DETERMINAÇÃO DA TAXA FOTOSSINTÉTICA EM VARIEDADES E HÍBRIDOS DE MILHO (*Zea mays* L.)

CARLOS ALBERTO LABATE

Orientador: Prof. Dr. JOÃO RUBENS ZINSKY

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Agronomia. Área de concentração: Genética e Melhoramento de Plantas.

PIRACICABA
Estado de São Paulo - Brasil
Junho - 1984

AGRADECIMENTOS

Desejo aqui consignar os meus sinceros agradecimentos às seguintes pessoas e entidades que tornaram possível a realização deste trabalho:

. Prof. Dr. João Rubens Zinsly, pelos esclarecimentos e sugestões inestimáveis, e que, com admirável empenho, me deu eficiente orientação;

. Docentes do Departamento de Genética da ESALQ/USP, pelos ensinamentos recebidos;

. Prof. Dr. Eiichi Matsui, pelos ensinamentos e colaboração na construção do laboratório;

. Prof. Dr. Epaminondas Sansigolo de B. Ferraz e ao Departamento de Física e Meteorologia da ESALQ/USP, pela colaboração e empréstimo de equipamentos;

. Prof. Dr. Nilson Augusto Villa Nova, pelos ensinamentos e colaboração na construção do laboratório;

. Prof. Dr. Ernesto Paterniani, pela atenção e incentivo dispensados;

. Funcionários do Departamento e Instituto de Genética, especialmente aos Srs. Alaor de Oliveira, Antonio Pontin, José Maria da Silva e João Evangelista Cupi, pela extraordinária dedicação e cortesia no atendimento e colabora-

ção valiosa durante a montagem do equipamento;

, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão da bolsa de estudos;

, Ao amigo Itamar Soares de Melo pelo estímulo, ajuda e sugestões lucidas.

ÍNDICE

	<u>página</u>
RESUMO	vi
SUMMARY	viii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Generalidades	4
2.2. Diferenças varietais e aspectos genéticos relacionados ao processo fotossintético ...	8
2.3. Mutantes de milho e eficiência fotossintética ca	15
2.4. Eficiência na fixação de CO ₂ em plantas C ₃ e C ₄	17
3. MATERIAIS E MÉTODOS	20
3.1. Descrição e operação dos diferentes compo- nentes do equipamento para medir a taxa fo- tossintética	20
3.1.1. Funcionamento básico do sistema	20
3.1.2. Princípio de funcionamento do anali- sador de gás infravermelho	23
3.1.3. Sistema de iluminação	24
3.1.4. Sistema de Ar	25

	<u>página</u>
3.1.5. Controle de temperatura	28
3.2. Descrição das variedades utilizadas e deli neamento estatístico experimental	29
3.2.1. Variedades de milho analisadas	29
3.2.2. Delineamento estatístico	31
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	34
5. CONCLUSÕES	44
6. LITERATURA CITADA	45
APÊNDICE	53

DETERMINAÇÃO DA TAXA FOTOSSINTÉTICA EM
VARIEDADES E HÍBRIDOS DE MILHO (*Zea mays* L.)

Autor: CARLOS ALBERTO LABATE

Orientador: Prof. Dr. JOÃO RUBENS ZINSKY

RESUMO

O melhoramento genético de plantas tem contribuído de maneira substancial no aumento da produtividade das principais culturas. Os estudos de fisiologia da produção mostram que as plantas aproveitam cerca de 1% do total de energia fotossinteticamente disponível. Vários autores sugerem que a seleção de plantas mais eficientes na conversão de energia solar, aos níveis de 3 a 5%, é uma das vias mais importantes para conseguir maiores produções. A literatura, no entanto, apresenta-se contraditória quanto às possíveis relações entre fotossíntese e produção. O objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito da seleção para produção em milho, sobre a taxa fotossintética ($\text{mg de CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Para esse estudo foi construído um equipamento baseado nos trabalhos de PEARCE *et alii* (1976) e que utiliza um analisador de gás infravermelho acoplado a um conjunto de câmaras de acrílico, para as determinações da taxa fotossintética. Foram analisa-

das 14 variedades e 6 híbridos de milho, desde materiais pouco melhorados e raças indígenas até variedades melhoradas híbridos comerciais. As análises foram efetuadas na 3.^a folha a partir do pendão e na folha da espiga de cada planta. Os resultados mostraram a existência de diferenças estatisticamente significativas ao nível de variedades indisciplinando basicamente dois grupos. As variedades melhoradas e os híbridos comerciais apresentaram uma taxa fotossintética superior às variedades pouco melhoradas, demonstrando claramente uma estreita relação entre o aumento na produção e o aumento na taxa fotossintética.

DETERMINATION OF PHOTOSYNTHETIC RATE IN MAIZE
(*Zea mays* L.) VARIETIES AND HYBRIDS

Author: CARLOS ALBERTO LABATE

Adviser: Prof. Dr. JOÃO RUBENS ZINSKY

SUMMARY

Plant breeding have contributed with substantial importance to increase the productivity of the main crops. Crop physiology studies show that plants can utilize about 1% of the total photosynthetically active radiation. Many researchers suggest that selection of more efficient plants in conversion of solar energy at the levels of 3 to 5%, is the main way to achieve better yields. However, the data of literatura are very contradictory concerning the relationships between photosynthesis and yield. The objective of this work aimed to evaluate the selection effect to increase maize yield in relation to photosynthesis. To carry out this research, it was built an apparatus to measure photosynthesis based on the work of PEARCE *et alii* (1976) which use an Infra-red gas analyser with a team of plexiglass chambers. Twenty varieties were evaluated from less improved and indigenous varieties until improved varieties

and commercial hybrids. The measurements were done in the 3rd leaf from the tassel and ear leaf, for each plant. The results show estatistically significant differences at the level of varieties, discerning basically two groups. The recent varieties and hybrids had a higher photosynthetic rate than less improved varieties, showing a close relation between yield and photosynthesis.

1. INTRODUÇÃO

O melhoramento genético de plantas é uma das áreas de pesquisas, na agricultura, onde o homem tem obtido muito sucesso, principalmente nos últimos trinta anos, quando novos métodos de melhoramento foram desenvolvidos e também obteve-se uma grande evolução nos estudos de genética.

Com o crescimento da população humana e o aumento na demanda de alimentos e energia a partir da atividade agrícola, tornou-se evidente a necessidade em maximizar a eficiência dos processos que determinam uma maior produtividade das plantas. Entre esses fatores, a seleção de plantas que apresentam maior eficiência na conversão de energia solar em energia química através do processo fotossintético é uma das vias para aumentar a produtividade das principais culturas.

Não é sem razão que a partir da década de 70

tenha aumentado o interesse de muitos pesquisadores em selecionar plantas mais eficientes através de programas de melhoramento direcionados para incrementar a taxa fotossintética.

Por tratar-se de uma área de pesquisas recentes e pela necessidade do uso de equipamentos pouco comuns à rotina dos trabalhos de melhoramento, muitos pesquisadores mostraram-se pessimistas com relação ao sucesso desse novo horizonte. Além desses aspectos, vários trabalhos mostraram a não existência de qualquer relação entre fotossíntese e produção. Todos esses fatores contribuíram para desacelerar o entusiasmo dos pesquisadores. Porém, com o correr do tempo, o desenvolvimento de novas técnicas e equipamentos para avaliar a taxa fotossintética com maior precisão e, também, com o estudo de alguns processos como fotorrespiração e respiração, que limitam a eficiência da atividade fotossintética, foi possível um maior entendimento dos processos que estão presentes nos limites da produtividade.

Assim, parece importante que novos rumos sejam tomados nos programas de melhoramento de plantas considerando os vários parâmetros relacionados à fisiologia da produção.

O objetivo desse estudo foi avaliar o efeito da seleção para produção em milho sobre a taxa fotossintética. Foram avaliadas desde variedades pouco melhoradas até as variedades melhoradas e híbridos comerciais. Para a determinação da taxa fotossintética, inicialmente foi construído um equip

mento baseado nos trabalhos de PEARCE *et alii* (1976) que utiliza um conjunto de câmaras de acrílico e um analisador de gás infravermelho.

2, REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Generalidades

O processo fotossintético consiste na conversão de energia eletromagnética presente na porção visível da luz solar em energia química necessária às plantas para reduzir o CO_2 e sintetizarem matéria orgânica.

Através da fotossíntese as plantas armazenam uma quantidade de energia na forma de biomassa cerca de dez vezes o consumo de energia do mundo anualmente (HALL, 1982). A matemática desse processo torna-se mais fascinante quando calculamos a taxa de conversão em biomassa do total de energia que chega à superfície terrestre e é fotossinteticamente ativa, revelando um valor médio de 1% para as principais culturas (NICHIPOROVICH, 1980; NASYROV, 1978; HALL, 1982).

As pesquisas básicas sobre fotossíntese desen-

volvidas nos últimos anos demonstram a viabilidade em aumentar a eficiência de conversão de energia solar aos níveis de 3-5%, através de programas de melhoramento para maior taxa fotossintética. Segundo NASYROV (1978) o desenvolvimento de métodos e técnicas de seleção de plantas mais eficientes são os mais importantes meios para se aumentar a produtividade das principais culturas. O autor considera, ainda, que para atingir esses objetivos existem três caminhos:

1. Otimizar a estrutura da cobertura vegetal manipulando geneticamente a arquitetura das plantas.
2. Aumentar a eficiência fotossintética selecionando plantas mais eficientes na utilização da energia solar.
3. Uso racional dos insumos agrícolas.

O primeiro caminho é baseado em fatores morfológicos e agroecológicos em que, através de programas de melhoramento, consegue-se modificar a arquitetura das plantas pela introdução de genes que afetam a planta. Entre esses genes, pode-se citar para o milho, o gen braquítico-br-2 que atua encurtando os internódios sem causar alterações no número de folhas e tamanho das espigas; os genes "liguleless" (sem lígula), lg_1 , lg_2 e lg_3 que provocam a ausência da lígula nas folhas diminuindo o ângulo de inserção com o colmo.

A obtenção de plantas com folhas eretas permite uma maior penetração da luz solar. LOOMIS e WILLIAMS (1969) observaram que a intensidade de luz do meio dia, plantas de milho com folhas orientadas verticalmente tiveram uma vantagem na taxa de crescimento quando comparadas com plantas com folhas horizontais. DUNCAN *et alii* (1967) usaram um modelo simulado em computador para estudar a taxa de incremento de matéria seca em plantas de milho com folhas de diferentes ângulos, considerando também a inclinação solar. Os autores concluíram que para regiões temperadas as plantas com ângulos foliares de 80° com a horizontal seriam capazes de utilizar a energia solar mais eficientemente.

PENDLETON *et alii* (1968) utilizaram duas versões isogênicas de um híbrido simples de milho contrastantes com relação à orientação das folhas (versão com folhas horizontais e versão com folhas verticais, obtidas com a introdução do gen lg_2), plantados em alta densidade (59304 plantas/ha). O tratamento com folhas verticais mostrou um aumento na produção de 41% em relação à versão com folhas horizontais. Os mesmos autores manipularam mecanicamente o ângulo das folhas de um híbrido comercial, utilizando três tratamentos:

- a. todas as folhas orientadas com ângulo de 80 graus;
- b. somente as folhas acima da espiga com orientação de 80 graus;

c. folhas com orientação normal.

As plantas com as folhas acima da espiga orientadas com ângulo de 80° (b) tiveram as maiores produções.

Por outro lado, alguns estudos não têm mostrado vantagens na produção de grãos para híbridos com folhas erectas plantados em altas densidades (DUVICK e NOBEL, 1969; RUSSELL, 1972; HICKS e STUCKER, 1972). Segundo MOCK e PEARCE (1975) alguns problemas limitam a interpretação desses resultados, como por exemplo, os genótipos utilizados nesses estudos muitas vezes não apresentam tipos corretos de orientação das folhas, isto é, as folhas não são eretas em todo o comprimento, provocando um efeito "guarda-chuva" sobre as folhas inferiores. Outra fonte de erro refere-se à densidade de plantio, que, em muitos casos não foi suficientemente alta para produzir adequados índices de Área Foliar (IAF*) que permitiria aos genótipos com folhas eretas expressar todo seu potencial. As variações na angulação das folhas, também não foram suficientes para permitir uma diferenciação quanto à orientação das folhas. Os autores concluem que a orientação das folhas não é o único fator que limita a produção em condições de alta densidade de plantio, há a necessidade de selecionar plantas tolerantes a essas condições e que produzam ao menos

* O índice de área foliar (IAF) é definido como a relação entre a área total das folhas de uma planta e a área de solo ocupada.

uma espiga.

Como pode ser observado, os três caminhos propostos por NASYROV (1978) estão intimamente relacionados. De tal modo que o aumento da eficiência fotossintética depende não só de uma boa distribuição espacial das folhas, mas também, de um melhor índice de área foliar que permita um maior aproveitamento da radiação solar.

2.2. Diferenças varietais e aspectos genéticos relacionados ao processo fotossintético

Embora o melhoramento genético de milho tenha propiciado um significativo aumento na produção de grãos, poucos trabalhos têm sido conduzidos com o objetivo de aumentar o seu potencial fotossintético. Segundo JUGENHEIMER (1976) a produção dos milhos híbridos nos Estados Unidos aumentou 1,59 q*/ha/ano durante as duas últimas décadas, enquanto que na região do "Corn Belt", 1,9 q/ha/ano, no período de 1960 a 1973 (RUSSEL, 1974). RUSSELL (1974) sugere que esses aumentos foram conseguidos através do uso de híbridos altamente produtivos, aumento no emprego de adubos, maior controle de plantas daninhas e aumento na densidade de plantio. RUSSELL (1974) e DUVICK (1977) observaram que os híbridos comercializados por

*q = quintal = 100 quilogramas.

volta de 1970 permitiam maiores produções por colheita mecânica, maior resistência ao acamamento, melhor retenção da espiga, quando comparados com os primeiros híbridos e variedades utilizadas a quarenta anos atrás.

A fotossíntese é um fator primário que influencia o potencial de produção. Segundo CROSBIE *et alii* (1978) o milho apresenta uma alta capacidade fotossintética que pode ser aumentada através de um programa para maior eficiência fotossintética. Dessa forma, a obtenção de germoplasmas com maior capacidade fotossintética através de melhoramento e subsequente seleção para produção e outros caracteres agrônômicos de interesse, seria uma forma para produzir genótipos de milho com maior potencial de produção.

Os trabalhos prévios de CROSBIE *et alii* (1977) mostraram que as estimativas da variância aditiva foram 1,7 e 4,9 vezes maiores do que as estimativas da variância da interação genótipo x ambiente durante o estágio de desenvolvimento vegetativo (CER 1) e o período de enchimento de grãos (CER 2), respectivamente. As herdabilidades no sentido restrito foram de 0,58 para CER 1 e 0,80 para CER 2 e os valores da herdabilidade estimada foram 0,72 para CER 1 e 0,66 para CER 2. Os ganhos de seleção (15% de intensidade de seleção) foram 14 e 22% acima da média da população para CER 1 e CER 2, respectivamente.

CROSBIE *et alii* (1978) estudaram um dialélico

completo (pais, cruzamentos F_1 e recíprocos) entre oito linhagens (quatro, com alta taxa de troca de CO_2 e quatro, com baixa troca de CO_2). O objetivo do trabalho foi estimar a capacidade de combinação e a herança da taxa fotossintética nessas linhagens. As medidas foram feitas em duas fases: CER 1 e CER 2.

Os autores encontraram valores de heterose significativos para taxa de troca de CO_2 em CER 1, variando de 0,9-25,1% entre os cruzamentos e 0,0-53,8% para CER 2. Muitos cruzamentos exibiram sobredominância fenotípica para alta capacidade de troca de CO_2 , nos dois períodos de análises, sendo que um cruzamento apresentou sobredominância para baixa capacidade de troca de CO_2 em CER 1. A capacidade de combinação apresentou efeitos amplos na variação entre cruzamentos em ambos os períodos. A capacidade específica de combinação também foi significativa nos dois períodos. Uma alta correlação genotípica ($r = 0,74$) entre estágio de desenvolvimento (CER 1) e fase de enchimento de grãos (CER 2) foi encontrada. Os autores sugerem que a seleção para maior taxa fotossintética pode ser feita durante o período de desenvolvimento vegetativo, procedendo à recombinação dos genótipos desejáveis durante o florescimento.

CROSBIE *et alii* (1981a) analisaram o ganho durante os ciclos de seleção para altas taxas de troca de CO_2 entre linhagens de milho. Dez linhagens com altas taxas fo-

tossintéticas foram recombinadas três vezes até se obter uma população melhorada. Dessa população foi feito: 1 dialélico com híbridos simples e obteve-se todos os duplos cruzamentos possíveis.

Os resultados obtidos demonstraram que a taxa fotossintética aumentou com um ciclo de seleção. A seleção para altas taxas de troca de CO_2 no estágio de desenvolvimento aumentou a taxa fotossintética, tanto no estágio de desenvolvimento vegetativo quanto na fase de enchimento de grãos. Esses resultados, segundo os autores, parecem confirmar a hipótese de que a taxa fotossintética nos dois períodos selecionados é controlada pelo mesmo mecanismo genético. Os ganhos foram de 2,5 (4,7%) e 2,3 (5,7%) mg de $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ para o estágio de desenvolvimento vegetativo e fase de enchimento de grãos.

CROSBIE *et alii* (1981b) apresentam resultados de cinco ciclos de seleção recorrente fenotípica para alta taxa fotossintética em duas populações de milho e três ciclos de seleção para baixa taxa fotossintética em uma população. Os resultados demonstraram que cinco ciclos de seleção recorrente para alta taxa fotossintética durante o estágio de desenvolvimento vegetativo resultaram em aumentos significativos na fotossíntese, durante o estágio de desenvolvimento vegetativo e enchimento de grãos, nas duas populações com altas taxas fotossintéticas. Os ganhos genéticos de seleção para uma das

populações foram 1,6% para o estágio de desenvolvimento e 1,3% para a fase de enchimento de grãos e para a outra população foram aproximadamente iguais, 1,7% e 1,3% para o estágio de desenvolvimento e fase de enchimento de grãos, respectivamente. Os avanços genéticos para baixa taxa fotossintética foram consideravelmente menores para os dois períodos de seleção. Esses dados demonstram que a taxa fotossintética em milho pode ser aumentada através de um programa de seleção recorrente. Populações com altas taxas fotossintéticas podem ser excelentes fontes de germoplasma com um alto potencial de produção.

MONNA e TSUNODA (1979) observaram diferenças na taxa de absorção de CO_2 em folhas de dois híbridos simples de milho e suas linhagens. A taxa fotossintética por unidade de área foliar apresentou uma tendência a ser positivamente relacionada com o teor de nitrogênio, clorofila e matéria seca por unidade de área foliar. A alta taxa fotossintética por unidade de área foliar nos dois híbridos foi intimamente associada com uma relativa taxa de crescimento maior.

FOUSOVA e AVRATOVSCUCOVA (1973) promoveram um estudo para determinar o tipo de ação gênica na fotossíntese em milho. Os autores encontraram efeitos de dominância nos cruzamentos,

Valores significativos de heterose têm sido relatados para altas taxas fotossintéticas em milho (RUBTSOVA,

1960; DOROVSKAYA, 1963; FOUSOVA e AVRATOVSCUCOVA, 1967; MUSGRAVE, 1971; NAGY *et alii*, 1972). HEICHEL e MUSGRAVE (1969) reportaram valores variando de 2-97% de heterose. Esses autores determinaram a taxa fotossintética em diferentes variedades, linhagens e híbridos de milho, encontrando diferenças estatisticamente significativas.

MOSS (1960) mediu a taxa fotossintética em três linhagens e dois híbridos simples obtidos dessas linhagens. O autor não encontrou diferenças significativas na taxa fotossintética expressa com base na área foliar. ELMORE *et alii* (1967) também examinaram a taxa fotossintética em seis linhagens e três híbridos simples dessas linhagens e não encontraram diferenças significativas.

DUNCAN e HESKETH (1968) analisaram a taxa fotossintética em vinte e duas raças de milho coletadas em diferentes locais. Nesse trabalho, também foi considerado um híbrido comercial. Os autores observaram diferenças significativas na taxa fotossintética, embora tenham concluído que o melhoramento do milho efetuado durante séculos, pelos índios, não propiciou um correspondente aumento na taxa fotossintética.

Diferenças varietais também têm sido encontradas em outras variedades, IRVINE (1967) estudou a taxa fotossintética em 10 variedades, 4 híbridos de *Saccharum officinarum*, 6 híbridos interespecíficos e possíveis características

anatômicas das folhas que seriam potencialmente responsáveis por essas diferenças. Os materiais escolhidos foram caracterizados por colmo grosso, folhas largas e baixo conteúdo de sucrose e fibras. O autor concluiu que a taxa fotossintética variou significativamente entre as 10 variedades. Os híbridos de *S. officinarum* apresentaram menor taxa fotossintética do que os híbridos interespecíficos.

IRVINE (1975) realizou dois experimentos com o objetivo de identificar caracteres de folha e de arquitetura de plantas associados com altas taxas fotossintéticas ou com altas produções e também testar a associação entre a taxa fotossintética e produção. Correlações simples mostraram que a taxa fotossintética, em condições de baixa velocidade de ar, está intimamente associada com largura da folha, porosidade e peso específico da folha e pouco associado com o número de estômatos e peso de massa verde. A taxa fotossintética, por unidade de área foliar, não aumentou com o aumento de produção. As cultivares, com baixas taxas fotossintéticas, apresentaram uma área foliar duas vezes maior do que as plantas com altas taxas.

BHATT e RAO (1980) estudaram diferenças na taxa fotossintética em um híbrido intraespecífico e dois híbridos interespecíficos de algodão. O número de capulhos por planta no híbrido intraespecífico foi duas e três vezes maior do que o número de capulhos encontrados nos parentais, fêmea

e macho, respectivamente. A produção de sementes no híbrido intraespecífico, por planta, foi de duas a três vezes mais que os parentais. A taxa fotossintética do híbrido foi, também, consideravelmente maior que os parentais. Os dois híbridos interespecíficos foram maiores e tiveram mais nodos no ramo principal. A taxa fotossintética nos híbridos interespecíficos foi maior do que nos parentais.

DANTUMA (1973) encontrou diferenças na taxa fotossintética em variedades de trigo e cevada de diferentes origens. As máximas diferenças entre genótipos foram 22% e 20% para trigo e cevada, respectivamente. As taxas fotossintéticas diminuíram gradualmente com o envelhecimento das folhas. O baixo teor de nitrogênio e, como consequência, um menor conteúdo protéico nas folhas, teve um efeito na redução da taxa fotossintética. As folhas da mesma idade apresentaram correlação positiva entre taxa fotossintética e conteúdo protéico, o que não ocorreu com folhas de diferentes idades.

2.3. Mutantes de milho e eficiência fotossintética

O estudo da eficiência fotossintética em mutantes de milho com relação às plantas normais e as causas de uma menor eficiência dos mutantes, despertou, de há muito, o interesse dos pesquisadores. GAUDRY *et alii* (1976) compararam a taxa fotossintética em um híbrido normal de milho e o seu

mutante isogênico com opaco-2. Após dezesseis dias de desenvolvimento, os "seedlings" do híbrido normal apresentaram maior área foliar e maior peso de matéria seca e também, uma maior taxa líquida de absorção de CO_2 .

NEVRYANSKAYA (1978) relata a comparação da atividade fotossintética de plantas normais e mutantes opaco-2 de milho. A linhagem VIR-40 (normal) e o híbrido VSTRECHA tiveram uma maior taxa fotossintética, conteúdo de clorofila e carotenóides, coeficiente de absorção de energia radiante e peso de 1.000 grãos, do que os mutantes opaco-2.

GAUDRY *et alii* (1978) investigando as causas de menor produção de matéria seca dos 16 "seedlings" com o gene opaco-2 concluíram que a menor taxa de assimilação de CO_2 parece ser devido a uma menor eficiência de fixação bioquímica do CO_2 . As folhas das plantas normais apresentam um conteúdo de clorofila ligeiramente superior e também um melhor coeficiente de absorção de luz. Um fato interessante é que as duas linhagens (normal e opaco-2) não diferiram quanto à resistência estomatal e respiração noturna embora as plantas normais tenham apresentado uma taxa fotossintética bem superior às mutantes.

2.4. Eficiência na fixação de CO_2 em plantas C_3 e C_4

Por muitos anos, a principal via de assimilação do CO_2 conhecida na grande maioria dos organismos fotossintetizantes, era a carboxilação da enzima Ribulose 1-5 bisfosfato carboxilase (RuBPcase) formando um ácido com três carbonos, o 3 fosfoglicerídeo (PGA). Através de uma série de reações cíclicas o ácido 3-fosfoglicerídeo é reduzido até a formação de sucrose no interior dos cloroplastos. As plantas que possuem esta única via de fixação do CO_2 são conhecidas como C_3 e o ciclo de redução do ácido 3-fosfoglicerídeo é chamado de ciclo de Calvin-Benson.

O estudo da fixação do carbono tornou-se interessante na última década quando uma nova via de fixação foi descoberta em algumas gramíneas tropicais. Essas plantas fixam inicialmente o CO_2 através da enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEP) no interior dos cloroplastos das células do mesófilo. Por esse processo, o CO_2 é fixado na forma de um ácido com quatro carbonos, o oxaloacetato, que é então reduzido até malato ou aminado até aspartato. Posteriormente, o malato ou aspartato é transportado para o interior das células da bainha vascular onde sofre uma descarboxilação, liberando CO_2 que será refixado pelo ciclo de Calvin-Benson via RuBPcase no estroma dos cloroplastos. Essas plantas são conhecidas como C_4 .

As plantas C_4 apresentam como característica a compartimentalização das diferentes reações bioquímicas possuindo uma anatomia especial denominada "Anatomia Kranz" onde a bainha vascular é envolvida por duas camadas concêntricas de células com cloroplastos diferentes dos cloroplastos das células do mesófilo. Essas características permitem uma maior eficiência no processo de fixação do CO_2 , pouca ou nenhuma perda por fotorrespiração, baixo ponto de compensação, alta intensidade de saturação de luz e pouca ou nenhuma resposta à concentração de O_2 atmosférico.

Todas essas características que conferem uma maior eficiência na fixação do CO_2 estão relacionadas às características bioquímicas da enzima RuBPCase. Esta enzima possui dois tipos de atividades antagônicas, isto é, carboxilase e oxigenase. Na presença de CO_2 a enzima tem atividade carboxilase produzindo sucrose via ciclo de Calvin-Benson e na presença de O_2 tem-se a formação de glicolato que é o substrato para a fotorrespiração. O balanço entre Fotossíntese e Fotorrespiração depende da relação entre as concentrações de O_2 e CO_2 no interior das células. Nas plantas C_3 a menor eficiência de conversão em biomassa é função da variação nas concentrações de CO_2 e O_2 no mesófilo foliar, enquanto que nas plantas C_4 a enzima PEP carboxilase funciona bombeando o CO_2 para o interior da bainha vascular propiciando que a RuBPCase trabalhe saturada pelo substrato. Dessa forma, tem-se uma menor ou nenhuma atividade fotorrespiratória, uma vez que todo

CO₂ liberado será refixado pela PEP carboxilase.

ZELITCH (1982) apresenta uma tabela relacionando vários trabalhos de diferentes autores medindo a taxa fotossintética em plantas C₃ e C₄ em duas concentrações de O₂ (1-3% e 21%). As plantas C₄ não apresentaram efeito inibitório na taxa fotossintética em qualquer das condições, enquanto que em algumas plantas C₃, como beterraba e fumo, a porcentagem de inibição da taxa fotossintética sob 21% (valor médio da concentração de O₂ em condições atmosféricas), atingiu valores de 57 e 56% do total da fotossíntese, respectivamente.

Uma característica adaptativa das plantas C₃ para utilizar ao máximo o CO₂ é a presença de grande quantidade da enzima RuBPCase. MAURICE *et alii* (1979) determinaram a quantidade dessa enzima em plantas C₃ e C₄. Os autores encontraram valores de 7,7% do total de proteína solúvel em milho e 58,7% em fumo.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Descrição e operação dos diferentes componentes do equipamento para medir a taxa fotossintética

3.1.1. Funcionamento básico do sistema

A fotossíntese pode ser estimada através da determinação da taxa de troca de CO_2 de uma folha, planta ou de uma comunidade de plantas. Vários métodos existem para o estudo da fotossíntese em diferentes espécies de plantas, porém, muitos desses métodos têm seu emprego limitado a trabalhos relacionados aos estudos básicos sobre fotossíntese e não como um parâmetro de seleção em programas de melhoramento de plantas.

O método utilizado baseia-se no trabalho de PEARCE *et alii* (1976), o qual permite efetuar um grande núme-

ro de análises e com boa precisão. As determinações foram feitas em secções de folhas coletadas no campo, acondicionadas em sacos plásticos com água e levadas ao laboratório. Antes de se proceder às análises, as folhas foram recortadas em tamanho padrão e introduzidas, através de uma armação de fibra de vidro, na câmara de pré-condicionamento. Nesta câmara as folhas permaneceram durante 20-30 minutos sob uma baixa intensidade de luz. Posteriormente, esses pedaços de folhas foram transferidos para a câmara de análise onde foi determinada a taxa de assimilação de CO_2 utilizando um analisador de gás infravermelho. As análises foram feitas em condições de saturação de luz.

A Figura 1 ilustra a sistema básico.

1. Tomada de ar
2. Compressor de diafragma
3. Câmara de pressão
4. Conjunto de fluxômetros
5. Conjunto de umidificadores
6. Resistência
7. Termostato
8. Câmaras de pré-condicionamento
9. Câmara de análise
10. Jaqueta de água para refrigeração
11. Secção foliar

FIGURA 1. O ar é succionado do alto do prédio do Departamento de Genética (7 m de altura), através de uma tubulação de PVC, por um compressor de diafragma de alta capacidade. Daí é enviado para uma câmara de pressão que o distribui às várias câmaras. Passando antes por um conjunto de fluxômetros e umidificadores para evitar o ressecamento da folha. Na câmara de análise, uma parte do ar que chega é succionado por um pequeno compressor de diafragma do analisador de gás infravermelho, a um fluxo menor do que o de entrada, criando uma pressão positiva e prevenindo a entrada do ar do laboratório. Uma parte do ar proveniente da câmara de pressão vai para a célula de referência do analisador e, ao mesmo tempo, o ar que é retirado da câmara de análise com uma menor concentração de CO_2 , devido à atividade fotossintética, vai para a célula de análise. A diferença de concentração entre as duas células é obtida em vpm sendo, posteriormente, transformada em mg de $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pelo método de HESKETH e MOSS (1963).

- 12. Compressor de diafragma
- 13. Silicagel para desumidificar o ar
- 14. Analisador de gás infravermelho.

3.1.2. Princípio de funcionamento do analisador de gás infravermelho

O aparelho possui uma fonte de radiação infravermelha localizada nas extremidades de duas câmaras cilíndricas paralelas, denominadas: célula de referência e célula analítica (Figura 2). Um gás de referência (usualmente ar) passa através de uma das células, enquanto o gás da amostra (no caso, o ar da câmara foliar) passa na outra célula. Nas extremidades das duas células tem-se um detector que consiste de duas câmaras, contendo um gás padrão, separadas por uma fina membrana e um diafragma metálico. Os feixes de radiação infravermelha, provenientes da fonte, atravessam as células atingindo o detector. A absorção da radiação é diferencialmente proporcional à concentração de CO_2 contido nas células (analítica e referência) o que provoca expansões diferentes no gás do detector com uma deflexão na membrana. O aumento da distância ou da aproximação entre o diafragma e a placa metálica origina diferentes sinais elétricos que após serem amplificados são transmitidos a um cursor de escala localizado na parte frontal do aparelho, onde se obtém a leitura em vpm de CO_2 .

O analisador utilizado é da marca ADC. (The Analytical Development Company) modelo MK225II, Inglês.

FIGURA 2.

3.1.3. Sistema de iluminação

A câmara de pré-condicionamento recebeu uma intensidade de luz entre 700 e 900 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ em RFA*. Para obter tal intensidade luminosa foi utilizado um conjunto de 12 lâmpadas refletoras do tipo Comptalux facho médio de 100W da marca Philips, dispostas em duas fileiras paralelas, intercaladas por três lâmpadas fluorescentes de 20W do tipo Gro-Lux da marca Sylvania.

* As determinações da intensidade luminosa foram feitas dentro da faixa de energia radiante fotossinteticamente ativa (RFA) que compreende o comprimento de onda de 400-700 nm da luz visível.

A função da câmara de pré-condicionamento é promover um pré-tratamento para cada secção de folha antes de ser analisada, de modo a estabilizar as trocas de CO_2 .

O sistema misto de lâmpadas foi instalado numa plataforma regulável, permitindo o ajuste da altura em função da intensidade luminosa desejada.

A determinação da taxa fotossintética foi obtida em condições de saturação de luz. Segundo PEARCE *et alii* (1976) o milho necessita de aproximadamente $2.000 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$ em RFA para estar próximo à saturação. A intensidade luminosa utilizada foi de $2.100 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$, obtida com uma lâmpada de alta pressão a vapor de mercúrio (HPL) da marca General Electric, de 250W, instalada numa plataforma regulável.

As medidas das intensidades luminosas nas diferentes alturas do sistema de pré-condicionamento e de análise foliar foram feitas com um Sensor Quântico modelo Li 191 SB da marca Licor. Este aparelho mede o número de ftons do espectro luminoso em RFA, por unidade de área, por tempo. A medida é instantânea e a unidade é $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$.

3.1.4. Sistema de Ar

Em condições de trabalho o equipamento exige um fluxo de ar úmido e contínuo em cada câmara para que todas

as secções de folhas sejam avaliadas sob as mesmas condições.

Para manter o fluxo contínuo de ar foi instalado um compressor de ar direto que succiona o mesmo do topo do prédio do Departamento de Genética. Esse procedimento é necessário para evitar grandes variações na concentração de CO_2 no ar em função do monóxido de carbono expelido pelos automóveis.

O ar é então bombeado para uma câmara de pressão construída com um tubo de ferro galvanizado, com 7,2 cm de diâmetro e 100 cm de comprimento. Para regular as saídas de ar foram instalados registros especiais para gases com pontas-de-agulha.

As medidas dos fluxos de ar para cada câmara foram feitas através de um conjunto de fluxômetros, cada um ligado a um registro de saída da câmara de pressão. O princípio de funcionamento do fluxômetro é baseado no medidor de fluxo de água de Venturi, conforme esquema na Figura 3.

FIGURA 3.

O aparelho consiste num tubo de vidro em forma de U, contendo um determinado volume de mercúrio, ligado a um tubo transversal. No centro da união dos dois tubos tem-se um orifício capilar. O ar proveniente da câmara de pressão entra no fluxômetro e devido ao estreitamento no capilar ocorre um aumento na pressão interna que desloca a coluna de mercúrio proporcionalmente ao fluxo de ar que passa.

A calibração foi feita com o fluxômetro ligado a um pequeno compressor de diafragma e a um tubo de vidro (aproximadamente 2 metros de comprimento por 3 cm de diâmetro) com um volume conhecido.

Na parte inferior do tubo de vidro, onde entra

o ar, é colocado água com detergente. Quando o compressor é acionado a coluna de mercúrio é deslocada e o ar que passa pelo tudo de vidro promove a formação de bolhas que são deslocadas para a parte superior do tubo. Com um cronômetro é obtido o tempo que uma determinada bolha leva para percorrer o volume do tubo previamente fixado. Dessa forma, obtém-se a medida do fluxo de ar em litros por minuto para cada deslocamento da coluna. Ao final de várias medidas determina-se uma curva de calibração para a confecção da escala para cada aparelho.

3.1.5. Controle de temperatura

Um aspecto importante para se obter boa precisão nas medidas de fotossíntese é o controle da temperatura nas câmaras. Para a determinação da temperatura foi construído um termômetro digital com precisão de um décimo de grau e capacidade para vinte termistores (sensores de temperatura) ligados a um seletor de canais que permite a leitura imediata em cada câmara.

O controle da temperatura foi feito de duas maneiras: variando-se o fluxo de água que circula nas "jaquetas de água" e através da colocação de uma barreira de água, de 15 a 25 cm de altura, sobre as câmaras. Dessa forma, o sistema de refrigeração manteve a temperatura no interior das câmaras.

ras entre 27 e 28°C.

3.2. Descrição das variedades utilizadas e delineamento estatístico experimental

3.2.1. Variedades de milho analisadas

Para a condução desse trabalho, as variedades foram divididas em quatro classes:

- 1 - variedades indígenas
- 2 - variedades pouco melhoradas
- 3 - variedades recentes
- 4 - híbridos comerciais

PATERNIANI e GOODMAN (1977) consideraram como raças indígenas somente aquelas que tenham sido aparentemente cultivadas pelos indígenas. Dessa maneira, provavelmente essas raças foram mantidas aproximadamente no mesmo estado desde o tempo pré-colombianos, uma vez que esses milhos não sofreram grandes alterações pela influência dos colonizadores que chegaram após 1492. Assim, foram consideradas como variedades indígenas os seguintes materiais: Moroti (Bolívia II), Moroti Precoc (Bolívia I), Moroti Guapí PAG VI-A e Lenha.

Os autores consideram ainda como raças ancestrais das variedades comerciais, as raças que existiram nos

tempos pré-colombianos, mas que foram utilizados pelos primeiros imigrantes europeus. Essas raças são indígenas na origem, porém, devem ter sofrido alguma mudança como resultado do seu cultivo recente em larga escala. Essas raças provavelmente não representam precisamente as populações de épocas pré-colombianas. Fazem parte dessa classificação algumas variedades como: Cristal Sulino, Cristal, Canario de Ocho, Cateto Sulino, Cateto, Cateto Assis Brasil, etc.

Por outro lado, as raças comerciais recentes são consideradas pelos autores, como as raças que foram utilizadas nos tempos pós-colombianos. Essas raças foram introduzidas de outras regiões ou originaram-se da hibridação natural das raças já existentes e/ou introduzidas, sendo um material bastante recente. Fazem parte dessa classificação as variedades Dente Riograndense, Dente Riograndense Rugoso, Dente Branco Paulista, Dente Paulista, etc.

No caso presente, duas raças pertencentes ao grupo das raças ancestrais das variedades comerciais (Cateto MG II e Cateto Assis Brasil) e duas raças pertencentes ao grupo das variedades recentes (Dente Paulista SP III e Dente Paulista SP IV) foram consideradas como variedades pouco melhoradas.

A seguir é apresentada a relação das variedades e híbridos utilizados:

Variedades indígenas: Bolívia II

Bolivia I

Morotí Guapí PAG VI-A

Lenha

Variedades pouco melhoradas: Dente Paulista SP III

Dente Paulista SP IV

Cateto MG II

Cateto Assis Brasil

Variedades Recentes: Piranão VD-2

Piranão VF-1

Piranão VD-2 prolífico

Piranão VF-1 prolífico

ESALQ VD-2

ESALQ VF-1

Híbridos Comerciais: Cargill 111

AG - 162

AG - 401

AG - 354 (braquítico)

XL 670

IAC 7974

3.2.2. Delineamento estatístico

Inicialmente em 15/12/83 foram semeadas quarenta variedades no campo experimental do Departamento de Genética

ca, mas, somente os materiais que floresceram dentro de um mesmo período foram analisados, reduzindo-se para vinte variedades.

Cada variedade foi semeada em quatro linhas de 10 metros cada uma, sendo utilizadas para as análises somente as plantas das linhas intermediárias. O espaçamento entre covas foi de 40 cm com duas sementes por cova e 1,00 metro entre linhas, obtendo-se uma densidade de plantio de 50.000 plantas/ha.

O período de florescimento (50% das plantas florescidas) foi entre 13 e 20 de fevereiro de 1984, sendo iniciadas as primeiras análises no dia 30 do mesmo mês.

As determinações foram feitas na terceira folha a partir do pendão (folha superior) e na folha da espiga, utilizando sete plantas por variedade em cada repetição. As análises foram feitas durante um período de 16 dias. Em virtude das variedades indígenas apresentarem uma senescência mais rápida das folhas, a análise da variância foi feita com base em duas repetições, porém, para as variedades melhoradas e os híbridos comerciais foi possível se obter uma terceira repetição.

Os valores obtidos pelo analisador de gás infravermelho em vpm são convertidos em mg de $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ utilizando a fórmula abaixo (HESKETH e MOSS, 1963):

$$P = \frac{\Delta CO_2 \cdot F \cdot K}{A}$$

onde:

P = fotossíntese líquida em mg de $CO_2 \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$

ΔCO_2 = variação da concentração de CO_2 obtida pelo analisador e multiplicada por 10^{-6}

K = é um fator de conversão aproximado de litros de CO_2 para mg de CO_2 .

$$K = \frac{44.000 \text{ mg de } CO_2}{22,4} \cdot \frac{273}{301}$$

A = área foliar em dm^2

F = fluxo de ar na câmara em l/hora

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As tabelas 1 e 2 apresentam os resultados das análises das variâncias da taxa fotossintética para as folhas superiores e para as folhas das espigas. Os resultados mostram diferenças altamente significativas ao nível de variedades. O desdobramento das análises das folhas superiores e das espigas mostra, no primeiro caso, que há diferenças estatisticamente significativas entre grupos e para as folhas das espigas observa-se também, diferenças significativas entre híbridos e entre grupos. A Tabela 3 contém as médias ordenadas da taxa fotossintética de todas as variedades, variando entre os valores de 36,4 a 70 mg de $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ para as folhas superiores e de 43,0 a 81,2 mg de $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ para as folhas das espigas. Esses resultados estão em concordância com os valores observados por HEICHEL e MUSGRAVE (1969), DUNCAN e HESKETH (1968) e VIETOR *et alii* (1977).

Como pode ser observado, os resultados mostram-se bastante consistentes, discriminando basicamente dois grupos. As variedades recentes e os híbridos comerciais apresentaram valores mais elevados de fotossíntese em relação às variedades pouco melhoradas e indígenas. Esses dados sugerem um efeito positivo da seleção para produção em relação à taxa fotossintética. Além disso, o método utilizado permitiu uma boa precisão nas análises, o que pode ser observado pelos valores baixos dos coeficientes de variação e também, com o alto valor do coeficiente de correlação entre as médias das folhas superiores e das espigas ($r = 0,996$). Esse resultado também sugere que a seleção de plantas com maior taxa fotossintética, em um programa de melhoramento, pode ser feita com base na folha superior (3.^a folha a partir do pendão). Dessa forma, os danos causados à área foliar da planta são amenizados com a retirada de uma folha menor.

Uma questão contraditória que foi objeto de estudo neste trabalho, diz respeito ao efeito da seleção para produção sobre a taxa fotossintética. Vários trabalhos apresentam evidências da não relação entre o aumento da taxa fotossintética e produção. EVANS (1975) considera que existem poucas provas de qualquer relação entre taxa fotossintética por unidade de área foliar e produção, e que não há exemplos onde a seleção para o aumento na taxa fotossintética tenha aumentado a produção. MOSS (1976) assegura que é difícil afir-

mar que a produção econômica e a fotossíntese estejam relacionadas diretamente. IRVINE* argumenta que muito cuidado deve ser tomado em relacionar fotossíntese com produção, uma vez que as evidências são pobres.

DUNCAN e HESKETH (1969) analisaram a taxa fotossintética em 22 raças primitivas de milho e um híbrido comercial altamente produtivo. Os autores concluíram que aparentemente o melhoramento do milho para produção, efetuado durante vários séculos, não está associado ao aumento na taxa fotossintética, uma vez que o híbrido moderno apresentou valores similares às diferentes raças analisadas. EVANS e DUNSTONE (1970) determinaram a taxa fotossintética por unidade de área foliar em cultivares modernos de trigo altamente produtivos, com variedades primitivas diplóides e tetraplóides de baixa produção. Da mesma forma, não foi encontrada qualquer relação entre seleção para maior produtividade e aumento na taxa fotossintética. Os resultados mostraram uma maior taxa fotossintética nas variedades primitivas.

ZELITH (1982) analisa os diferentes aspectos desses trabalhos, relacionando fotossíntese e produção. O autor concluiu que em todos os casos, a taxa fotossintética foi medida instantaneamente, em uma só ocasião, numa posição específica da folha e sob condições de baixa intensidade luminosa. Essas observações têm muita significância quando consideradas.

* comunicação pessoal.

deramos os trabalhos de DUNCAN e HESKETH (1968) e EVANS e DUNSTONE (1970). Em ambos os casos, as análises foram feitas em plantas envasadas, em condições de casa-de-vegetação e sob baixa intensidade de luz. No presente trabalho, foram utilizadas as folhas de plantas coletadas no campo e sob condições de alta intensidade de luz ($2100 \mu E.m^{-2}.seg^{-1}$).

Por outro lado, uma análise mais crítica da Tabela 3 mostra uma estreita relação entre o aumento na produtividade com o incremento na taxa fotossintética. As duas variedades selecionadas para prolificidade (Piranão VD-2 e Piranão VF-1) apresentaram maior taxa fotossintética. Considerando que nas duas variedades selecionadas o germoplasma é o mesmo, o aumento na taxa fotossintética foi devido ao aumento no número de espigas por planta, embora as diferenças em relação aos originais não tenham sido estatisticamente significativas.

Uma melhor visualização das relações entre fotossíntese e produção pode ser feita pela observação das figuras 4 e 5. Essas figuras mostram a evolução do melhoramento do milho no Brasil através dos anos, desde as variedades Dentista Paulista e Cateto e os primeiros híbridos do Instituto Agrônomo, até os híbridos e variedades recentes. As figuras foram adaptadas de Paterniani, citado por WELHAUSEN (1978), utilizando os resultados dos melhores ensaios nacionais de milho na região sudeste que apresentaram coeficientes de variação

menores do que 15%.

Comparando os resultados da Tabela 3 com as duas figuras, observa-se nitidamente uma relação entre o aumento da produção e o aumento na taxa fotossintética.

Parece evidente que existe uma estreita relação entre fotossíntese e produção. Porém, algumas considerações devem ser feitas para a utilização da eficiência fotossintética, como um parâmetro de seleção em programas de melhoramento. Inicialmente devem ser considerados os aspectos metodológicos empregados nas avaliações. Conforme foi analisado por ZELITCH (1982) os trabalhos que apresentam dúvidas quanto às possíveis relações entre fotossíntese e produção foram desenvolvidos em condições de casa-de-vegetação, o que não corresponde em geral às condições reais. Nos trabalhos de CROSBIE e PEARCE (1982) os autores efetuaram a seleção das plantas para maior taxa fotossintética num período anterior ao florescimento, quando a planta ainda está em fase de desenvolvimento. A literatura mostra, e os resultados desse trabalho confirmam, que o período de maior taxa fotossintética ocorre durante a fase de enchimento de grãos e é justamente nesse período que a produção será determinada. O que parece lógico é que a seleção deve ser efetuada durante a fase de enchimento de grãos e não anteriormente. Além disso, os autores não fazem qualquer referência à magnitude da taxa respiratória ou outros aspectos bioquímicos do processo de fixação do CO_2 . A

eficiência depende não somente da absorção do CO_2 e da luz interceptada, mas também, da taxa com que os produtos da fotossíntese são consumidos na respiração. Segundo PALMER *et alii* (1973) as perdas respiratórias representam uma fração substancial do CO_2 fixado, em torno de 20% para o milho. HEICHEL (1971) comparou a taxa fotossintética em dois híbridos de milho nas mesmas condições. Um dos híbridos apresentou um ganho em peso seco 50% mais rápido, embora a taxa fotossintética nos dois híbridos, tenha sido similar. O híbrido com taxa de crescimento mais rápido, apresentou uma perda de 26% do total de CO_2 fixado enquanto que o outro híbrido apresentou uma perda de 33%.

Assim, é importante a obtenção de maiores informações a respeito da variação na taxa respiratória durante os ciclos de seleção, pois, se ao mesmo tempo que a taxa fotossintética é aumentada ocorrer um aumento na respiração, a seleção torna-se ineficiente.

Considerando os aspectos bioquímicos da fotossíntese, como foi mencionado na revisão de literatura, a fixação do CO_2 no milho ocorre em duas vias, sendo iniciada com a captação do CO_2 pela enzima PEP carboxilase nas células do mesófilo e posteriormente fixado em sucrose na bainha vascular através da enzima Ribulose 1-5 bisfosfato (RuBPcase). A maior eficiência desse sistema está na compartimentalização das reações, de forma que a enzima RuBPcase trabalha somente no

sentido da fixação do CO_2 . Nas plantas C_4 a quantidade de RuBP case não é muito grande quando comparada com plantas C_3 ; a relação é em torno de 1:4, isto é, as plantas C_4 possuem cerca de 4 vezes menos essa enzima do que as plantas C_3 .

Considerando que as técnicas de avaliação da taxa fotossintética baseiam-se na taxa de absorção do CO_2 pelas folhas, o que pode estar ocorrendo é que a seleção para este caráter, provavelmente, atue somente ao nível dos genes que controlam a síntese de PEP carboxilase, aumentando a fixação do CO_2 , porém, o processo pode estar sendo limitado pela quantidade de RuBPcase no interior das células da bainha vascular.

Como pode ser observado, o processo fotossintético depende de uma série de processos intimamente relacionados e o seu emprego como um parâmetro de seleção de plantas para maior produção deve ser considerado dentro do contexto de todos os fatores que determinam a sua eficiência.

TABELA 1. Valores e significâncias dos quadrados médios da análise da variância para Taxa Fotossintética das folhas superiores, ao nível de médias de 7 folhas, por repetição.

Fontes de Variação	G.L.	Q.M.	F
Variedades	19	1,10851	5,22 **
Entre Híbridos	5	0,303934	1,43 ns
Entre Var. Melhoradas	5	0,545614	2,57 ns
Entre Var. Pouco Melhoradas	3	0,064633	0,30 ns
Entre Var. Indígenas	3	0,423583	1,99 ns
Entre Grupos	3	5,116453	24,10 **
Resíduo	20	0,212432	
Total	39		

Coeficiente de Variação = 6,19%

Transformações $\sqrt{T}$

Unidade T: Taxa Fotossintética em mg de CO₂. dm⁻².h⁻¹

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste F.

TABELA 2. Valores e significâncias dos quadrados médios da análise da variância para Taxa Fotossintética das folhas das espigas, ao nível de médias de 7 plantas, por repetição.

Fontes de Variação	G.L.	Q.M.	F
Variedades	19	0,76853	5,21 **
Entre Híbridos	5	0,405614	2,75 *
Entre Var. Melhoradas	5	0,390654	2,65 ns
Entre Var. Pouco Melhoradas	3	0,042213	0,29 ns
Entre Var. Indígenas	3	0,343047	2,33 ns
Entre Grupos	3	3,154993	21,41 **
Resíduo	20	0,147360	
Total	39		

Coefficiente de Variação = 4,93%

Transformações $\sqrt{T}$

Unidade T: Taxa Fotossintética em mg de CO₂.dm⁻².h⁻¹

** Significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste F.

* Significativo ao nível de 5% de probabilidade pelo teste F.

TABELA 3. Médias ordenadas da Taxa Fotossintética para folha superior e folha da espiga, em mg de $\text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Valores obtidos com base na média das duas repetições para cada variedade.

Folha superior		Folha da Espiga	
Variedades	Média $\text{mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$	Variedades	Média $\text{mg} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
1 Ag-401	70,0 a	1 AG-401	81,2 a
2 Cargill 111	69,5 a	2 Piranão VF-1 Prolífico	74,0 ab
3 AG-162	68,4 a	3 Piranão VD-2 Prolífico	72,1 ab
4 Piranão VF-1 Prolífico	68,1 a	4 AG-162	71,1 ab
5 Piranão VD-2 Prolífico	67,4 ab	5 IAC 7974	70,4 ab
6 Piranão VD-2	64,5 ab	6 Cargill 111	70,0 ab
7 Piranão VF-1	62,7 ab	7 XL 670	65,6 abc
8 ESALQ VD-2	60,8 abc	8 ESALQ VD-2	64,2 abc
9 XL 670	58,8 abc	9 Piranão VD-2	63,8 abc
10 AG-354 Braquítico	58,1 abc	10 Piranão VF-1	62,0 abc
11 IAC 7974	57,1 abc	11 AG-354 Braquítico	60,2 abc
12 Lenha	50,8 abc	12 MG-II Cateto	57,4 abc
13 Cateto Assis Brasil	50,7 abc	13 Dente Paulista SP. IV	56,5 abc
14 ESALQ VF-1	48,7 abc	14 Lenha	55,9 abc
15 Dente Paulista SP. III	47,2 abc	15 Dente Paulista SP. III	55,0 bc
16 Dente Paulista SP. IV	46,1 abc	16 ESALQ-VF-1	55,0 bc
17 MG-II Cateto	45,0 abc	17 Cateto Assis Brasil	52,6 bc
18 Bolívia I	43,2 abc	18 Bolívia II	51,8 bc
19 Morotí Guapi PAG VI-A	40,4 bc	19 Bolívia I	45,8 c
20 Bolívia II	36,4 c	20 Morotí Guapi PAG VI-A	43,0 c

$r = 0,996$

As médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitem as seguintes conclusões:

- a. O melhoramento do milho para produção está associado ao aumento na taxa fotossintética.
- b. A seleção para prolificidade promoveu um aumento na taxa fotossintética das variedades Piranão VD-2 e Piranão VF-1.
- c. A seleção de plantas para maior taxa fotossintética pode ser feita utilizando a terceira folha a partir do pendão.

6. LITERATURA CITADA

BHATT, J.C. e M.R.K. RAO, 1980. Heterosis in growth and photosynthetic rate in hybrids of cotton. *Euphytica*, 30: 129-133.

CROSBIE, T.M., J.J. MOCK e R.B. PEARCE, 1977. Variability and selection advance for photosynthesis in Iowa stiff stalk synthetic maize populations. *Crop Sci.*, 17: 511-514.

CROSBIE, T.M., J.J. MOCK e R.B. PEARCE, 1978. Inheritance of photosynthesis in a diallel among eight maize imbred lines from Iowa stiff stalk synthetic. *Euphytica*, 27: 657-664.

CROSBIE, T.M., J.J. MOCK e R.B. PEARCE, 1981a. Selection for high CO₂ exchange rate among imbred lines of maize. *Crop Sci.*, 21: 629-631.

- CROSBIE, T.M., J.J. MOCK e R.B. PEARCE, 1981b. Recurrent phenotypic selection for high and low photosynthesis in two maize population. *Crop Sci.*, 21: 736-740.
- CROSBIE, T.M. e R.B. PEARCE, 1982. Effects of recurrent phenotypic selection for high and low photosynthesis on agronomic traits in two maize populations. *Crop Sci.* vol. 22: 809-813.
- DANTUMA, G., 1973. Rates of photosynthesis in leaves of wheat and barley varieties. *Neth. J. Agric. Sci.*, 21: 181-187.
- DOROVSKAYA, I.F., 1963. Formation and photosynthetic activity of assimilating surface of imbred and hybrid corn. *Sov. Plant Physiol.*, 9: 506-509.
- DUNCAN, W.G., R.S. LOOMIS, W.A. WILLIAMS e R. HANAU, 1967. A model for simulating photosynthesis in crop communities. *Hilgardia* 38: 181-205.
- DUNCAN, W.G. e J.D. HESKETH, 1968. Net photosynthetic rates, relative leaf growth rates, and leaf numbers of 22 maize grown at eight temperatures. *Crop Sci.*, 8: 670-674.
- DUVICK, D.N. e S.W. NOBEL, 1969. Testing the hybrid x row width interaction. *Agron. Abstr.* p. 5.
- DUVICK, D.N., 1977. Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. *Maydica* 22: 182-196.

ELMORE, C.D., J.D. HESKETH e H. MURAMATO, 1967. A survey of rates of leaf growth, leaf aging and leaf photosynthetic rates among and within species. *J. Ariz. Acad. Sci.*, 4: 215.

EVANS, L.T. e R.L. DUNSTONE, 1970. Some physiological aspects of evolution in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 23: 725-741.

EVANS, L.T., 1975. The physiological basis of crop yield. In: *Crop Physiology* ed, L.T. Evans. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. p. 327-335.

FOUSOVA, S. e N. AVRATOVSCUKOVA, 1967. Hybrid vigor and photosynthetic rate of leaf disks in *Zea mays* L. *Photosynthetica*, 1: 3-12.

FOUSOVA, S. e N. AVRATOVSCUKOVA, 1973. Nonadditive components of genetic variance in rate of photosynthesis of leaf disks, and ways of detecting them. *Acta Univ. Agric. Berno. A*, 21: 251-261.

GAUDRY, M.J.F., O. BETHENOD, M. CHARTIER, P. CHARTIER, 1976. Comparative photosynthesis in a normal maize (w64A) and opaque-2 mutante (w64A-02). *Physiologie Végétale*, 14(3): 595-606.

GAUDRY, M.J.F., D.A. THOMAS, M.E. DEROCHÉ, P. CHARTIER, 1978.

Growth leaf optical properties chlorophyll content and net assimilation rate in maize seedlings with and without the gene opaque-2. *Photosynthetica*, 12(3): 284-289.

HALL, D.O., 1982. Solar energy through biology; fulls from biomass. *Experientia*, vol. 38, fasc. 1. p. 1-18.

HEICHEL, G.H. e R.B. MUSGRAVE, 1969. Varietal differences in net photosynthesis of *Zea mays* L. *Crop Sci.*, 9: 483-486.

HEICHEL, G., 1971. Confirming measurements of respiration and photosynthesis with dry matter accumulation. *Photosynthetica*, 5: 93-98.

HESKETH, J.D. e D.N. MOSS, 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. *Crop Sci.*, 3: 107-110.

HICKS, D.R. e R.E. STUCKER, 1972. Plant density effect on grain yield of corn hybrids diverse in leaf orientation. *Agron. J.*, 64: 484-487.

IRVINE, J.E., 1967. Photosynthesis in sugarcane varieties under field conditions. *Crop Sci.*, 7: 297-300.

IRVINE, J.E., 1975. Relations of photosynthetic rates and leaf and canopy characters to sugarcane yield. *Crop Sci.*, 15: 671-676.

- JUGENHEIMER, R.W., 1976. Corn improvement, seed production and uses. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- LOOMIS, R.S. e W.A. WILLIAMS, 1969. Productivity and the morfology of crop stands: patterns with leaves. In: J.D. Eastin, F.A. Haskins, C.Y. Sullivan e C.H. M. van Bavel (Eds.). Physiological aspects of crop yield. American Society of Agronomy. Winsconsin, p. 28-45.
- MAURICE, S.B. Ku, M. R. SCHIMITT e G.E. EDWARDS, 1979. Quantitative determination of RuBP carboxilase-oxygenase protein in leaves of several C₃ and C₄ plants. *Journal of Exp. Botany*, 30(114); 89-98.
- MOCK, J.J. e R.B. PEARCE, 1975. An ideotype of maize. *Euphytica* 24: 613-623.
- MONNA e TSUNODA, 1979. Phtosynthetic heterosis in maize. *Japanese Journal of Breeding*, 29(2): 159-165.
- MOSS, D.N., 1960. Photosynthesis - the corn plant as a converter. Proc. of 15th Annual Hybrid Corn Industry. Research Conference Publ. n° 15: 54-60.
- MOSS, D.N., 1976. Studies on increasing photosynthesis in crop plants. In: CO₂ metabolism and Plant Productivity, ed. R.H. Burris and C.C. Black, University Park Press, Baltimore, MD, p. 31-41.

- MUSGRAVE, R.B., 1971. Photosynthetic efficiency in corn. Am. Seed Trade Assoc. Annu. Corn Sorghum Res. conf. Proc., 26: 186-192.
- NAGY, A.H., A. BOKANY, B. BÁCS, N.G. DOMAN, A. FALUDI-DANIEL, 1972. Carboxylating enzymes in leaves of two lines of *Sorghum vulgare* cv. *frumentaceum* and their first generations hybrid. *Photosynthetica*, 6(1): 7-12.
- NASYROV, Y.S., 1978. Genetic control of photosynthesis and improving of crop productivity. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 29: 215-237.
- NEVRYANSKYA, A.D., 1978. The photosynthetic activity of normal and O₂ mutant maize. *Referativnyi Zhurnal*, 7: 65-159.
- NICHIPOROVICH, A.A., 1980. Energy efficiency and productivity of photosynthesizing systems as air integral problem. *Sov. Plant Physiol.*, 25(5): 732-744.
- PALMER, A.F.E., G.H. HEICHEL e R.B. MUSGRAVE, 1973. Patterns of translocation, respiratory loss, and redistribution of ¹⁴C in maize labeled after Flowering. *Crop. Sci.*, (13): 371-376.
- PATERNIANI, E., M.M. GOODMAN, 1977. Races of maize in Brazil and adjacent areas. Ed. Centro Internacional de Mejoramiento de maiz y Trigo. México.

- PEARCE, R.B., T.M. CROSBIE, J.J. MOCK, 1976. A rapid method for measuring net photosynthesis of excised leaves by using air-sealed chambers. *Iowa State Journal of Research*, 51(1): 25-33.
- PENDLENTON, J.W., G.E. SMITH, S.R. WINTER, T.J. JOHNSTON, 1968. Field investigations of the relationships of leaf angle in corn (*Zea mays* L.) to grain yield and apparent photosynthesis. *Agron. Journ.*, 60: 422-424.
- RUSSEL, W.A., 1972. Effect of leaf angle on hybrid performance in maize (*Zea mays* L.). *Crop. Sci.*, 12: 90-92.
- RUSSEL, W.A., 1974. Comparative performance of maize breeding. Corn and Sorghum Res. Conf. Proc. 23: 37-47.
- RUBTSOVA, M.S., 1960. Some physiological features of hybrids and initial self-pollinated lines of corn. *Sov. Plant. Physiol.*, 7: 574-578.
- VIETOR, D.M., R.P. ARIYANAYAGAM e R.B. MUSGRAVE, 1977. Photosynthetic selection of *Zea mays* L. I. Plant Age and leaf position effects and a relationship between leaf and canopy rates. *Crop. Sci.*, vol.17: 567-573.
- WELLHAUSEN, E.J., 1978. Recent developments in maize breeding in the tropics. In: Maize Breeding and Genetics. Ed. David B. Walden. John Wiley e Sons., New York, p. 59-84.

ZELITCH, I., 1982. The close relationship between net
photoxynthesis and crop yield. *Bioscience*, 32(19): 796-
802.

APENDICE

FIGURA 4 - Índices de produção de híbridos e variedades em relação ao

H 6999 B; valores obtidos dos melhores ensaios nacionais (coeficientes de variação menores do que 15%) para a região Sudeste.

FIGURA 5 - Índices de produção dos 5 melhores híbridos, variedades Maya e Centralmex ao H 6999 B; valores obtidos dos melhores ensaios nacionais (c.v. menor do que 15%) para a região Sudeste.