

DÉFICIT HÍDRICO E OS PROCESSOS MORFOLÓGICO E FISIOLÓGICO DAS PLANTAS

Reginaldo Ferreira Santos¹ e Reimar Carlesso²

RESUMO

Esta breve revisão de literatura tem como objetivo abordar alguns aspectos dos fatores morfológicos e fisiológicos que, direta ou indiretamente, influenciam na habilidade das plantas em adaptar-se a diferentes condições de déficit hídrico durante seu crescimento e desenvolvimento. A sensibilidade do desenvolvimento das folhas ao déficit hídrico pode mudar no transcorrer do dia ou nas diferentes estações do ano, porém a limitação de expansão na área foliar pode ser considerada como uma primeira reação das plantas a esse déficit. Plantas cultivadas sob condições adequadas de suprimento hídrico são, normalmente, menos resistentes ao déficit hídrico e, quando da ocorrência rápida do déficit hídrico, os mecanismos morfofisiológicos são severamente afetados, pois a planta necessitaria adaptar-se rapidamente a esta situação de déficit; entretanto, quando o déficit hídrico ocorre gradualmente e/ou no início do ciclo, mais facilmente ocorre a adaptação das plantas. A tolerância da planta ao déficit hídrico parece ser um importante mecanismo de resistência para manter o processo produtivo em condições de baixa disponibilidade de água às plantas. “Por isso, a importância de se abordar alguns aspectos dos fatores morfológicos e fisiológicos que influenciam a habilidade das plantas na adaptação a situações de déficit hídrico.”

Palavras-chave: déficit hídrico, morfologia, fisiologia

WATER DEFICIT AND MORPHOLOGIC AND PHYSIOLOGIC BEHAVIOR OF THE PLANTS

ABSTRACT

This brief review of literature has the objective of discussing some aspects of the morphological and physiological factors that directly or indirectly influence the plant's ability to adapt to different soil water deficit conditions during its growth and development. The sensitivity of leaf development to water deficits may change during the daytime or during the season of the year. The reduction of the plant leaf area may be considered as the first plant response to water deficit. Plants cultivated under irrigated conditions are usually less resistant to water deficit. A rapid development of water deficit may accelerate morphologic and physiologic changes in the plants. However, the gradual development of water deficit by plants growing in most field situations allows slow and continual adjustments in physiological processes. The plant adaptation to soil water deficit is important to maintain the production capacity in conditions of restricted water availability to the plants.

Key words: water deficit, morphology, physiology

¹ Engenheiro Agrônomo, M.Sc., Doutorando em Agronomia na Área de Concentração de Irrigação e Drenagem na Faculdade de Ciências Agrônômica da UNESP/Botucatu, SP, Bolsista da CAPES, Professor do Departamento de Engenharia da UNIOESTE/PR, E-mail pgirrigacao@fca.unesp.br Fone: (014)821-3883, CP 237, CEP 18603-970, Botucatu, SP

² Engenheiro Agrônomo, Ph.D., bolsista do CNPq, Professor Titular do Departamento de Engenharia Rural, CCR/ UFSM, CEP 97119-900, Santa Maria, RS

INTRODUÇÃO

A ocorrência de déficit hídrico em plantas cultivadas afeta o crescimento e o desenvolvimento das culturas em todo o mundo. Desde os antigos povos sumérios, o homem tem procurado uma alternativa mais efetiva do aproveitamento da água para superar os efeitos do déficit hídrico às plantas.

O déficit hídrico é uma situação comum à produção de muitas culturas, podendo apresentar um impacto negativo substancial no crescimento e desenvolvimento das plantas (Lecoeur & Sinclair, 1996); assim, existe um conflito entre a conservação da água pela planta e a taxa de assimilação de CO₂ para produção de carboidratos (Taiz & Zeiger, 1991). A necessidade em se resolver este conflito leva a planta a desenvolver mecanismos morfofisiológicos, que as conduzem a economizar água para uso em períodos posteriores (McCree & Fernández, 1989) levando assim as plantas a tentarem atingir a produção de sementes.

A deficiência hídrica provoca alterações no comportamento vegetal cuja irreversibilidade vai depender do genótipo, da duração, da severidade e do estágio de desenvolvimento da planta. Segundo Levitt (1980) no entendimento das respostas das plantas ao déficit hídrico é de fundamental importância se quantificar a capacidade de armazenamento de água no solo e analisar a influência dos mecanismos de adaptação das plantas à redução da disponibilidade de água no solo pois, de acordo com Kiehl (1979) a quantidade de água armazenada no solo disponível às plantas varia com a textura e as características físicas do solo, levando a planta a apresentar diferentes respostas em seus mecanismos de resistência morfofisiológicos.

Uma das muitas atuações da pesquisa está em se direcionar para um entendimento mais completo das respostas das plantas ao déficit hídrico; para isto, necessita-se de um programa amplo, multidisciplinar, que aborde os elementos de meteorologia, física do solo, agronomia, fisiologia e o conhecimento do crescimento e desenvolvimento das plantas, para que esses elementos possam contribuir para uma solução comum no entendimento da resposta das plantas ao déficit hídrico.

A frequência e a intensidade do déficit hídrico constituem os fatores mais importantes à limitação da produção agrícola mundial. De acordo com Ortolani & Camargo (1987) sem se considerar os efeitos extremos, esta limitação é responsável por 60 a 70% da variabilidade final da produção, razão por que, no planejamento da agricultura irrigada, é de fundamental importância o conhecimento das condições meteorológicas durante o período de desenvolvimento das plantas, principalmente quanto aos períodos de baixa precipitação e elevada demanda na evapotranspiração. Na agricultura de sequeiro, entretanto, a prioridade é associar a época de plantio ao período mais adequado de disponibilidade de água às plantas, principalmente em regiões de baixas latitudes.

Esta revisão tem como objetivo analisar efeitos do déficit hídrico em variáveis morfofisiológicas das plantas e na sua habilidade em adaptar-se às condições de déficit hídrico durante o seu desenvolvimento.

O DÉFICIT HÍDRICO E O DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS

Solos argilosos com textura mais fina retêm água em maior quantidade que os solos de textura arenosa, devido à maior área superficial e a poros menores entre partículas (Taiz & Zeiger,

1991). A medida em que o solo seca, torna-se mais difícil às plantas absorverem água, porque aumenta a força de retenção e diminui a disponibilidade de água no solo às plantas (Bergamaschi, 1992). De acordo com Ludlow & Muchow (1990) a redução no conteúdo de água no solo causa significativa variação na distribuição e desenvolvimento radicular, podendo mudar o período de disponibilidade e a quantidade de água disponível para as plantas. Desta forma, nem toda a água que o solo armazena é disponível às plantas (Carlesso, 1995).

O suprimento de água para uma cultura resulta de interações que se estabelecem ao longo do sistema solo-planta-atmosfera. As influências recíprocas entre esses componentes básicos tornam o sistema dinâmico e fortemente interligado, de tal forma que a condição hídrica da cultura dependerá sempre da combinação desses três segmentos. A medida em que o solo seca, torna-se mais difícil às plantas absorver água, porque aumenta a força de retenção e diminui a disponibilidade de água no solo às plantas. Entretanto, quanto maior for a demanda evaporativa da atmosfera mais elevada será a necessidade de fluxo de água no sistema solo-planta-atmosfera.

O movimento da água do solo para a atmosfera através da planta depende das características físicas do solo. Em um extremo, encontram-se os solos arenosos, que possuem menor área superficial e apresentam grandes espaços porosos ou canais entre as partículas; em outro extremo, solos argilosos, com partículas e poros menores, que dificultam a drenagem e retêm a água mais firmemente. Essas características interferem na capacidade de retenção da água no solo e, assim, com exceção aos solos do cerrado, a capacidade de retenção de água é maior em solos de textura argilosa e com alto teor de matéria orgânica e menor em solos de textura arenosa (Kiehl, 1979; Taiz & Zeiger, 1991).

Segundo Carlesso (1995) o suprimento de água às plantas é determinado pela habilidade da cultura em utilizar a água armazenada no solo, enquanto a demanda da atmosfera, por outro lado, está relacionada à combinação dos fatores meteorológicos interagindo com o dossel vegetativo da cultura.

A resposta das plantas ao potencial de água no solo tem sido estudada por muitos pesquisadores; entretanto, o potencial de água no solo não indica, de maneira geral, as condições de déficit ou excesso de água na profundidade do solo explorado pelo sistema radicular das plantas (Carlesso, 1995). Desta forma, Ritchie et al. (1972) e Carlesso (1995) fazem restrição ao uso do potencial de água no solo para caracterizar a intensidade de ocorrência de déficit hídrico.

Ritchie et al. (1972) sugerem que a resposta fisiológica das plantas ao déficit hídrico seja avaliada em função da água disponível no solo. Esta proposta foi aprofundada por Sinclair & Ludlow (1986) ao proporem o estudo de resposta da planta à fração de água evapotranspirada. A fração de água evapotranspirada corresponde à diferença entre o conteúdo de água no solo na “capacidade de campo” e o conteúdo de água no solo em processo de ressecamento, que alcançar 10% da diferença entre o desenvolvimento da planta bem irrigada e em déficit hídrico. De acordo com os autores, a fração de água evapotranspirada tem sido utilizada para determinar uma imparcial e consistente resposta das plantas ao déficit hídrico ao longo do período de secamento do solo. Para a formação de grãos os autores apresentam o limite crítico da fração de água

evapotranspirada entre 0,25 a 0,35. Resultados similares foram encontrados por Gollan et al. (1986).

A água evapotranspirável ou água disponível no solo é definida pela diferença entre o conteúdo de água no solo, explorado pelo sistema radicular das plantas, entre o limite superior e o limite inferior de água disponível no solo (Ritchie, 1981; Carlesso, 1995). O limite superior de água disponível às plantas é definido como o determinado conteúdo de água no solo determinado 24 a 48 horas após a ocorrência da drenagem, a partir do umedecimento completo ou saturação do solo por irrigação ou precipitação. O limite inferior de água disponível às plantas é definido como o valor do conteúdo de água do solo depois que as plantas, desenvolvidas normalmente, estejam completamente senescentes com conseqüente extração de toda a água disponível no perfil do solo.

A capacidade de armazenamento de água disponível às plantas (CAD) é determinada pela diferença de conteúdo volumétrico de água entre o limite superior e inferior de disponibilidade, considerando-se cada camada do perfil do solo explorado pelo sistema radicular das plantas. Desta forma, a água do solo disponível às plantas é definida para uma combinação particular solo-cultura. As características químicas, físicas e biológicas do solo têm influência direta na quantidade de água no solo disponível às plantas; assim, se houve qualquer restrição física, química ou biológica, em alguma camada do perfil do solo, que altere o desenvolvimento do sistema radicular, a disponibilidade será afetada porque essa água armazenada não pode ser extraída pelas plantas. Por outro lado, na determinação tradicional somente as características físicas do solo são utilizadas na avaliação do armazenamento de água no solo, considerando-se que somente o potencial de água no solo influencie o desenvolvimento radicular e absorção de água, isto é, a quantidade de água armazenada no perfil do solo é conservadoramente a mesma, independente da cultura ou da existência de restrições ao desenvolvimento das plantas.

A fração de água disponível às plantas (FAD), razão entre a quantidade atual (conteúdo de água volumétrico das camadas do solo explorado pelo sistema radicular em um dia específico) e a quantidade potencial de água no solo, tem sido utilizada por Ritchie et al. (1972), Meyer & Green (1980), Rosenthal et al. (1987) e Carlesso (1993) como um indicativo da ocorrência de déficit hídrico. A vantagem da FAD sobre outros indicadores de déficit hídrico é que ela depende primariamente da taxa de uso da água e das propriedades do solo, as quais podem ser determinadas com relativa facilidade nas culturas a campo (Ritchie et al., 1972).

De modo geral e de acordo com Rosenthal et al. (1987) a taxa relativa de transpiração ou expansão foliar está correlacionada à FAD. Ritchie et al. (1972) encontraram que valores de FAD menores que 0,25 produziram significativa redução na área foliar de plantas de algodão e sorgo. Valores semelhantes foram relatados por Meyer & Green (1980), Grant et al. (1989) e Carlesso (1993); já as investigações de Rosenthal et al. (1987) demonstraram que a inibição no desenvolvimento da área foliar ocorreu quando a FAD foi inferior a 0,50.

EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO NOS PROCESSOS MORFOFISIOLÓGICOS DAS PLANTAS

A diminuição do conteúdo de água no solo afeta acentuadamente alguns processos morfofisiológicos, enquanto

outros são relativamente insensíveis. Segundo Kelling (1995) o efeito do déficit hídrico sobre a produção das culturas está vinculado ao período de ocorrência durante o desenvolvimento das plantas. Para Chaves (1991) a extensão dos efeitos do déficit hídrico nas espécies vegetais depende da sua intensidade e da duração da capacidade genética das plantas em responder às mudanças do ambiente. Grant (1992) afirma que o desenvolvimento de mecanismos de adaptação das plantas é influenciado pelo nível de CO₂, pela radiação solar, temperatura e umidade relativa do ar.

A resposta mais proeminente das plantas ao déficit hídrico, segundo McCree & Fernández (1989) e Taiz & Zeiger (1991), consiste no decréscimo da produção da área foliar, do fechamento dos estômatos, da aceleração da senescência e da abscisão das folhas. Quando as plantas são expostas a situações de déficit hídrico exibem, freqüentemente, respostas fisiológicas que resultam, de modo indireto, na conservação da água no solo, como se estivessem economizando para períodos posteriores.

A água, além de ser necessária ao crescimento das células, é um elemento essencial para a manutenção da turgescência. Dale (1988), trabalhando com beterraba açucareira, relata que uma pequena redução no potencial de água no solo afeta a divisão celular, porém não a expansão celular.

Para Petry (1991) a importância da manutenção do turgor nas células é permitir a continuidade dos processos de crescimento vegetal, expansão, divisão celular e fotossíntese; outro fator é a possibilidade de adiar a desidratação dos tecidos, podendo essas reservas serem usadas em períodos posteriores do ciclo. Uma vez iniciado o primórdio foliar, o tamanho final atingido é determinado pelo índice de duração da divisão e expansão celular. Experimentos de Páez et al. (1995) demonstraram que a expansão da célula foi o processo da planta mais sensível ao déficit hídrico. Outros efeitos do déficit hídrico incluem a redução no desenvolvimento das células, na expansão das folhas, transpiração e redução na translocação de assimilados (Hsiao, 1973). Para Michelena & Boyer apud Ball et al. (1994) plantas de milho não inibem a manutenção do turgor em condições de déficit hídrico, mas reduzem o desenvolvimento. Os trabalhos de Herrero & Johnson (1981) trabalhando com milho, e Ball et al. (1994) trabalhando com algodão, demonstraram que, em condições de déficit hídrico, há um acentuado declínio na expansão das folhas. Trabalhando também com milho, Carlesso (1993) demonstrou a influência do déficit hídrico no enrolamento da folha e na redução da alongação.

Muitos trabalhos têm procurado definir o limite crítico de água no solo, a partir do qual o desenvolvimento da planta e a produção da cultura são afetados significativamente. A limitação na área foliar pode ser considerada como uma primeira reação das plantas em relação ao déficit hídrico (Taiz & Zeiger, 1991). A sensibilidade do desenvolvimento das folhas ao déficit hídrico pode mudar durante o dia, ou nas diferentes estações do ano porém, de modo geral, o entendimento dos mecanismos utilizados pela planta é, segundo Shultz & Matthews (1993), ainda limitado.

DESENVOLVIMENTO DA ÁREA FOLIAR E SENESCÊNCIA DAS PLANTAS

A área foliar é um importante fator da produção e determina o uso da água pelas plantas e seu potencial de produtividade é severamente inibido quando exposta a déficit hídrico (Fernández

et al., 1996). A área foliar de gramíneas, nos trabalhos de Bittman & Simpson (1987) e em plantas de milho (Cirilo & Andrade, 1996) foi significativamente menor quando as plantas foram submetidas a déficit hídrico. Sob condições de déficit hídrico, o equilíbrio entre a produção de assimilados e a demanda para o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos é severamente afetado pela redução na área foliar fotossinteticamente ativa (Gerik et al., 1996).

Durante o desenvolvimento das plantas, a atividade fotossintética por área foliar aumenta com a idade da folha, até a sua expansão máxima, decrescendo após, até a sua senescência (Pimentel & Rossiello, 1995). De acordo com Hall apud Carlesso (1993) a senescência é um efeito comum para a cultura próximo à fase de maturação; no entanto, pode ocorrer também em situação de déficits hídrico severo. A senescência é um mecanismo de fundamental influência na produção final das culturas, pois reduz a área fotossinteticamente ativa da planta (Wolf et al., 1988). A redução no incremento do índice de área foliar está associada, usualmente, ao desenvolvimento foliar das plantas, em situações de déficit hídrico, podendo estar relacionada com a pequena redução no tamanho das folhas individuais ou com a menor produção de folhas; porém, plantas com déficit hídrico podem alterar a interceptação da radiação solar, através de modificações na exposição e duração da área foliar. Jamieson et al. (1995), em pesquisas realizadas com a cultura da cevada, verificaram que o índice de área foliar está relacionado à transpiração e que varia com a época de ocorrência do déficit hídrico.

Segundo Belaygue et al. (1996) a mudança no índice de área foliar em condições de déficit hídrico depende da mudança individual da área foliar que ocorre em cada folha. Lawlor et al. (1981), estudando os efeitos do déficit hídrico na cultura da cevada, verificaram que no período compreendido entre a emergência e a antese, o índice de área foliar, diminuiu significativamente em função da menor expansão e do número de folhas, além de antecipar a senescência. Para Belaygue et al. (1996) em muitas espécies, como o milho ou girassol, o número de folhas já é determinado geneticamente; entretanto, NeSmith & Ritchie (1992) relatam que ocorrência de déficit hídrico antes do florescimento das plantas reduz o número de folhas do milho.

O déficit hídrico aumenta a senescência das folhas (Wright et al., 1983); isto ocorre porque o solo seco não pode fornecer nitrogênio suficiente para suprir as necessidades de crescimento da cultura e o nitrogênio do interior da planta é retranslocado das folhas mais velhas para os pontos de crescimento; entretanto, a intensidade da senescência depende da quantidade de nitrogênio no solo, das reservas de nitrogênio na planta e da demanda de nitrogênio dos pontos de crescimento (Wolfe et al., 1988).

A senescência, comparada com a alongação das folhas, tem sido apresentada como um processo menos sensível ao déficit hídrico durante o crescimento vegetativo (Carlesso, 1993). Wolfe et al. (1988) demonstraram que a senescência das folhas é induzida pelo déficit hídrico durante o período de enchimento dos grãos e aumenta caso a planta possua um elevado número de grãos por unidade de área foliar. Smith & Nelson (1986) também verificaram influência direta da senescência das folhas na duração das folhas (número de dias decorrido entre a emergência e a senescência de uma folha) e no período de enchimento dos grãos.

De acordo com Rosenthal et al. (1987) o número de dias entre a emergência e a senescência de uma folha individual não é seriamente alterado quando o déficit hídrico se desenvolve gradualmente. Sivakumar & Shaw (1978) afirmaram que, em condições de déficit hídrico no solo, reduz-se a expansão das folhas, acelera a senescência, diminui o índice de área foliar e aumenta a abscisão das folhas. O aumento da senescência no dossel vegetativo tem sido identificado por Wullschlegler & Oosterhuis (1992) e Carlesso (1993) como uma limitação potencial na produtividade da cultura.

O DÉFICIT HÍDRICO E O SISTEMA RADICULAR DAS PLANTAS

O volume de solo explorado e o contato íntimo entre a superfície das raízes e o solo são essenciais para a absorção efetiva da água pelas raízes. O contato é maximizado pela emissão dos pelos radiculares, com conseqüente aumento na área superficial e na capacidade de absorção de água. Além disso, o déficit hídrico estimula a expansão do sistema radicular para zonas mais profundas e úmidas do perfil do solo. De acordo com Hoogenbomm et al. (1987) em condições de déficit hídrico há maior expansão das raízes, devido ao secamento da superfície do solo. Durante o desenvolvimento das plantas, a densidade e o comprimento de raízes aumentam até o início da floração das plantas, decrescendo posteriormente, com diminuição na eficiência de absorção de água (Huber et al. apud Pimentel & Rossiello, 1995).

O estudo de Ball et al. (1994) demonstram que o maior desenvolvimento das raízes ocorre nas camadas de solo, cuja disponibilidade de água foi maior. A expansão das raízes no campo foi mais afetada pelo déficit hídrico que a expansão das folhas e as raízes pequenas foram mais sensíveis ao déficit hídrico que as raízes médias e grandes. O desenvolvimento do sistema radicular nas camadas mais profundas do perfil possibilita, às plantas, explorar melhor a umidade e a fertilidade do solo, dependendo das características morfológicas e genótípicas da planta (Goldmann et al., 1989).

O efeito do excesso de Al^{+++} na zona das raízes freqüentemente impede seu desenvolvimento nas zonas mais profundas do solo, o que pode aumentar o efeito indireto do déficit hídrico (Kauffmann & Gardner, 1978). Embora apresentando suficiente quantidade de água no solo para o pleno desenvolvimento das plantas, Zafnejad et al. (1996) encontraram severos sintomas do efeito do déficit hídrico em plantas de trigo, devido à elevada concentração de Al^{+++} no solo.

Davies & Zhang (1991) sugerem que há evidências de sinais químicos das raízes que agem diretamente no comportamento dinâmico dos estômatos em condições de déficit hídrico no solo. Pimentel & Rossiello (1995) afirmaram que um ligeiro ressecamento do solo, mesmo que não afete as relações hídricas da parte aérea, causa um aumento na concentração de ácido abscísico (ABA) no xilema, provavelmente produzido na coifa das raízes, levando ao fechamento estomático e à diminuição da expansão celular. Segundo Zeevaart & Creelman (1988) o déficit hídrico promove uma rápida redistribuição e acumulação do ABA nos tecidos da planta; assim, de acordo com Hartong

& Davies apud Tuberosa et al. (1994), ocorre um aumento na concentração do ABA no apoplasto das células-guarda, reduzindo a condutância estomatal.

O ABA pode influenciar as respostas da planta ao déficit hídrico por regular as características morfofisiológicas das plantas (Tuberosa et al., 1994). Os experimentos de Lea et al. (1995) em plantas de milho cultivadas em campo e em laboratório, demonstraram que a acumulação de ABA originados nas raízes foi responsável pela restrição do desenvolvimento das folhas e pela manutenção do desenvolvimento do sistema radicular. Segundo Davies & Zhang (1991) o ABA pode desempenhar importante papel através de sinais químicos para comunicação das raízes com o dossel vegetativo, em resposta ao secamento do solo.

FOTOSÍNTESE E ACUMULAÇÃO DE CARBOIDRATOS NAS PLANTAS

A fotossíntese é o processo através do qual as plantas transformam a energia solar em energia química. As plantas são transformadoras primárias de energia solar e a sua eficiência é fator determinante na produtividade agrícola. Um entendimento melhor dos fatores que afetam a fotossíntese durante o déficit hídrico pode ajudar no entendimento dos mecanismos de resistência utilizados pela planta em situações de déficit hídrico (Lopes et al. 1988). Inúmeros pesquisadores têm investigado os efeitos do déficit hídrico na fotossíntese, entre eles Blum et al. (1991), Ritchie et al. (1990), Heitholt et al. (1991) e Morgan & Le Cain (1991).

A redução na atividade fotossintética pela redução na assimilação do CO₂ e a senescência das folhas são também indicadores do efeito do déficit hídrico de uma cultura (Faver et al., 1996). Begg & Turner (1976) demonstraram que os efeitos causados pelo déficit hídrico nos tecidos mais jovens da planta são maiores que nos tecidos adultos; porém, quando se interrompe o déficit o desenvolvimento é recuperado somente nas folhas mais jovens.

De acordo com Lopes et al. (1988) o déficit hídrico reduz o índice de troca de CO₂ e a sua condução para a folha, além de reduzir a concentração desse elemento nos espaços intercelulares. Após a interrupção do déficit hídrico, esses parâmetros tendem a voltar ao normal, porém não em sua plenitude, pois a velocidade de recuperação é reduzida. Segundo Mota (1983) a recuperação completa da fotossíntese é lenta quando a planta chega próximo ao ponto de murcha permanente, variando com a espécie vegetal, com o tipo de solo e com o método de aplicação da água de irrigação.

De acordo com Magalhães (1985) a formação do dossel e sua resposta sobre a fotossíntese e a produtividade das plantas estão relacionadas principalmente à quantidade de energia interceptada e absorvida. Ritchie et al. (1990), trabalhando com plantas de trigo sob dois manejos de água de irrigação (com e sem déficit hídrico) durante o período vegetativo e antese, observaram elevada taxa fotossintética para ambas as fases e manejos da água.

A fotossíntese desempenha importante papel na produção de uma cultura (Wullschlegler & Oosterhuis, 1990) pois o rendimento de grãos é potencialmente influenciado pela duração

da taxa de acumulação de carboidratos (Crafts-Brandner & Poneleit, 1992). De acordo com Jordan (1983) o déficit hídrico pode afetar a utilização de carboidratos, por alterar, basicamente, a eficiência com que os fotoassimilados são convertidos para o desenvolvimento de partes novas na planta. O déficit hídrico ocasiona mudanças na partição dos carboidratos no interior da planta, condicionando as plantas desenvolverem mecanismos de adaptação e resistência.

Quando a ocorrência do déficit hídrico é rápida, os mecanismos morfofisiológicos são severamente afetados e a planta necessita adaptar-se à nova situação, de forma rápida. Desta forma, plantas conduzidas em condições de irrigação normalmente apresentam menos resistência a situações de déficit hídrico no solo; já em plantas submetidas ao déficit hídrico gradual ou a deficiência de água no solo no início do seu ciclo, mais facilmente ocorre a adaptação das plantas. A tolerância da planta ao déficit hídrico parece ser um importante mecanismo de resistência, para a manutenção do processo produtivo em condições de baixa disponibilidade de água às plantas.

O estudo de Levitt (1980) demonstrou que, durante um déficit hídrico, os diversos ajustamentos fisiológicos da planta determinam as respostas adaptativas de ordem anatômica e morfológica, porém essas respostas sofrem variações de acordo com a espécie, a cultivar, o estado de desenvolvimento das plantas e duração com a intensidade do déficit hídrico. Segundo o mesmo autor, as plantas têm capacidade de resistir a períodos de déficit hídrico, procurando utilizar mecanismos que reduzam a perda de água.

O DÉFICIT HÍDRICO E A PRODUÇÃO DO MILHO

Investigações de Gerik et al. (1996) demonstraram sensível redução no rendimento de grãos da cultura do milho, causada pelo déficit hídrico. Para Tollenaar apud Cirilo & Andrade (1996) a produção de fitomassa depende, entre outros fatores, da duração do desenvolvimento da cultura e da disponibilidade de reservas nas plantas. Os trabalhos de Westgate & Boyer (1985), demonstraram que a ocorrência de déficit hídrico durante a fase de enchimento de grãos altera todo o desenvolvimento da planta.

O milho é relativamente tolerante ao déficit hídrico durante a fase vegetativa, porém demonstra extrema sensibilidade com decréscimo no rendimento de grãos se o déficit hídrico ocorrer na fase de florescimento e enchimento de grãos (Shaw apud Kasele et al., 1994). A consequência primária do déficit hídrico no rendimento de grãos ocorre devido à redução na expansão das folhas, à redução do aproveitamento dos nutrientes do solo e à redução na área fotossintética das plantas (Claassen & Shaw, 1970).

Limitação na disponibilidade de água no solo durante o período de pre-florescimento afeta o desenvolvimento das estruturas vegetativas das plantas, reduzindo a capacidade de produção de fitomassa pela cultura. Denmead & Shaw (1960) revelaram que a ocorrência de déficit hídrico se reflete em decréscimo de produção de milho em 25% antes da emissão dos estigmas e 50% na fase de florescimento.

A ocorrência de déficit hídrico durante o período de polinização aumenta o abortamento de sementes de milho.

Trabalhos de Schussler & Westgate (1991a e b) demonstram que a ocorrência de déficit hídrico durante a antese e logo após a fertilização, causa abortamento das flores de milho, reduzindo a produção, mesmo que ocorra a polinização. Schussler & Westgate (1994) observaram que a inibição da fotossíntese por seis dias durante o período de polinização eliminou, praticamente, a formação de grãos em plantas submetidas a déficit hídrico.

O enchimento de grãos também é afetado pelo déficit hídrico que ocorre após a antese (Kobata et al., 1992). Investigações de Zinselmeier et al. (1988) não evidenciaram a influência da ocorrência de déficit hídrico durante a antese, no rendimento de grãos de milho; entretanto, trabalhos de Herrero & Johnson (1981) e Bassetti & Westgate (1993) demonstraram efeitos significativos do déficit hídrico na redução do índice de expansão nos órgãos reprodutores femininos (estilete) durante a antese causando, assim, impacto negativo no rendimento de grãos.

Westgate & Boyer (1985), concluíram que o período após o início da formação do grão é por demais dependente do suprimento de assimilados, simplesmente porque a planta não tem reservas suficientes para manter o desenvolvimento dos grãos. Embora a antese seja considerada a fase mais vulnerável ao déficit hídrico, o período de enchimento de grãos também causa sérios decréscimos na massa de grãos (Quartar et al., 1987). O desenvolvimento dos grãos de milho é altamente dependente de um contínuo suprimento de assimilados para a espiga, decorrente da fotossíntese (Kiniry & Ritchie, 1985; Shussler & Westgate, 1991a).

O rendimento do milho é caracterizado pelo número de espigas por planta e pelo número de grãos por espiga, sendo estes os principais componentes da produção e particularmente sensíveis ao déficit hídrico (Lafitte & Edmeades, 1995). Segundo Cirilo & Andrade (1994ab) o número de grãos por espiga no milho dependerá das condições fisiológicas da planta no florescimento; no entanto, as condições climáticas durante o período de enchimento de grãos podem afetar a produção e a alocação de fotoassimilados para a formação dos grãos (Uhart & Andrade, 1991).

De acordo com Kiniry & Ritchie (1985) o estágio em que o número de grãos por espiga é mais sensível ao déficit hídrico compreende o período entre duas semanas antes e duas a três semanas após a antese; já Tollenaar et al. (1992) encontraram que o período mais crítico para a formação de grãos do milho é justamente o momento do florescimento. As investigações de Ney et al. (1994) demonstraram que o déficit hídrico causou significativo efeito na redução do número de grãos, quando ocorreu junto ou após, o florescimento e que sua massa final era função da taxa de desenvolvimento da planta e da duração do período de enchimento dos grãos. A ocorrência de déficit hídrico durante o período reprodutivo do milho reduz a formação da espiga (Herrero & Johnson, 1981). O número de espigas por planta de milho é determinado, geralmente, pelo suprimento de carboidratos e nitrogênio próximo ao florescimento (Lafitte & Edmeades, 1995).

CONCLUSÃO

Nas últimas décadas, muitos estudos foram conduzidos para avaliar o comportamento morfofisiológico das plantas em relação ao déficit hídrico; entretanto, considerações sobre o impacto da disponibilidade de água no solo sobre o crescimento

e desenvolvimento das plantas têm recebido pequena atenção por parte dos pesquisadores; além disso, necessita-se caracterizar a ocorrência do déficit hídrico em termos quantitativos e não qualitativamente, como atualmente tem sido utilizado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALL, R.A.; OOSTERHUIS, D.M.; MAUROMOUSTAKOS, A. Growth dynamics of the cotton plant during water-deficit stress. **Agronomy Journal**, Madison, v.86, p. 788-795, 1994.
- BASSETTI, P.; WESTGATE, M.E. Water deficit affects receptivity of maize of silks. **Crop Science**, Madison, v.33, p.279-282, 1993.
- BEGG, J.E.; TURNER, N.C. Crop water deficits. **Advances in Agronomy**, v.28, p.161-217, 1976.
- BELAYGUE, C.; WERY, J.; COWAN, A.A.; TARDIEU, F. Contribution of leaf expansion, rates of leaf appearance, and stolon branching to growth of plant leaf area under water deficit in white clover. **Crop Science**, Madison, v.36, p.1240-1246, 1996.
- BERGAMASCHI H. Desenvolvimento de déficit hídrico em culturas. In: BERGAMASCHI, H. **Agrometeorologia aplicada à irrigação**. Porto Alegre: UFRGS, Ed. Universidade, 1992. p.25-32.
- BITTMAN S.; SIMPSON, G.M. Soil water deficit effect on yield, leaf area, and net assimilation rate of three forage grasses: Crested wheatgrass, Madison smooth bromegrass, and altai wildrye. **Agronomy Journal**, Madison, v.79, p.768-774, 1987.
- BLUM, A.; JOHNSON, J.W.; RAMSEUR, E.L. The effect of a drying top soil and a possible non-hydraulic root signal on wheat growth and yield. **Journal of Experimental Botany**, Oxon, v.42, n.243, p.1225-1231, 1991.
- CARLESSO, R. **Influence of soil water deficits on maize growth and leaf area adjustments**. East Lansing: Michigan State University. 1993. Ph.D. Thesis
- CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extrível e a produtividade das culturas. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v.25, n.1, p.183-188, 1995.
- CHAVES, M.M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p.1-16, 1991.
- CIRILO, A.G.; ANDRADE F.H. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. **Crop Science**, Madison, v.34, p.1039-1043, 1994a.
- CIRILO, A.G.; ANDRADE F.H. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. **Crop Science**, Madison, v.34, p.1044-1046, 1994b.
- CIRILO, A.G.; ANDRADE, F.H. Sowing date and kernel weight in maize. **Crop Science**, Madison, v.36, p.325-331, 1996.
- CLAASSEN, M.M.; SHAW, R.H. Water deficit effects on corn. II Grain components. **Agronomy Journal**, Madison, n. 62, p. 652-655, 1970.
- CRAFTS-BRANDNER, S.J.; PONELEIT, C.G. Selection for seed growth characteristics: effect on leaf senescence in maize. **Crop Science**, Madison, v.32, p.127-131, 1992.
- DALE, J.E. The Control of Leaf Expansion. **Annual Review in Plant Physiology**, v.39, 267-95, 1988.
- DAVIES, W.J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in rying soil. **Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology**, Palo Alto, p.55-76, 1991.

- DENMEAD, O.T.; SHAW, R.H. The effects of soil moisture stress at different stages of growth on the development and yield of corn. **Agronomy Journal**, Madison, v.52, p. 272-274, 1960.
- FAVER, K.L.; GERIK, T.J.; THAXTON, P.M. et al. Late season water stress in cotton: Leaf gas exchange and assimilation capacity. **Crop Science**, Madison, v.36, p.922-928, 1996.
- FERNÁNDEZ, C.J.; McINNES, K.J.; COTHREN, J.T. Water status and leaf area production in water-and nitrogen-stressed cotton. **Crop Science**, Madison, v.36, p.1224-1233, 1996.
- GERIK, T.J.; FAVER, K.L.; THAXTON, P.M. et al. Late season water stress in cotton: I. Plant growth, water uses, and yield. **Crop Science**, Madison, v.36, p.914-921, 1996.
- GOLDMANN, I.L.; CARTER, T.E. Jr., PATTERSON, R.P. A detrimental interaction of subsoil aluminum and drought stress on the leaf water status of soybean. **Agronomy Journal**, Madison, v.81, n.3, p.461-463, 1989.
- GOLLAN, T.; PASSIOURA, J.B., MUNNS, R. Soil water status effects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. **Australian Journal Plant Physiology**, v.13, p.459-464, 1986.
- GRANT, R.F. Interaction between carbon dioxide and water deficits affecting canopy photosynthesis: simulation and testing. **Crop Science**, Madison, v.32, p.1322-1328, 1992.
- GRANT, R.F.; JACKSON, B.S.; KINIRY, J.R.; ARKIN, G.F. Water deficit timing effects on yield components in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v.81, n.1, p.61-65, 1989.
- HEITHOLT, J.J.; JOHNSON, R.C.; FERRIS, D.M. Stomatal limitation to carbon dioxide assimilation in nitrogen and drought-stressed wheat. **Crop Science**, Madison, v.31, p.133-139, 1991.
- HERRERO, M.P.; JOHNSON, R.R. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. **Agronomy Journal**, Madison, v.21, p.105-110, 1981.
- HOOGENBOOM, G.; HUCK, M.G.; PETERSON C.M. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. **Agronomy Journal**, Madison, v.79, p.697-614, 1987.
- HSIAO, T.C. Plant response to water stress. **Annual Review of Plant Physiology**, v.24, p.519-570, 1973.
- JAMIESON, P.D.; FRANCIS, G.S.; WILSON, D.R.; MARTIN, R.J. Effects of water deficits on evapotranspiration from barley. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.76, p.41-58, 1995.
- JORDAN, W.R. Whole plant response to water deficits: An overview. In TAYLOR, H.M., JORDAN, W.R., SINCLAIR, T.R. **Limitations to efficient water use in crop production**, Madison: ASA, CSSA, and SSA, 1983. p.289-317.
- KASELE, I.N.; NYIRENDA, F.; SHANAHAN, F.J. et al. Ethephon alters corn growth, water use, and grain yield under drought stress. **Agronomy Journal**, Madison, v. 86, p.283-288, 1994.
- KAUFFMANN, M.D.; GARDNER, E.H. Segmental liming of soil and its effect on the growth of wheat. **Agronomy Journal**, Madison, v.70, p.331-336, 1978.
- KELLING, C.R.S. **Efeito da disponibilidade de água no solo sobre os componentes do balanço hídrico e o rendimento do feijoeiro**. Santa Maria: UFSM, 1995. 91p. Dissertação Mestrado
- KIEHL, E.J. **Manual de edafologia**. São Paulo: Ceres, 1979. 191-215p.
- KINIRY, J.R.; RITCHIE, J.T. Shade-sensitive interval of kernel number of maize. **Agronomy Journal**, Madison, v.77, p.711-715, 1985.
- KOBATA, T.; PALTA, J.A.; TURNER, N.C. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. **Crop Science**, Madison, v.32, p.1238-1242, 1992.
- LAFITTE, H.R.; EDMEADES, G.O. Stress tolerance in tropical maize is linked to constitutive changes in ear growth characteristics. **Crop Science**, Madison, v.35, p.820-826, 1995.
- LAWLOR, D.W.; DAY, W.; JOHNSTON, A.E. Growth of spring barley under drought: crop development, photosynthesis, dry-matter accumulation and nutrient content. **Journal of Agriculture Science**, v.96, p.167-186, 1981.
- LEA, P.J.; AL-SULAIT, A.; PALMER, S.; DAVIE, W.J. Absorção e metabolismo de nitrogênio sobre estresse hídrico. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ESTRESSE AMBIENTAL: O MILHO EM PERSPECTIVA, 1995. Belo Horizonte, MG. **Anais... EMBRAPA/CNPMS**, 1995. v.1, p.163-194, 1995.
- LECOEUR, J.; SINCLAIR, R.T. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. **Crop Science**, Madison, v.36, p.331-335, 1996.
- LEVITT, J. **Response of plants to environmental stress**. II: Water radiation, salt and other stress. New York: Academic Press, 1980. 606p.
- LOPES, B.F.; SETER, T.L.; McDAVID, C.R. Photosynthesis and water vapor exchange of pigeonpea leaves in response to water deficit and recovery. **Crop Science**, Madison, v.28, p.141-145, 1988.
- LUDLOW, M.M. & MUCHOW, R.C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. **Advance in Agronomy**, São Diego, v.43, p.107-153, 1990.
- MAGALHÃES, A.C.N. Fotossíntese. In: FERRI, M.G. **Fisiologia vegetal**. São Paulo: EDUSP, 1985. 350p.
- McCREE, K.J.; FERNÁNDEZ, C.J. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. **Crop Science**, Madison, v.29, p.353-360, 1989.
- MEYER, W.S.; GREEN, G.C. Water use by wheat and plant indicator of available soil water. **Agronomy Journal**, Madison, v.72, p.253-257, 1980.
- MORGAN, J.A.; Le CAIN, D.R. Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes. **Crop Science**, Madison, v.31, p.443-448, 1991.
- MOTA, F.S. **Meteorologia agrícola**, 7. ed. São Paulo: Nobel, 1983.
- NeSMITH, D.S.; RITCHIE, J.T. Short- and long-term responses of corn to a pre-anthesis soil water deficit. **Agronomy Journal**, Madison, v.84, p.107-113, 1992.
- NEY, B., DUTHION, C.; TURC, O. Phenological response of pea to water stress during reproductive development. **Crop Science**, Madison, v.34, p.141-146, 1994.

- ORTOLANI, A.A.; CAMARGO, M.B.P. Influência dos fatores climáticos na produção. In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. **Ecofisiologia da produção agrícola**. Piracicaba: Instituto da Potassa e Fosfato, 1987. p.71-100.
- PÁEZ, A.; GONZÁLES, M.E.; YRAUSQUÍN, O.X., et al. Water stress and clipping management effects on guineagrass: I. Growth and biomass allocation. **Agronomy Journal**, Madison, v.87, p.698-706, 1995.
- PETRY, C. **Adaptação de cultivares de soja a deficiência hídrica no solo**. Santa Maria: UFSM, 1991. 106p. Dissertação Mestrado
- PIMENTEL, C.; ROSSIELO, R.O.P. Entendimento sobre relações hídricas. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ESTRESSE AMBIENTAL: O MILHO EM PERSPECTIVA, 1995, Belo Horizonte, MG. **Anais... EMBRAPA/CNPMS**, 1995. v.1. 449p. p.131-146.
- QUARTTAR, S.; JONES, R.L.; CROOKSTON, R.K. Effect of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernel growth and development. **Crop Science**, Madison, v.27, p.726-730, 1987.
- RITCHIE, J.T.; BURNETT, E.; HENDERSON, R.C. Dryland evaporative flux in a subhumid climate. 3. Soil water influences. **Agronomy Journal**, Madison v.64, p.168-173, 1972.
- RITCHIE, S.W.; NGUYEN, H.T.; HOLADAY, A.S. Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. **Crop Science**, Madison, v.30, p.105-111, 1990.
- ROSENTHAL, W.D.; ARKIN, G.F.; SHOUSE, P.L. et al. Water deficit effects on transpiration and leaf growth. **Agronomy Journal**, Madison, v.79, p.1019-1026, 1987.
- SCHUSSLER, J.R.; WESTGATE, M.E. Maize kernel set at low water potential. I. Sensitivity to reduced assimilates during early kernel growth. **Crop Science**, Madison, v.31, p.1189-1195, 1991a.
- SCHUSSLER, J.R.; WESTGATE, M.E. Maize kernel set at low water potential: II. Sensitivity to reduced assimilates at pollination. **Crop Science**, Madison, v.31, p.1196-1203, 1991b.
- SHULTZ, H.R.; MATTEWS, M.A. Growth, osmotic adjustment, and cell-wall mechanics of expanding grape leaves during water deficits. **Crop Science**, Madison, v.33, p. 287-294, 1993.
- SHUSSLER, J.R.; WESTGATE, M.E. Increasing assimilate reserve does not prevent kernel abortion at low water potential in maize. **Crop Science**, Madison, v.34, p.1569-1576, 1994.
- SINCLAIR, T.R.; LUDLOW, M.M. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. **Australian Journal Plant Physiology**, v.13, p.329-341, 1986.
- SIVAKUMAR, M.V.K.; SHAW, R.H. Relative evaluation of water stress indicators for soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v.70, p.619-623, 1978.
- SMITH, J.R.; NELSON, R.L. Relationship between seed filling period and yield among soybean breeding lines. **Crop Science**, Madison, v. 26, p.469-472, 1986.
- TAIZ, L.; ZEIGER. **Plant Physiology**. California: The Benjamin/ Cummings Publishing Company, Inc., Redwood City, 1991.
- TOLLENAAR, M.; DWYER, L.M.; STEWART, D.W. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. **Crop Science**, Madison, v.32, p.432-428, 1992.
- TUBEROSA, R.; SANGUINETI, M.C.; LANDI, P. Abscisic acid concentration in leaf and xylem sap, leaf water potential, and stomatal conductance in maize. **Crop Science**, Madison, v.34, p.1537-1563, 1994.
- UHART, S.A.; ANDRADE, F.H. Source-sink relations in maize grown in a cool-temperature area. **Agronomie**, v.11, p.863-875, 1991.
- WESTGATE, M.E.; BOYER, J.S. Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize. **Crop Science**, Madison, v.25, p.762-769, 1985.
- WOLFE, D.W.; HENDERSON, D.W.; HSIAO, T.C. et al. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize: I. Leaf area duration, nitrogen distribution, and yield. **Agronomy Journal**, Madison, v.80, p.859-864, 1988.
- WRIGHT, G.C.; SMITH, R.G.; McWILLIAM, J.R. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. I. Crop growth rate and yield response. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.34, p.615-626, 1983.
- WULLSCHLEGER, S.D.; OOSTERHUIS, D.M. Canopy leaf area development and age-class dynamics in cotton. **Crop Science**, Madison, v.32, p.451-456, 1992.
- WULLSCHLEGER, S.D.; OOSTERHUIS, D.M. Photosynthetic carbon production and use by developing cotton leaves and bolls. **Crop Science**, Madison, v.30, p.1259-1264, 1990.
- ZAFNEJAD, M.; CLARK, R.B.; RITCHEY, K.D.; BALIGAR, V.C.; PARRISH, D.J. Growth, photosynthesis and water relations of wheat grown on acid soil amended with coal combustion by-products. **Crop Science**, Madison, v.36, p.968-974, 1996.
- ZEEVAART, Z.R.; CREELMAN, R.A. Metabolism and physiology of abscisic acid. **Annual Review Plant Physiology**, v.39, p.439-473, 1988.
- ZINSELMEIER, C.; SHUSSLER, J.R.; JONES, R.J et al. Plant carbohydrate status and seed set at low water potentials in maize. **Plant Physiology**, v.86, p.75, 1988.