de Zn, 1,8% de B, 0,8% de Cu, 2,1% de Mn e 0,1% de Mo) (Malavolta, 1980).

Durante a condução do estudo, a umidade para cada tratamento (T1, T2 e T3) foi mantida de acordo com testes prévios de retenção de água pelo solo, e por meio de pesagens diárias dos vasos e fornecimento da água perdida por evaporação e transpiração.

A semeadura foi realizada a uma profundidade de 2 cm e 0,5 cm para o milho e jiló respectivamente, já submetida aos tratamentos. O controle de pragas e plantas daninhas foram realizados de forma manual.

2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E TRATAMENTOS

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado. Os tratamentos consistiram na combinação fatorial de duas espécies de plantas, milho (C4) e Jiló (C3), e três níveis de umidade do solo T1 (50%), T2 (65%) e T3 (90%). Cada tratamento possuiu 4 repetições, totalizando 24 unidades experimentais.

Para o fator planta foram avaliadas plantas de milho-doce, variedade azteca, que possuem mecanismos C4 de fixação de CO₂ e plantas de jiló, cultivar morro redondo, que possuem mecanismos C3. Para o fator umidade, foram avaliados três níveis: T1 que corresponde a 50% de umidade (260 ml dm⁻³ de solo), T2 65% de umidade (338 ml dm⁻³ de solo) e T3 90% de umidade (468 ml dm⁻³ de solo).

2.4 AVALIAÇÃO DO EXPERIMENTO

Foram avaliados o tempo de emergência das sementes de milho e jiló, dentro de cada tratamento. A avaliação de crescimento das plantas iniciou aos 15 dias após a semeadura (DAS), sendo coletados dados de número de folhas (NF), essas variáveis foram medidas semanalmente, para construção do gráfico de crescimento. O número de folhas foi determinado através da contagem de todas as folhas que estiveram expandidas.

As avaliações relacionadas às variáveis de crescimento, relações alométricas e aos aspectos fotossintéticos, foram realizadas aos 43 dias após a semeadura.

Para avaliação de crescimento das plantas, foram coletados dados de Altura (ALT), diâmetro do caule (DC) e volume de raiz (VR). A ALT foi mensurada desde a base do caule até a inserção da última folha expandida. O diâmetro foi medido na altura do colo das plantas no estágio de plântulas e depois no segundo internódio para o milho e na região mediana do caule para o jiló. O VR foi determinado após separação das raízes do solo com água corrente, em proveta graduada, inserindo a raiz fresca após a lavagem, obtendo-se o volume de raiz e através da diferença entre o volume de água inicial e final deslocado na proveta (Benincasa, 2003).

Após a retirada das plantas do solo, estas foram compartimentalizadas em parte aérea (folha + caule) e raízes. Em seguida, foram secas em estufa de circulação forçada de ar, com temperatura de 70°C até atingirem massa constante. Após a secagem, foram determinados os seguintes parâmetros de crescimento: massa seca foliar (MSF), massa seca radicular (MSR), massa seca do caule (MSC) e massa seca total (MST = MSPA + MSR), utilizando-se balança com precisão de 0,001 g. Posteriormente, foi estimada razão de massa caulinar (RMC), radicular (RMR) e foliar (RMF) (Benincasa, 2003).

A área foliar (AF) foi determinada através do escâner de determinação de área foliar (Scanner CI-202). Com base nos dados de área foliar e massa seca foliar foi determinada área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE). Além disso, foi determinada a razão de área foliar (RAF), calculada pela razão entre a área foliar com a massa seca total (Benincasa, 2003).

Os aspectos fotossintéticos avaliados foram: taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (gs) e respiração em folhas jovens totalmente expandidas. As avaliações foram realizadas entre 7:00 e 11:00 horas utilizando um analisador de gás infravermelho (IRGA -

LICOR 6800) portátil, de acordo com métodos descritos em Santos Júnior *et al.* (2006). As medições foram feitas em uma densidade de fluxo de fótons de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, concentração inicial de CO_2 de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, temperatura foliar de $31 \pm 1^\circ\text{C}$ e vapor d'água em torno de $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$.

2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS

Os dados foram submetidos aos testes de Oneillmathews e Shapiro-Wilk ($p < 0,05$) a fim de determinar a homogeneidade das variâncias e a normalidade dos conjuntos de dados, respectivamente. Atendendo aos pressupostos, os dados foram submetidos à análise de variância e, quando significativo ($p < 0,05$), as médias das variáveis dependentes foram submetidas ao teste de Tukey ($p < 0,05$). As análises estatísticas foram realizadas no programa computacional SISVAR 5.6 (Ferreira, 2019). Para melhor apresentação dos resultados foram confeccionados gráficos de barras, usando o software estatístico SigmaPlot 12.1.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Relatos do estresse hídrico afetando o crescimento e produção das plantas são bem conhecidos e documentados na literatura. O estresse por déficit hídrico é definido como uma situação em que o potencial hídrico e o turgor da planta são reduzidos o suficiente para interagir com as funções normais internas e, em caso de estresse hídrico severo, pode levar a interrupção da fotossíntese, distúrbios no metabolismo e na morte da planta (Morales *et al.*, 2020). Portanto, pesquisas delineando o nível de estresse hídrico com as respostas morfofisiológicas das plantas são essenciais para conhecer e traçar formas de manejo do uso da água para cultivos em locais com baixa disponibilidade hídrica e em sistemas de irrigação. Assim, nesta pesquisa propomos submeter plantas de milho e jiló sob 3 níveis de umidade do solo para coletar informações morfofisiológicas de seus crescimentos em casa de vegetação.

3.1 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

Este estudo mostrou resultados contrastantes entre o milho e o jiló para as características morfológicas avaliadas. As médias para altura da planta, diâmetro do caule/colmo, número de folhas e volume de raízes foram sempre maiores para o milho (C4) em relação ao jiló (C3) em condições de déficit hídrico leve, moderado ou solo em capacidade de campo. Entretanto, a

amplitude dos resultados está mais relacionada às características evolutivas de cada espécie que respondem de forma diferente ao estresse hídrico em função do estágio fenológico, clima, intensidade e duração do estresse (Vitkauskaitė; Venskaitė, 2011; Killi *et al.*, 2016).

No entanto, quando se considera as diferenças nas características morfológicas da parte aérea e raízes dentro da espécie, individualmente, fica evidenciado o efeito do déficit hídrico no crescimento e desenvolvimento da planta (Figura 1). De maneira geral, a altura da parte aérea, número de folhas e volume de raízes foram menores para o tratamento com déficit hídrico severo (T1). Na Figura 1 é possível observar as diferenças morfológicas na altura da planta, número e tamanho das folhas e volume e arquitetura do sistema radicular em função da umidade do solo.



Figura 1. Características morfológicas da parte aérea e sistema radicular em plantas de milho (à esquerda) e jiló (à direita) cultivadas em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo).

Em ambas as espécies, a altura da planta, número e tamanho das folhas e volume e arquitetura do sistema radicular foi menor sob estresse hídrico (T1) em comparação aos tratamentos com 65 e 90% de umidade do solo (T2 e T3, respectivamente).

O tempo de emergência das plântulas e o desenvolvimento foram influenciados pelo estresse hídrico nas duas espécies (Figura 2). No milho, a emergência das plântulas iniciou no quarto dia após a semeadura no tratamento com 50% de umidade total (T1), em média, um dia de atraso em relação aos tratamentos com 65% e 90% de umidade total (T2 e T3, respectivamente). A emergência das plântulas de jiló iniciou no sexto dia para o tratamento T1, e no quinto dia para os tratamentos T2 e T3, indicando que há influência da umidade do solo desde o processo de germinação até a emergência das plântulas.

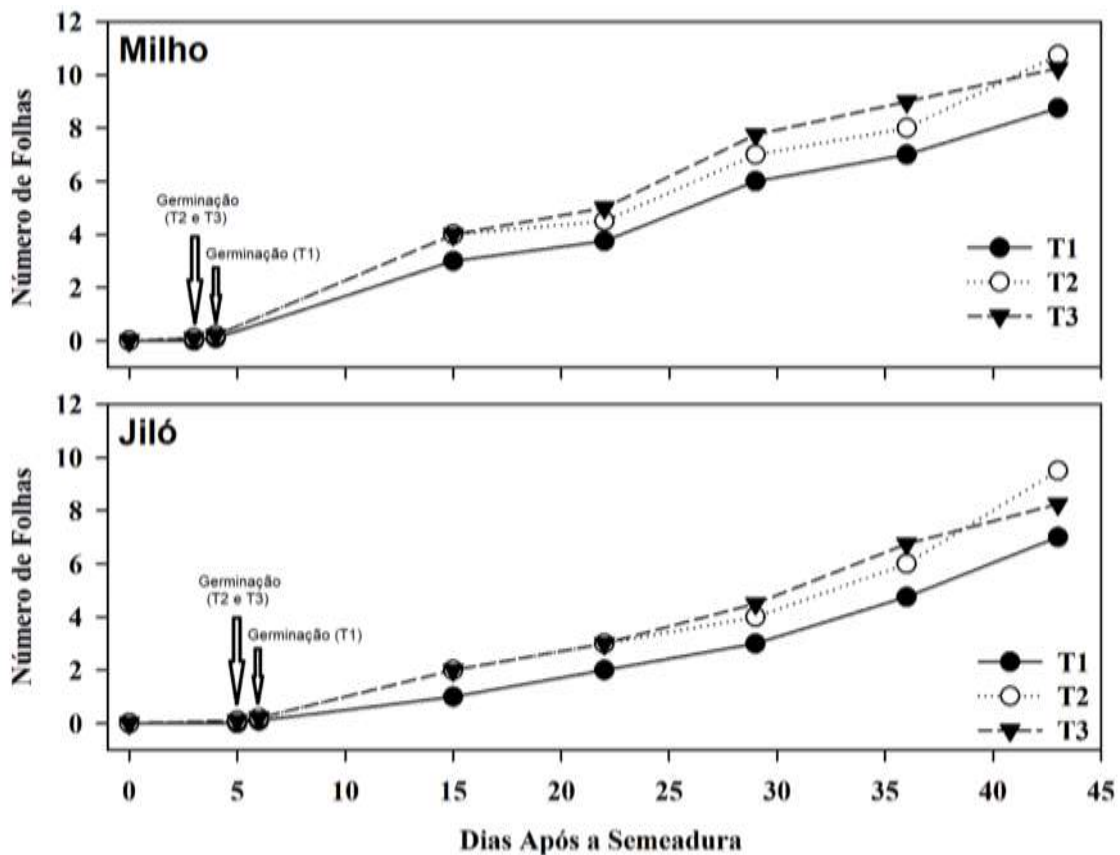


Figura 2. Desenvolvimento do milho e jiló cultivados em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo).

Após a emergência das plântulas, os tratamentos mantiveram um padrão de diferença até o final do período observado. Para o milho, as plantas submetidas aos tratamentos T2 e T3 atingiram o estágio V8 (com oito folhas expandidas) enquanto que no tratamento T1 alcançaram o estágio V6. Nas plantas de jiló sob o tratamento com déficit hídrico severo verificou-se média de 6 folhas expandidas, enquanto nos tratamentos com déficit leve e moderado a média foi de 7 folhas.

A altura da parte aérea, diâmetro do caule/colmo e volume do sistema radicular foi maior no milho (C4) do que no jiló (C3) (Figura 3). Vários processos em vários níveis organizacionais estão relacionados com o crescimento diferencial entre plantas C4 e C3 sob déficit hídrico. As plantas C4, comparadas com plantas C3, apresentam melhor eficiência no uso da água, melhor eficiência fotossintética e melhor controle da osmorregulação em nível hormonal (Cui, 2021), o que possibilita manter maior pressão de turgor celular, essencial para os processos de expansão das células e crescimento da parte aérea (Sonmez *et al.*, 2022).

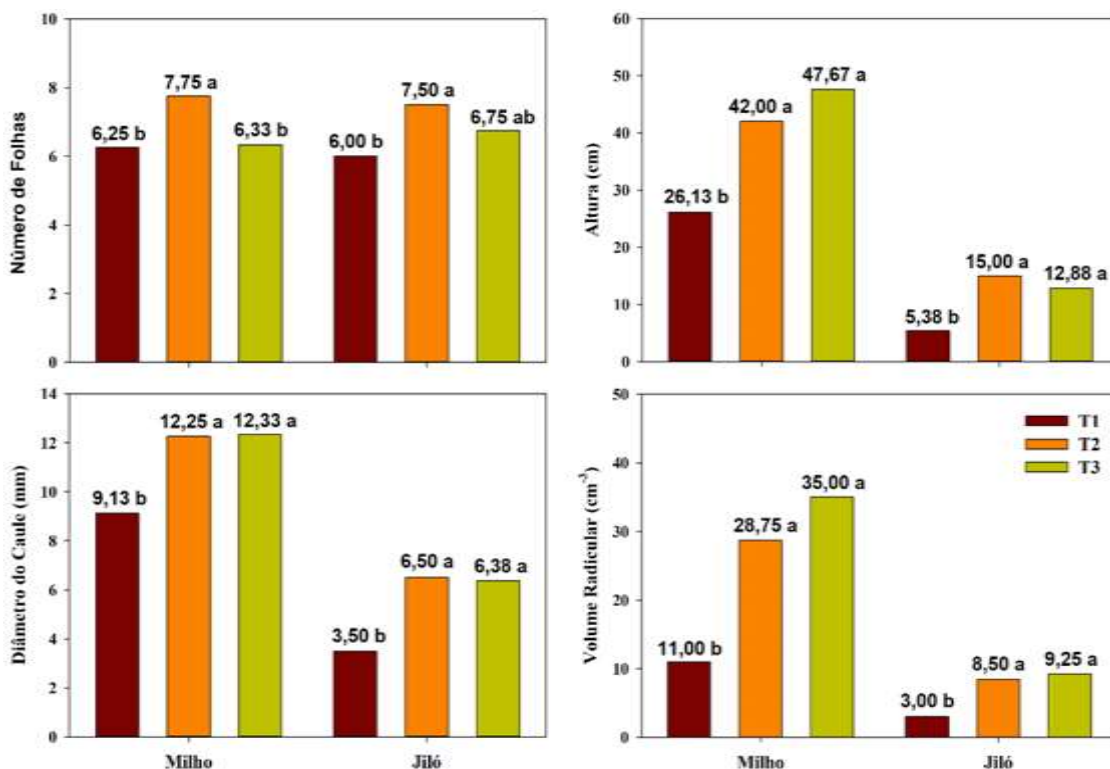


Figura 3. Características morfológicas da parte aérea (número de folhas, altura e diâmetro do caule/colmo) e do sistema radicular (volume radicular) de plantas de milho e jiló cultivadas em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) para mesma espécie individualmente.

De maneira geral, o déficit hídrico afetou o crescimento da parte aérea e o sistema radicular nas duas espécies. Nos tratamentos com 65% e 90% de umidade do solo (T2 e T3, respectivamente) (Figura 3), não houve diferença para as características morfológicas como altura da planta, diâmetro do caule/colmo e volume de raízes, sendo menores sob déficit hídrico severo (T1). Condições ótimas como a maior disponibilidade de umidade no solo, absorção de nutrientes, boa aeração, maior condutância estomática e fluxo de CO₂ nas células do mesófilo resultam em maior produção e acúmulo de fotossintatos, resultando em crescimento e expansão da parte aérea que, conseqüentemente, demanda maior crescimento do sistema radicular (Halli *et al.*, 2021).

Por outro lado, em condições de déficit hídrico, há menor crescimento da parte aérea. Nessas condições, quanto menor a biomassa acima do solo, menor é a quantidade de tecido fotossintetizante e transpirante, e menor o investimento em crescimento e arquitetura do sistema radicular (Halli *et al.*, 2021; Pipatsitee *et al.*, 2021).

3.2 VARIÁVEIS DE CRESCIMENTO E RELAÇÕES ALOMÉTRICAS SOB ESTRESSE HÍDRICO

A massa seca foi influenciada pelos diferentes níveis de estresse hídrico, em que os tratamentos T2 e T3 não diferiram entre si e apresentaram produção de massa seca superior ao tratamento T1 para ambas as culturas (Figura 4). O baixo acúmulo de matéria seca nas culturas expostas ao T1 provavelmente foi ocasionado devido ao reduzido porte das plantas, indicando que a baixa disponibilidade de água no solo afeta substancialmente o crescimento e desenvolvimento das plantas. Uma vez que restringe a solubilização dos compostos e elementos químicos, exige maior consumo de energia, altera a atividade fisiológica e reduz a absorção de água e nutrientes (Peixoto, 2020). Ressalta-se, também, alterações em processos importantes, como síntese da parede celular e de membranas, divisão celular e síntese proteica (Taiz *et al.*, 2017).

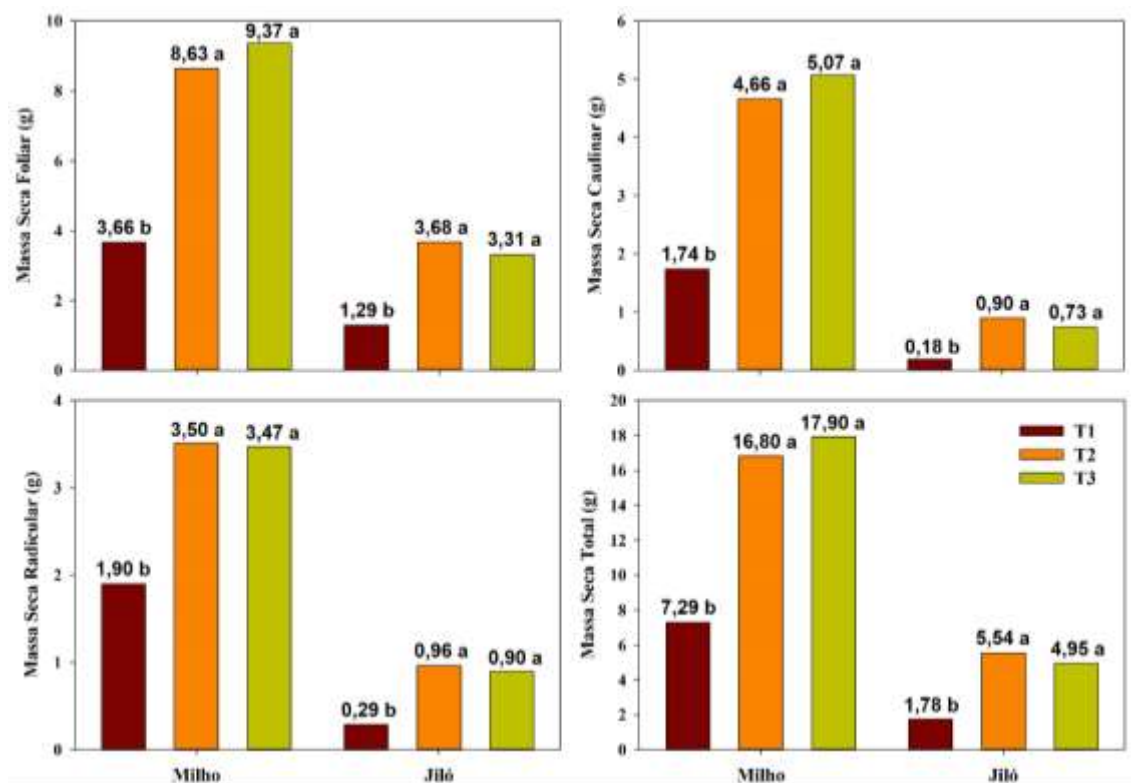


Figura 4. Massa seca das plantas de milho e jiló cultivadas em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) para mesma espécie, individualmente.

O déficit hídrico severo reduziu significativamente a área foliar de ambas as espécies. Por outro lado, os tratamentos sob regime hídrico moderado e leve ambas as plantas apresentaram maiores desenvolvimento das folhas. Em relação aos parâmetros área foliar específica, massa foliar específica e razão de área foliar não foram observadas diferenças entre os níveis de estresse hídrico em ambas as culturas (Figura 5).

A redução da área foliar é uma resposta adaptativa ao déficit hídrico. Com a restrição de água nas plantas, ocorre um decréscimo de volume celular resultando em menor pressão de turgor, maior concentração de solutos (Taiz *et al.*, 2017) e, conseqüentemente, menor aparato fotossintético. Neste sentido, é notável que a expansão foliar é um processo movido pelo turgor e extremamente sensível ao déficit hídrico. Gatabazi *et al.* (2019) avaliando o impacto da restrição hídrica no gengibre africano, constataram redução da área foliar, altura e número de folhas, resultados que ratificam os encontrados neste estudo.

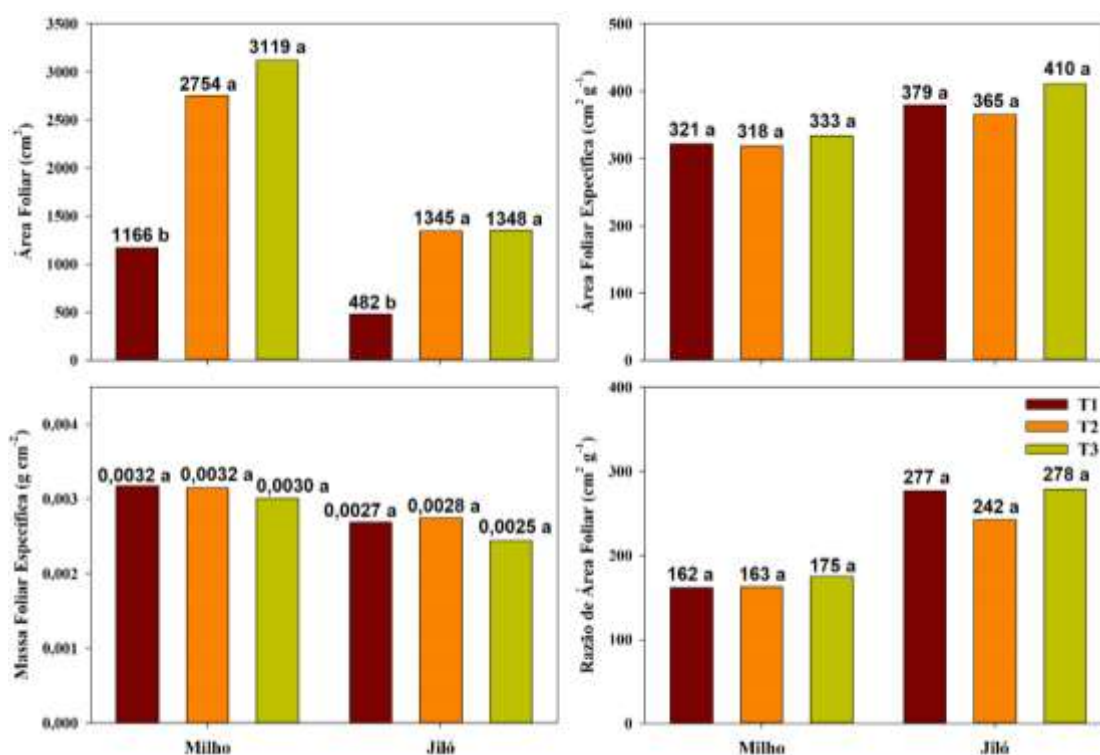


Figura 5. Área foliar, área foliar específica, massa foliar específica e razão de área foliar das plantas de milho e jiló cultivadas em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) para mesma espécie, individualmente.

O estresse hídrico influenciou significativamente a alocação de biomassa das culturas. Quando as plantas foram expostas ao estresse hídrico severo (T1), foi constatado que o milho investiu mais em produção de raiz do que em parte aérea, por outro lado, plantas de jiló aumentaram a produção de folhas e diminuíram a produção de raízes, embora não significativo (Figura 6). A maior alocação de biomassa nas raízes indica uma priorização do crescimento radicular em condições de estresse hídrico para favorecer, principalmente, a absorção de água (Liao *et al.*, 2017), podendo ser vista como uma adaptação à seca em vez de uma restrição

fisiológica, uma vez que as raízes tendem a crescer até alcançar as zonas mais úmidas do solo (Taiz *et al.*, 2017).

Neste sentido, as plantas C4 quando submetidas à restrição hídrica apresentam-se mais eficientes que as plantas do grupo C3. Isso decorre da alta afinidade da enzima PEP-carboxilase pelo CO₂, onde as células têm capacidade de assimilar o CO₂ ao mesmo tempo que restringem a perda de água através regulação estomática e regulação da absorção de água a nível radicular, tornando-se uma espécie extremamente eficiente na captação, absorção de água e sais minerais (Cui, 2021).

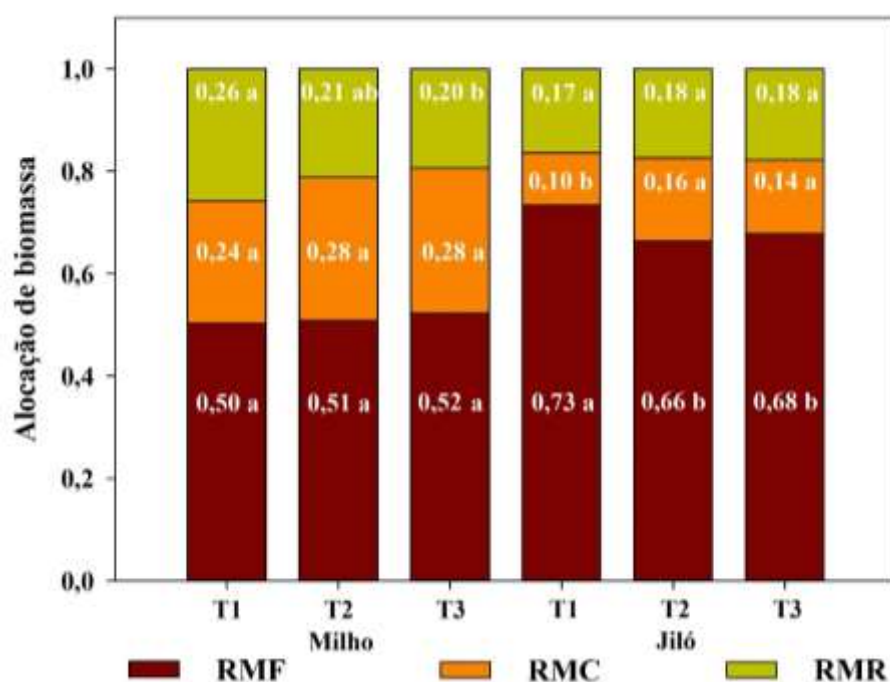


Figura 6. Alocação de biomassa nas plantas de milho e jiló cultivadas em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo). Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) para mesma espécie, individualmente. RMF- Razão de massa foliar; RMC- Razão de massa caulinar e RMR- Razão de massa radicular.

3.3 FOTOSÍNTESE, RESPIRAÇÃO E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA SOB ESTRESSE HÍDRICO

Os resultados dos dados fotossintéticos mostram que, como se esperava, as plantas de milho apresentaram maior taxa fotossintética, para cada tratamento hídrico aplicado, comparado às plantas de jiló (Figura 7), que desempenham um metabolismo C3. Além disso, ambas espécies apresentaram um padrão de decréscimo da taxa conforme o aumento da restrição hídrica aplicada. Provavelmente esse padrão ocorreu devido a diminuição da

disponibilidade de CO₂ resultante do fechamento estomático conforme o aumento da restrição hídrica, afetando diretamente as taxas da fotossíntese (Bansal *et al.*, 2019). Estes resultados eram esperados tendo em vista que plantas do tipo C4 como milho possuem cerca de 50% de eficiência fotossintética maior que plantas do tipo C3 (Wang *et al.*, 2012), devido às diferenças no mecanismo de fixação de carbono nos dois tipos de fotossíntese.

Contudo, pôde-se perceber que as taxas fotossintéticas do milho foram próximas às do jiló entre cada tratamento, o que provavelmente ocorreu em detrimento do cultivo em igual condições de luminosidade e temperatura na casa de vegetação. No entanto, para o tratamento sob a maior restrição hídrica (50% da umidade do solo – T1), o milho fotossintetizou 21,94 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto o jiló apenas 20,57 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para o mesmo tratamento (Figura 7). Essa maior taxa fotossintética, hipoteticamente, é devida à maior área foliar do milho (1166 cm²), que foi maior que o dobro da área foliar do jiló (482 cm²) dentro do mesmo tratamento. Para o tratamento sob leve restrição hídrica (90% da umidade do solo – T3), a taxa fotossintética foi de 22,74 e 21,49 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente para o milho e jiló. Isto indica que, mesmo quando hidratadas, há uma diferença clara na eficiência do uso da água para os diferentes mecanismos de fixação de CO₂, confirmada pelos crescentes aumentos da área foliar do milho com o aumento da umidade (Figura 5), enquanto que o jiló pouco respondeu ao aumento da umidade do solo para o tratamento sob leve restrição hídrica. Como resultado disso, as plantas de milho tenderam a aumentar sua massa seca total conforme a maior disponibilidade de umidade, enquanto que a massa seca total do jiló não mostrou resultados significativos.

Uma baixa variação foi encontrada para a condutância estomática nas plantas de milho com a aplicação dos tratamentos, com valores variando entre 0,08 a 0,13 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, indicando sua capacidade de manter as atividades sob diferentes status hídrico do solo. Tanto a taxa fotossintética como a respiração não foram afetadas pela baixa condutância, ressaltando que esses parâmetros não são afetados somente pela abertura estomática, mas também por fatores como CO₂ e eficiência de uso da luz das folhas (Xing *et al.*, 2021). Em contraste, as plantas de jiló responderam com um aumento na condutância estomática de acordo com o aumento da disponibilidade hídrica, com valores variando de 0,5 a 0,9 $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, deixando evidente o efeito do estresse hídrico sobre esse parâmetro, apesar que outros fatores atuam sobre a abertura estomática.

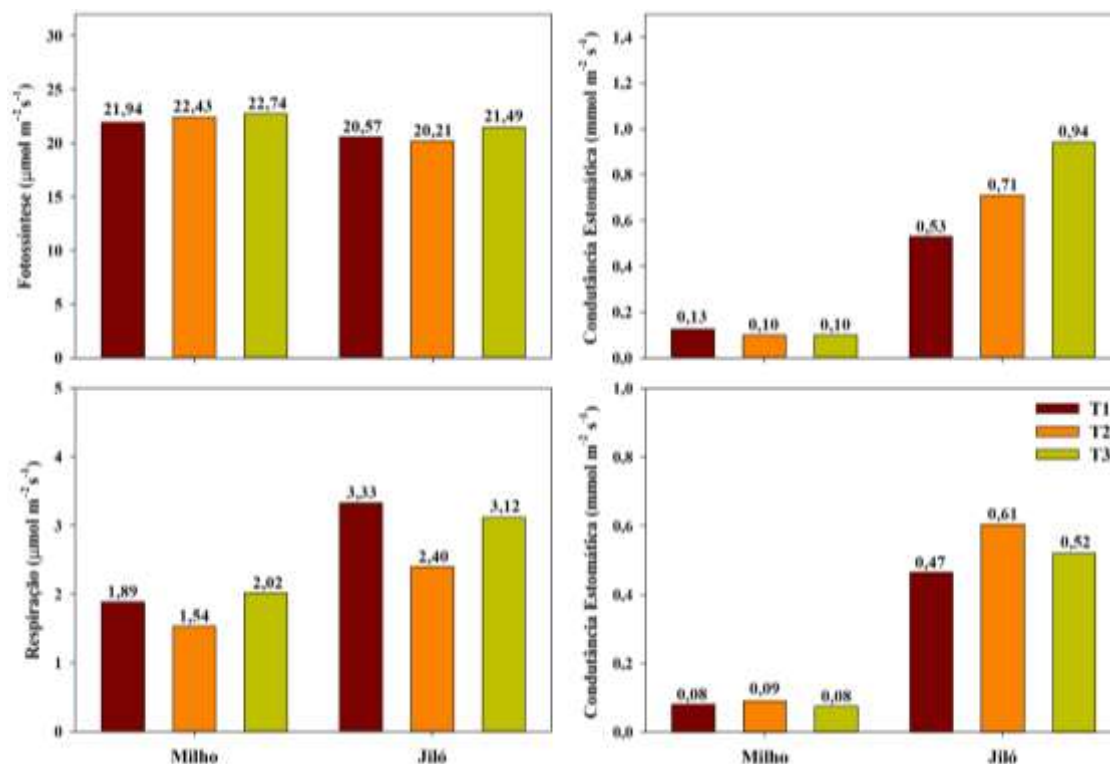


Figura 7. Fotossíntese, condutância estomática e respiração de plantas de milho e jiló cultivadas em casa de vegetação sob regime hídrico severo, moderado e leve (T1 = 50%; T2 = 65% e T3 = 90%, respectivamente, da umidade do solo).

Contudo, estes resultados evidenciam que a água foi o fator limitante para a expressão das taxas fotossintéticas ótimas entre as espécies, alertando sobre a busca por melhoramentos genéticos que otimizem a eficiência do uso da água, principalmente para países em condições de baixa disponibilidade hídrica. Essa otimização deve priorizar não só o jiló, mas as espécies do tipo C3 em geral, as quais representam por volta de 85% das espécies de plantas superiores (YAMORI *et al.*, 2014), e a possibilidade de manipulação do maquinário fotossintetizante C4 para plantas C3 ainda permanece um enorme desafio (Wang *et al.*, 2012).

Por outro lado, plantas C4 como o milho é uma commodity que tem seu crescimento vegetativo fortemente afetado pelo estresse hídrico, e uma redução de 40% da disponibilidade hídrica em escala global foi detectada como sendo a causa da perda de produção de milho em 39,3% no período de 1980 a 2015 (Daryanto *et al.*, 2016). Portanto, seu cultivo necessita de estratégias de manejo para o adequado uso da água cada vez mais eficientes, ou mesmo inovadores, em ambientes com pouca disponibilidade hídrica ou tendência a perda da água disponível para irrigação.

4 CONCLUSÕES

O regime hídrico induzido severo afetou significativamente os parâmetros morfológicos avaliados, desde a germinação, emergência e até os estádios fenológicos (C4) e expansão foliar (C3), com maiores restrições para o crescimento do jiló.

O milho (C4) desempenhou maior eficiência fotossintética em relação ao jiló (C3), mesmo em condições de regime hídrico severo.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- ARANTES, M. K.; SILVA FILHO, M. P.; PENNACCHI, J. P.; MENDONÇA, A. M. C.; BARBOSA, J. P. R. A. D. (2020). Phenotypic plasticity of leaf anatomical traits helps to explain gas-exchange response to water shortage in grasses of different photosynthetic types. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 32, p. 341-356, 2020. <https://doi.org/10.1007/s40626-020-00190-x>
- BARROS, J. R. A.; GUIMARÃES, M. J. M.; SIMÕES, W. L.; MELO, N. F. D.; & ANGELOTTI, F. Water restriction in different phenological stages and increased temperature affect cowpea production. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 45, p. e022120, 2020. <https://doi.org/10.1590/1413-7054202145022120>
- BANSAL, S.; THAKUR, A.; SINGH, S.; BAKSHI, M.; & BANSAL, S. Changes in crop physiology under drought stress: A review. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v. 8, n. 4, p. 1251-1253, 2019.
- BATISTA, I. M. P. **Recomendação de calagem para alguns solos do Estado do Amazonas**. Universidade Federal do Amazonas, 2014. 46p. Tese (Doutorado em Agronomia Tropical), Universidade Federal do Amazonas. <https://tede.ufam.edu.br/bitstream/tede/4039/2/TeseIza%20M%20P%20Batista.pdf>
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**, Jaboticabal, 42 p. SP: FUNEP, 2003.
- CUI H. Challenges and approaches to crop improvement through C3-to-C4 engineering. **Frontiers in plant science**, v. 12, p. 715391, 2021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.715391>
- DA MATA, C. R.; DE CASTRO, A. P.; LANNA, A. C.; BORTOLINI, J. C.; & DE MORAES, M. G. Physiological and yield responses of contrasting upland rice genotypes towards induced drought. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 29, n. 2, p. 305-317, 2023. <https://doi-org.ez2.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s12298-023-01287-8>
- DARYANTO, S.; WANG, L.; JACINTHE, P.-A. Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. **PloS one**, v. 11, n. 5, p. e0156362, 2016. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156362>

FERREIRA, D. F. SISVAR: A computer analysis system to fixed effects split plot type designs: Sisvar. **Brazilian Journal of Biometrics**, v. 37, n. 4, p. 529-535, 2019. <https://doi.org/10.28951/rbb.v37i4.450>

FREIRE, J. C.; RIBEIRO, M. A. V.; BAHIA, V. G.; LOPES, A. S.; AQUINO, L. D. Resposta do milho cultivado em casa de vegetação a níveis de água em solos da região de Lavras (MG). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 4, n. 1, p. 5-8, 1980.

GATABAZI, A.; MARAIS, D.; STEYN, M. J.; ARAYA, H. T.; MOFOKENG, M. M.; & MOKGEHLE, S. N. Evaluating growth, yield, and water use efficiency of African and commercial ginger species in South Africa. **Water**, v. 11, n. 3, p. 548, 2019. <https://doi.org/10.3390/w11030548>

HALLI, H. M.; ANGADI, S.; KUMAR, A. et al. Assessment of planting method and deficit irrigation impacts on physio-morphology, grain yield and water use efficiency of maize (*Zea mays* L.) on vertisols of semi-arid tropics. **Plants**, v. 10, n. 6, p. 1094, 2021. <https://doi.org/10.3390/plants10061094>

HUSSAIN, H. A.; MEN, S.; HUSSAIN, S.; CHEN, Y.; ALI, S.; ZHANG, S.; ZHANG, K.; LI, Y.; XU, Q.; LIAO, C.; WANG, L. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 3890, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>

KILLI, D.; BUSSOTTI, F.; RASCHI, A.; HAWORTH, M. Adaptation to high temperature mitigates the impact of water deficit during combined heat and drought stress in C3 sunflower and C4 maize varieties with contrasting drought tolerance. **Physiologia plantarum**, v. 159, n. 2, p. 130-147, 2016. <https://doi.org/10.1111/ppl.12490>

KAPOOR, D.; BHARDWAJ, S.; LANDI, M.; SHARMA, A.; RAMAKRISHNAN, M.; & SHARMA, A. The impact of drought in plant metabolism: How to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. **Applied Sciences**, v. 10, n. 16, p. 5692, 2020. <https://doi.org/10.3390/app10165692>

LIAO, K. L.; JONES, R. D.; MCCARTER, P.; TUNC-OZDEMIR, M.; DRAPER, J. A.; ELSTON, T. C.; & JONES, A. M. A shadow detector for photosynthesis efficiency. **Journal of theoretical biology**, v. 414, p. 231-244, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2016.11.027>

MALAVOLTA, E. **Elementos de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980.

MIAMOTO, J. B. M.; AAZZA, S.; RUAS, N. R.; CARVALHO, A. A.; PINTO, J. E. B. P.; RESENDE, L. V.; BERTOLUCCI, S. K. V. Optimization of the extraction of polyphenols and antioxidant capacities from two types of *Solanum gilo* raddi using response surface methodology. **Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants**, v. 16, p. 100238, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2019.100238>

MORALES, F.; ANCÍN, M.; FAKHET, D.; GONZÁLEZ-TORRALBA, J.; GÁMEZ, A. L.; SEMINARIO, A.; & ARANJUELO, I. Photosynthetic metabolism under stressful growth conditions as a bases for crop breeding and yield improvement. **Plants**, v. 9, n. 1, p. 88, 2020. <https://doi.org/10.3390/plants9010088>

PEIXOTO, C. P. **Princípios da fisiologia vegetal: teoria e prática**. Ed.– Rio de Janeiro: Pod, 2020. 256 p.

PIPATSITEE, P.; THEERAWITAYA, C.; TIASARUM, R.; SAMPHUMPHUANG, T.; SINGH, H. P.; DATTA, A.; CHA-UM, S. Physio-morphological traits and osmoregulation strategies of hybrid maize (*Zea mays*) at the seedling stage in response to water-deficit stress. **Protoplasma**, p. 1-15, 2021. <https://doi.org/10.1007/s00709-021-01707-0>

SANTOS JUNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. **Forest ecology and management**, v. 226, n. 1-3, p. 299-309, 2006. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.042>

SANTOS, R. D.; SANTOS, H. G.; KER, J. C.; ANJOS, L. H. C.; SHIMIZU, S. H. **Manual de descrição e coleta de solos no campo**. 7. ed. Viçosa. Sociedade brasileira de Ciência do solo.2018, 102 p.

SELEIMAN, M. F.; AL-SUHAIBANI, N.; ALI, N.; AKMAL, M.; ALOTAIBI, M.; REFAY, Y.; DINDAROGLU, T.; ABDUL-WAJID, H.H. & BATTAGLIA, M.L. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. **Plants**, v, 10, n. 2, p.259, 2021. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>

SOURESHJANI, H. K.; NEZAMI, A.; KAFI, M.; & TADAYON, M. Responses of two common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes to deficit irrigation. **Agricultural Water Management**, v. 213, p. 270-279, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.09.038>

SONG, L.; JIN, J.; HE, J. Effects of severe water stress on maize growth processes in the field. **Sustainability**, v. 11, n. 18, p. 5086, 2019. <https://doi.org/10.3390/su11185086>

SONMEZ, M. C.; OZGUR, R.; UZILDAY, B.; TURKAN, I.; GANIE, S. A. Redox regulation in C3 and C4 plants during climate change and its implications on food security. **Food and Energy Security**, p. e387, 2022. <https://doi.org/10.1002/fes3.387>

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

VELJKOVIĆ, V. B.; BIBERDŽIĆ, M. O.; BANKOVIĆ-ILIĆ, I. B.; DJALOVIĆ, I. G.; TASIĆ, M. B.; NJEŽIĆ, Z. B.; STAMENKOVIĆ, O. S. Biodiesel production from corn oil: A review. **Renewable and Sustainable Energy Reviews**, v. 91, p. 531-548, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2018.04.024>

VITKAUSKAITE, G. & VENSKAITYTE, L. Differences between C3 (*Hordeum vulgare* L.) and C4 (*Panicum miliaceum* L.) plants with respect to their resistance to water deficit. **Zemdirbyste Agriculture**, v. 98, p. 349-356, 2011. Acessado em dezembro, 2022. Disponível em: <<https://hdl.handle.net/20.500.12259/42239>>.

WANG, C.; GUO, L.; LI, Y.; WANG, Z. Systematic comparison of C3 and C4 plants based on metabolic network analysis. **BMC systems biology**, p. 1-14, 2012. <https://doi.org/10.1186/1752-0509-6-s2-s9>

XING, H.; ZHOU, W.; WANG, C.; LI, L.; LI, X.; CUI, N.; HAO, W.; LIU, F.; WANG, Y. Excessive nitrogen application under moderate soil water deficit decreases photosynthesis, respiration, carbon gain and water use efficiency of maize. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 166, p. 1065-1075, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.014>

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis research**, v. 119, p. 101-117, 2014. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6>

ZAREI, T. Balancing water deficit stress with plant growth-promoting rhizobacteria: A case study in maize. **Rhizosphere**, p. 100621, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100621>