



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS DO SOLO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA DO SOLO

FRANCISCA GLEICIANE DA SILVA

IMPACTO DA VARIAÇÃO DO ESPAÇO POROSO DO SOLO COM AR NO
DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DE MILHO

FORTALEZA

2019

FRANCISCA GLEICIANE DA SILVA

IMPACTO DA VARIAÇÃO DO ESPAÇO POROSO DO SOLO COM AR NO
DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DE MILHO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciência do Solo. Área de Concentração: Manejo do Solo e da Água.

Orientador: Prof. Dr. Raimundo Nonato de Assis Júnior.

Coorientador: Prof. Dr. Brivaldo Gomes de Almeida.

FORTALEZA

2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S58i Silva, Francisca Gleiciane da.
Impacto da variação do espaço poroso do solo com ar no desenvolvimento de plantas de milho / Francisca Gleiciane da Silva. – 2019.
93 f. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Fortaleza, 2019.

Orientação: Prof. Dr. Raimundo Nonato de Assis Júnior.

Coorientação: Prof. Dr. Brivaldo Gomes de Almeida.

1. Porosidade de aeração. 2. Manejo. 3. Qualidade. I. Título.

CDD 631.4

FRANCISCA GLEICIANE DA SILVA

IMPACTO DA VARIAÇÃO DO ESPAÇO POROSO DO SOLO COM AR NO
DESENVOLVIMENTO DE PLANTAS DE MILHO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciência do Solo. Área de Concentração: Área de Concentração-Manejo do Solo e da Água

Aprovada em: 12 / 08/ 2019.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Raimundo Nonato de Assis Júnior (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Jaedson Cláudio Anunciato Mota
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^ª. Dr^ª. Rosilene Oliveira Mesquita
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Alcione Guimarães Freire
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^ª. Dr^ª. Arilene Franklin Chaves
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará (IFCE)

À minha mãe Maria de Lourdes, pelo amor incondicional e incentivo.

Ao meu esposo Raul Shiso, pelo companheirismo.

Aos meus irmãos Gledson e João Paulo.

À minha avó Maria do Socorro.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela vida e por ter me dado forças para chegar até aqui.

À Universidade Federal do Ceará e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, pela oportunidade de realizar o curso de doutorado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

À CAPES pela concessão da bolsa durante o período de estudo.

Ao Prof. Raimundo Nonato de Assis Júnior, pela orientação, pelos valiosos ensinamentos, ajuda e incentivo, e por ter despertado em mim o pensamento filosófico.

Ao Prof. Jaedson Cláudio Anunciato Mota, por exercer suas funções com profissionalismo e dedicação, pelo estímulo, e pela atenção e presteza com todos.

À professora Rosilene Oliveira Mesquita, por ter cedido equipamentos, pelos direcionamentos, pela forma atenciosa como me ajudou, e pela dedicação ao trabalho.

Ao professor Claudivan Feitosa de Lacerda por ter disponibilizado a casa de vegetação, e à coordenação e trabalhadores da Estação Meteorológica da UFC, pelo suporte durante o período experimental.

Aos professores Ismail Soares, Carlos Tadeu e Mirian Cristina, pela ajuda.

Aos técnicos dos laboratórios do Departamento de Ciências do Solo, pela supervisão na execução das análises.

A Raul Shiso pelo amor, por estar comigo em todos os momentos, pela paciência, por todas as vezes que me encorajou, e por ter aguentado as minhas crises de ansiedade.

À Sueli Pires e Arthur Toma pelo incentivo, e os meus sobrinhos Ângelo, Marianny, Gabriela e Júlia, e tias Simone e Denisa pelo carinho.

À Edilaine Marques, pela amizade, por termos compartilhado momentos de aprendizado e descontração, e pela ajuda durante todo período do doutorado.

À Diana Bernardo, Leonardo, Rodolfo e Arnaldo, pela ajuda nos trabalhos de laboratório e durante o período experimental.

Aos amigos, Ícaro, Carla, Cillas, Rafaela, Luiz Felipe, Godofrêdo, Arilene, Alcione, Thiago, Israel, Lucas, Emanuela, Levi, Clara e Rayana pela convivência, amizade e incentivo.

A todos que me encorajaram e contribuíram para concretização desse trabalho.

Muito Obrigada.

RESUMO

A fração do volume de solo ocupado com ar é parte essencial para garantir o crescimento das culturas. Partindo das hipóteses de que menos de 10% de porosidade de aeração é suficiente para garantir o desenvolvimento das plantas, desde que outros atributos do espaço poroso permaneçam funcionais, e que a magnitude desse efeito é dependente da densidade do solo, o objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos de diferentes porosidades de aeração e níveis de densidade do solo no desenvolvimento do Milho (*Zea mays* L.). O experimento foi conduzido em casa de vegetação, em delineamento em blocos casualizados em arranjo fatorial 2 x 5, duas densidades (Ds): 1,6 e 1,7 g cm⁻³ e cinco porosidades de aeração (β): 7, 8, 9, 10 e 12%, com cinco repetições. Para cada Ds foram confeccionadas colunas de solo com auxílio de uma prensa hidráulica, e as β monitoradas por meio de tensiômetros de mercúrio. Porosidades de aeração maiores que 10% provocaram redução na maior parte das variáveis fisiológicas, e para faixa entre 7 e 10% os valores foram semelhantes, principalmente, para a fotossíntese e condutância estomática. Na maior Ds a concentração interna de CO₂ foi menor no estágio V5, e no V12 houve interação entre os fatores. O diâmetro do colmo, em todos os estádios, foi menor na maior Ds, assim como na altura de planta no V12, a qual também decresceu com aumento da porosidade de aeração. No estágio VT (pendoamento) as variáveis fisiológicas apresentaram maiores valores nas plantas sob a maior Ds, contudo, a produção de biomassa foi menor, o que refletiu efeito de concentração para alguns nutrientes. O teor de fósforo foi influenciado pela interação entre os fatores e o de magnésio somente pelo fator β . A produção de biomassa das raízes e a razão de massa radicular aumentaram com porosidade de aeração maior que 10%. Conclui-se que a faixa de porosidade de aeração entre 7 e 10% não causa expressiva redução nos valores das variáveis analisadas, embora a produção de raízes seja menor e possa reduzir os teores de alguns nutrientes. Porosidade de aeração maior que 10% possibilita condição mais favorável ao fluxo de ar no solo, contudo é mais limitante ao crescimento das plantas por modificar atributos como a resistência à penetração e o conteúdo de água no solo. O aumento no nível de Ds provoca redução na maior parte das variáveis analisadas. A diferença entre os tratamentos de Ds é modificada com estádios fenológicos como resposta de aclimatação à condição considerada mais limitante.

Palavras-chave: Qualidade física. Crescimento de plantas. Trocas gasosas. Compactação do solo. *Zea mays* L.

ABSTRACT

The fraction of the volume of soil occupied with air is an essential part to guarantee the growth of the cultures. Assuming that less than 10% of aeration porosity is sufficient to guarantee the development of the plants, provided that other attributes of the pore space remain functional; and that the magnitude of this effect is dependent on soil density, the objective of this work was to evaluate the effects of different aeration porosities and soil density levels on the development of corn (*Zea mays* L.). The experiment was conducted in a greenhouse, in a randomized block design, in 2 x 5 factorial arrangement is composed of combinations of two bulk densities of soil (Ds): 1,6 e 1,7 g cm⁻³ and five aeration porosities (β): 7, 8, 9 10 e 12% with five replications. For each Ds, soil columns were made using a hydraulic press, and β as monitored by means of mercury tensiometers. Aeration porosity greater than 10% caused a reduction in most of the physiological variables, and for the range between 7 and 10%, the values were similar, mainly for photosynthesis and stomatal conductance. In the largest Ds the internal CO₂ concentration was lower in the V5 stage, and in V12 there was an interaction between the factors. The stem diameter at all stages was lower at higher Ds, as well as at plant height at V12, which also decreased with increasing aeration porosity. In the VT stage, the physiological variables presented higher values in the plants under the highest Ds, however, the biomass production was lower, which reflected the concentration effect for some nutrients. The phosphorus content was influenced by the interaction between the factors and the magnesium only by the factor β . Root biomass production and root mass ratio increased in aeration porosity higher than 10%. It is concluded that the aeration porosity range between 7 and 10% does not cause a significant reduction in the values β of the analyzed variables, although the root production is smaller and can reduce the nutrient content of some nutrients. Aeration porosity greater than 10% allows a more favorable condition for soil air flow, however, plant growth is more limiting because it modifies attributes such as penetration resistance and soil water content. The increase in the level of Ds causes a reduction in most of the analyzed variables. The difference between the Ds treatments can be modified with phenological stages as an adaptive response to the condition considered more limiting.

Keywords: Physical quality. Plant growth. Gas exchange. Soil compaction. *Zea mays* L.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	– Localização do ponto de coleta do solo	30
Figura 2	– Etapas para confecção dos corpos de prova	32
Figura 3	– Representação da curva de retenção média ajustada para as densidades do solo de 1,6 g cm ⁻³ (A), 1,7 g cm ⁻³ (B)	34
Figura 4	– Relação entre a umidade volumétrica e a permeabilidade intrínseca do solo ao ar para as densidades do solo 1,6 g cm ⁻³ (A), 1,7 g cm ⁻³ (B)	37
Figura 5	– Relação entre a umidade volumétrica e a resistência à penetração do solo para as densidades do solo 1,6 g cm ⁻³ (A), 1,7 g cm ⁻³ (B)	38
Figura 6	– Confecção dos cilindros de solo: (A, B) tubo de PVC com tela Anti-afídeo (C) utilização da prensa no momento da compactação, (D e E) colunas de solo confeccionadas	39
Figura 7	– Instalação dos tensiômetros	40
Figura 8	– Data-logger utilizado para o registro dos dados (A); valores médios diários de temperatura (B), umidade relativa do ar (B) e luminosidade (C)	41
Figura 9	– Plântulas de milho aos 3 (A) e 7 (B) dias após a semeadura	41
Figura 10	– Avaliação das trocas gasosas e do teor de clorofila total em tecidos foliares de plantas de milho	43
Figura 11	– Mensuração do diâmetro caulinar (A) e altura das plantas (B)	45
Figura 12	– Mensuração da área foliar de plantas de milho	45
Figura 13	– Condutância estomática (A), fotossíntese (B), transpiração (C) e concentração interna de CO ₂ (D) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 18 DAE	49
Figura 14	– Eficiência de carboxilação (A) e taxa de transporte de elétrons (B) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 18 DAE	52
Figura 15	– Fotossíntese (A), condutância estomática (B) eficiência efetiva do fotossistema (C) e taxa de transporte de elétrons (D) aos 32 DAE.....	54

Figura 16 – Condutância estomática (gs) em plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 32 DAE	55
Figura 17 – Concentração interna de CO ₂ para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 32 DAE	58
Figura 18 – Fotossíntese (A), condutância estomática (B), e índice SPAD (C) em plantas de sob diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 49 DAE	58
Figura 19 – Raízes adventícias em plantas de milho	60
Figura 20 – Fotossíntese (A), condutância estomática (B), e índice SPAD (C), concentração interna de CO ₂ (D), eficiência de carboxilação (F) e eficiência instantânea do uso da água (F) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 49 DAE	61
Figura 21 – Teores de clorofila <i>a</i> (A), clorofila <i>b</i> (B), carotenoides (C) clorofila total (D) em planta de milho sob diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 49 DAE	63
Figura 22 – Altura de plantas aos 49 DAE.	66
Figura 23 – Disposição das raízes nas colunas de solo nas densidades 1,6 g cm ⁻³ (A) e 1,7 g cm ⁻³ (B) na porosidade de aeração de 0,07 cm ³ cm ⁻³	68
Figura 24 – MSTa: massa total da parte área (A); MSRA: massa das raízes adventícias (B); MSR: Massa das raízes (C); RMRA: razão de massa de raízes adventícias (D); RMR: razão de massa radicular	70
Figura 25 – Teores de fósforo (A) e Magnésio (B) na parte aérea de plantas de milho	74

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	– Algumas características físicas e químicas do solo utilizado	31
Tabela 2	– Valores para macro, micro, porosidade total para as diferentes densidades do solo	33
Tabela 3	– Valores médios dos parâmetros de ajuste da equação de Van Genuchten para as densidades do solo (Ds) de 1,6 e 1,7 g cm ⁻³	35
Tabela 4	– Umidade e tensão para cada tratamento de porosidade de aeração (β) e densidades do solo	35
Tabela 5	– Parâmetros da equação de regressão de $\log K_{ar} = \log M + N \log \beta$ e porosidade bloqueada (ϵ_b) e valores médio do \log_{10} de K1 para diferentes tensões e densidades do solo	36
Tabela 6	– Valores de permeabilidade intrínseca do solo (K_{ar}) e índice de continuidade (K1) e densidade de fluxo (q) em diferentes porosidades de aeração (β) e densidades do solo	37
Tabela 7	– Valores de resistência à penetração (RP) para as diferentes porosidades de aeração (β) nas densidades do solo 1,6 e 1,7 g cm ⁻³	38
Tabela 8	– Comparação de médias, com erros padrão da média, para fotossíntese (A) e condutância estomática (gs) para plantas de milho submetida a diferentes porosidades de aeração em duas densidades do solo (Ds)	51
Tabela 9	– Comparação de médias, com erros padrão da média, para transpiração (E) para plantas de milho submetido a diferentes porosidades de aeração em duas densidades do solo (Ds)	62
Tabela 10	– Comparação de médias, com erros padrão da média, para o diâmetro do colmo e altura de plantas de milho sob diferentes porosidades de aeração em duas densidades do solo (Ds)	65
Tabela 11	– Comparação de médias, com erros padrão da média para a área foliar; massa das folhas; massa do colmo; massa total da parte aérea; massa das raízes adventícias; massa das raízes; razão de massa foliar; razão de massa caulinar; razão de massa de raízes adventícias; razão de massa radicular ...	67

Tabela 12 – Comparação de médias, com erros padrão da média para os teores de fosforo (P), nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), Magnésio (Mg), enxofre (S), Ferro (Fe), Cobre (Cu), Zinco (Zn), (Mn)	77
Tabela 13 – Significância da análise de variância de trocas gasosas para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidade nas três avaliações realizadas	94
Tabela 14 – Significância da análise de variância para altura de plantas (AP), diâmetro do colmo (DC), número folhas (NF) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades nas três avaliações realizadas	94
Tabela 15 – Significância da análise de variância para área foliar, biomassa seca e razões alométricas.....	95
Tabela 16 – Significância da análise de variância para os teores de nutrientes na parte aérea de plantas de milho.....	95

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	REVISÃO DE LITERATURA	16
2.1	Fatores que afetam o crescimento das plantas	16
2.2	Aeração do solo: definição, importância e generalidades	18
2.3	Atributos físicos associados com aeração e desenvolvimento de plantas	23
2.4	Cultura do milho	26
3	MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1	Localização e características do solo utilizado	30
3.2	Confecção dos corpos de prova para testes prévios	32
3.3	Caracterização dos atributos físicos nos tratamentos pré-estabelecidos	34
3.4	Confecção das colunas de solo e instalação dos tensiômetros	39
3.5	Condução do experimento	40
3.6	Variáveis analisadas	42
3.6.1	<i>Trocas gasosas</i>	42
3.6.2	<i>Teores de clorofila: Índice SPAD</i>	43
3.6.3	<i>Pigmentos fotossintéticos</i>	44
3.6.4	<i>Altura das plantas, diâmetro do colmo e número de folhas</i>	44
3.6.5	<i>Área foliar</i>	45
3.6.6	<i>Produção de biomassa seca</i>	45
3.6.7	<i>Razões alométricas</i>	46
3.6.8	<i>Teores de nutrientes na planta</i>	46
3.7	Delineamento e análise dos dados	46
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	48
4.1	Trocas gasosas, índice SPAD e pigmentos fotossintéticos	48
4.2	Altura das plantas, diâmetro do colmo e número de folhas	64
4.3	Área foliar, biomassa seca e razões alométricas	66
4.4	Teores de nutrientes na planta	73
5	CONCLUSÕES	80
	REFERÊNCIAS	81
	APÊNDICE A - SIGNIFICÂNCIA DAS ANÁLISES DE VARIÂNCIA PARA AS VARIÁVEIS ANALISADAS	94

1 INTRODUÇÃO

A qualidade do solo é estimada utilizando-se valores medidos ou calculados de seus atributos físicos, químicos e biológicos relacionados com o desenvolvimento de plantas. Os físicos interferem, principalmente, na emergência de plântulas, crescimento de raízes, movimento de água no perfil do solo, suprimento de água e nutrientes às plantas e trocas gasosas com a atmosfera.

O atributo físico do solo relacionado com a quantidade, composição e movimento de gases no solo é a sua porosidade; e esta é função da estrutura do solo. O espaço poroso do solo – ocupado por água e, ou ar - é variável, com poros de maior diâmetro, chamados de macroporos, e poros de menor diâmetro, os microporos. Outros aspectos a serem considerados nos poros do solo é sua área, continuidade e conectividade (ocorrem também poros oclusos).

Quantitativamente, o ar ocupa toda a porção da porosidade total não ocupada pela água. Assim, a quantidade de ar no solo varia com a mudança na sua umidade. As raízes da maioria das plantas existentes absorvem oxigênio presente no ar do solo e a quantidade de ar deve ser tal que atenda a essa demanda. Segundo Grable e Siemer (1968), haverá restrição ao desenvolvimento da planta sempre que o volume de poros com ar no solo seja inferior a 0,1 cm³ de ar por cm³ de solo, ou seja, porosidade livre de água menor que 10%.

Para a cultura do milho é amplamente relatado que ela apresenta inabilidade para baixa disponibilidade de oxigênio na rizosfera, principalmente, entre os estágios fenológicos V3 e V6, e no VT. Essa particularidade está relacionada a elevada demanda respiratória, devido a alta atividade da citocromo *c* oxidase da raiz. Além da dependência do estágio fenológico, a magnitude dos efeitos da baixa oxigenação no solo em plantas de milho é dependente da capacidade que elas têm de se aclimatarem por meio de respostas morfoanatômicas, metabólicas e fisiológicas.

A composição do ar do solo é muito semelhante àquela do ar da atmosfera, com aproximadamente 21% de O₂ e 0,03% de CO₂. Não obstante, na região de alta influência das raízes (rizosfera) o conteúdo de CO₂ chega a ser 10 vezes maior do que na atmosfera e o conteúdo de oxigênio diminui para algo em torno de 20%. A porosidade livre de água igual ou superior a 10% garantiria as trocas gasosas entre o solo e a atmosfera, de tal sorte a manter o equilíbrio.

Contudo, como a funcionalidade dos poros como condutor de ar não é controlada somente pelo volume de poros livre de água, mas de todos os aspectos geométricos associados à sua estrutura, esse trabalho partiu das seguintes hipóteses: 1) é possível que

menos de 10% de porosidade de aeração seja suficiente para garantir o desenvolvimento das plantas, desde que outros atributos do espaço poroso permaneçam funcionais; e 2) que a magnitude desse efeito é dependente da densidade do solo. Portanto, objetivou-se avaliar os efeitos de diferentes porosidades de aeração e níveis de densidade do solo sobre o desenvolvimento de plantas de milho.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Fatores que afetam o crescimento das plantas

Funções essenciais do solo, como a permissão ao crescimento e desenvolvimento e produtividade das culturas, regulação dos fluxos de energia e matéria no ambiente e efetividade dos processos de filtragem e imobilização de materiais orgânicos e inorgânicos compõem alguns atributos que atuam na qualidade física do solo (KARLEN *et al.*, 1997; REICHERT *et al.*, 2003). A qualidade física do solo não é obtida por medida direta, sendo inferida por meio de medidas quantitativas de atributos indicadores (JONG VAN LIER; GUBIANI, 2015; REICHERT *et al.*, 2003).

São considerados atributos indicadores adequados para prever a qualidade física do solo aqueles que estão relacionados com entradas e fluxos de ar, água e solutos no solo, e no fornecimento deles para as raízes das plantas (KARLEN *et al.*, 1997). Nesse sentido, tem sido frequente o uso da densidade do solo, porosidade, tamanho e continuidade de poros, permeabilidade intrínseca do solo ao ar, resistência à penetração e curva característica de água no solo (RODRIGUES *et al.*, 2011, MOTA *et al.*, 2013; CORREA *et al.*, 2014; ALENCAR *et al.*, 2015). No que concerne às pesquisas desenvolvidas em física do solo, um dos objetivos é estabelecer relações quantitativas entre esses atributos indicadores e o crescimento e desenvolvimento das culturas.

Na década de 1980, o pesquisador e físico do solo Jonh Letey, abordou em trabalho pioneiro, um ponto de vista pautado em prospecções científicas as interações entre os atributos físicos do solo e o crescimento das culturas, e considerou que as plantas podem ter o seu crescimento afetado por a) fatores diretos: oxigênio (O_2), temperatura, resistência mecânica e a água; e b) fatores indiretos: textura, agregação, estabilidade de agregados e a distribuição de tamanho de poros (LETEY, 1985).

No tocante ao fator oxigênio, baixa concentração ou falta dele no solo pode acarretar mudanças no metabolismo das plantas podendo levar a sérios prejuízos durante o seu desenvolvimento, isso porque a maioria das plantas existentes, salvo aquelas que apresentam estruturas especializadas para transferência de oxigênio das folhas para as raízes (aerênquimas), necessitam de O_2 oriundo do espaço poroso do solo, e de fluxo constante desse gás com a atmosfera, para manter a respiração normal das raízes. Além da concentração de O_2 no solo, Letey (1985) também ressaltou a importância de avaliar a taxa de difusão de O_2 (TODO), e liberação de gás carbônico (CO_2) para atmosfera.

A temperatura do solo é a medida do processo de troca de energia calorífica, cuja variação afeta o crescimento das plantas, entre outras coisas, devido a sua influência na germinação de sementes, na absorção de água e nutrientes pelas raízes, na difusão de gases, em processos microbianos, e na brotação e fotossíntese das plantas (LETEY, 1985; BRADY; WEIL, 2002). Ressalta-se que a amplitude do efeito da temperatura do solo no crescimento das plantas depende da espécie e da adaptabilidade dela a cada região, além do estágio fenológico.

Outro fator importante que pode afetar diretamente o crescimento das plantas é a resistência do solo à penetração de raízes (RP). As plantas para iniciar e completar o seu desenvolvimento necessitam que as suas raízes, por meio do processo que envolve turgor, expansão e alongação celular, possam crescer e explorar a porosidade existente ou abrir novos poros e, como consequência, potencializar a absorção de água, nutrientes, oxigênio e manter a sua sustentação no solo (DEXTER, 1988; JONG VAN LIER, 2001). Sendo assim, as raízes só podem explorar um determinado volume de solo, sem perda de energia captada pelo processo fotossintético, quando a pressão exercida pela coifa e região meristemática contra as partículas solidas do solo for maior que a pressão exercida na direção contrária imposta pela resistência do solo (JONG VAN LIER, 2001; PASSIOURA, 1991; HAMZA; ANDERSON, 2005). Caso a pressão exercida pela raiz túrgida não seja suficiente para vencer a resistência do solo, pode haver decréscimo na produção de novas raízes, redução no comprimento, modificações no diâmetro, tortuosidade e maior proliferação de raízes laterais finas (TAVARES FILHO *et al.*, 2001).

Além do fator direto nas raízes, o aumento da resistência imposta pelo solo pode afetar significativamente o crescimento da parte aérea (DEXTER, 1988), provavelmente por sinais de natureza bioquímica como, por exemplo, do ácido abscísico (ABA) que ao ser liberado pelas raízes e entrar no fluxo transpiratório, funciona como sinalizador e desencadeia uma série de eventos capazes de inibir o crescimento da parte aérea (LETEY, 1985; HURLEY; ROWARTH, 1999; ISMAIL; DAVIES, 1998). Contudo, essas modificações morfológicas e biométricas de plantas sob estresse dependem, dentre outras coisas, das características genéticas e do estágio fenológico, sendo assim, é preciso ser prudente ao fazer generalizações.

Em geral, a RP apresenta relação linear com a densidade do solo (BUSSCHER *et al.*, 1997). Sendo a densidade dada pela razão massa/volume, o seu acréscimo traduz aumento da massa por unidade de volume e patrocina a reorganização das partículas do solo, redução da porosidade total e da macroporosidade, e aumento na RP (BEUTLER *et al.*, 2005).

Diversas abordagens indicaram valores de RP restritiva ao crescimento de raízes entre 1 e 3,5 MPa (GERARD; MEHTA; HINOJOSA, 1972; NESMITH, 1987; CANARACHE, 1990; REINERT *et al.*, 2008). Porém, tem sido frequentemente considerado como impeditivo o valor de 2 MPa (SILVA; KAY; PERFECT, 1994; TORMENA; SILVA; LIBARDI, 1998).

O conteúdo de água no solo ou energia potencial tem papel ainda mais crucial no desenvolvimento das plantas, isso em decorrência do próprio efeito sobre o estado da água na planta e por influenciar na temperatura, resistência à penetração, transporte e absorção de nutrientes e na taxa de difusão de oxigênio para as raízes (LETEY, 1985; GRABLE; SIEMER, 1968).

Os atributos físicos do solo: densidade, textura, agregação, estabilidade de agregados e distribuição de poros por tamanho, afetam indiretamente o crescimento das plantas, uma vez que a relação destes com a produção das culturas se dá pelos seus efeitos nos fatores diretos (LETEY, 1985).

O efeito da densidade do solo afetando de forma indireta o desenvolvimento das plantas tem sido bastante estudado como, por exemplo, os trabalhos desenvolvidos por Flowers e Lal (1998), Foloni *et al.* (2003) Freddi *et al.* (2007) e Valicheski *et al.* (2012), nestes foram observados, de modo geral, que o aumento da densidade promoveu diminuição na porosidade total, aumento da RP, e consequências na produção e morfologia de raízes e de biomassa.

Além disso, a densidade também tem sido relacionada com o espaço poroso do solo destinado ao fluxo de ar. Abordagens como Grant (1993), Tubeileh *et al.* (2003), Grzesiak *et al.* (2014), Grzesiak *et al.* (2016), ressaltam a importância da magnitude do efeito da estrutura do solo indicada pela densidade do solo frente às respostas das plantas. De modo geral, tem sido relatado que a redução na aeração no solo é potencializada com o aumento da densidade, pois o seu aumento além de refletir redução na fração de poros disponíveis ao fluxo de ar, também aumenta o impedimento mecânico, o que pode produzir efeitos mais adversos ao crescimento das plantas.

2.2 Aeração do solo: definição, importância e generalidades

A capacidade do solo em armazenar e transmitir ar é definida como aeração do solo. Nesse processo, os gases produzidos durante o processo respiratório das raízes e microrganismos presentes no solo são trocados por gases da atmosfera (BRADY; WEIL,

2002). Desse modo, saliente-se a sua relevância por, entre outras coisas, influenciar diretamente o crescimento de plantas (SILVA *et al.*, 2009).

Em termos de composição e quantidade o ar de solos bem arejados é semelhante ao ar atmosférico. O ar atmosférico logo acima da superfície contém aproximadamente 78% de N, 21% de O₂ e 0,03% CO₂ (HILL, 1998; JONG VAN LIER, 2010), enquanto no solo o teor de N é 79%, O₂ de 20,6% e 0,25% CO₂. Ao observar esses valores, nota-se diferença mais acentuada entre os dois ambientes quanto as concentrações de O₂ e CO₂, e isso se deve a respiração das raízes e dos microrganismos do solo. Além disso, fatores como umidade e potencial redox, porosidade, tamanho dos poros, permeabilidade e profundidade do solo também podem afetar a quantidade de gases no solo (BRADY; WEIL, 2002).

Durante o processo respiratório das raízes e microrganismos do solo há consumo de O₂ e liberação de CO₂, ocasionando um gradiente de pressão parcial desses gases entre os ambientes (HILL, 1998), e, uma vez estabelecido esse gradiente, o movimento desses gases é facilitado pelo mecanismo de difusão. Um gradiente de pressão total entre o solo e atmosfera também pode ser gerado, sendo ele impulsionado por mudanças na pressão, temperatura e infiltração de água nos poros do solo e, nesse caso, o movimento é dado por fluxo de massa, no entanto, a sua contribuição não representa nem 10% do processo total de trocas. Sendo, portanto, a difusão o mecanismo mais efetivo no processo (HILLEL, 1998; JONG VAN LIER, 2010).

Considerando que a maioria das plantas não apresentam aerênquima para o transporte de O₂ da parte aérea para as raízes, a difusão de O₂ necessária à respiração delas passam a ser dependente do próprio solo (REICHARDT; TIMM, 2004). Sendo a difusividade dos gases em meio líquido muito baixa, para que o solo permita que esse processo ocorra sem restrições, ou seja, possa manter o aporte de O₂ enquanto libera o CO₂ na direção contrária, é necessário que ele apresente um contínuo de poros contendo ar e ligados com a superfície logo acima. De acordo com Letey (1985) em avaliações quanto a aeração do solo determinam-se com mais frequência a concentração de O₂, assumindo com isso que, a troca de CO₂ está satisfatória quando não houver restrições nas trocas de O₂.

Nesse sentido, é pertinente ressaltar que a aeração do solo não é um processo estático, e sim um processo dinâmico, dependente de uma série de fatores inerentes ao solo e ao ambiente (SILVA, 2009), com isso fica evidente a importância de conhecer os principais atributos físicos do solo associados com o processo de aeração como, por exemplo, a porosidade de aeração, distribuição de poros por tamanho e permeabilidade intrínseca do solo ar.

A aeração do solo guarda estreita relação com a variação da porosidade livre de água (porosidade de aeração) (REICHARDT; TIM, 2004). Os poros do solo podem ser ocupados por água e/ou ar, de modo que o aumento de um implica redução do outro. Para uma dada umidade é possível obter a porosidade de aeração subtraindo esse valor da porosidade total.

À medida que a porosidade de aeração decresce via aumento do conteúdo de água, também decresce a difusão dos gases no solo e entre o solo e a atmosfera, e com isso ocorre aumento da espessura dos filmes de água do solo em torno das raízes, criando uma resistência adicional para o fluxo de O₂ da fase gasosa para a superfície das raízes (SAQIB, 1989). Diante disso, a porosidade de aeração é um dos meios de avaliar a aerabilidade do solo (capacidade de trocar gases com a atmosfera).

Geralmente tem sido adotado o valor de 0,1cm³ cm⁻³ ou 10% de porosidade de aeração como o mínimo para manter a taxa de difusão de O₂ no solo sem que haja restrições ao crescimento de plantas (TORMENA; SILVA; LIBARDI, 1998; WATANABLE *et al.*, 2000). Porém, pouco tem sido discutido e/ou experimentado sobre a relação desse valor fixo para representar a aeração do solo e a influência dele no crescimento das plantas (KLEIN *et al.*, 2008; GUBIANE *et al.*, 2013).

Um dos motivos para essa lacuna é a complexidade envolvida no estudo da dinâmica dos gases (REICHARDT; TIMM, 2004; JONG VAN LIER, 2001). Além disso, no Brasil, outra motivação tem sido atribuída aos resultados obtidos nos trabalhos que monitoraram a umidade ao longo do ciclo das culturas, pois no geral, eles têm identificado que as condições de umidade no solo favorecem com maior frequência os efeitos negativos causados pelo déficit hídrico, em detrimento daqueles relacionados com aeração (KLEIN; CAMARA, 2007; KAISER, 2009). No entanto, a condição de solos bem drenados não é comum a todos as regiões e tipos de solo, e que o efeito da aeração pode ser tão limitante às plantas quanto a falta de água (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Destaca-se que o valor limitante de 10%, aceito e utilizado mundialmente, ganhou bastante repercussão a partir do trabalho desenvolvido por Grable e Siemer em 1968. Nessa pesquisa, dentre outras coisas, foram estabelecidas relações quantitativas entre o alongamento de radículas de plântulas de milho e a difusão relativa de oxigênio com a porosidade de aeração. Foram feitas algumas indicações e, entre elas, que porosidade de aeração inferior a 10% dificultaria o suprimento de oxigênio adequado à respiração das raízes de plantas, e que para garantir o alongamento de radículas seria necessário porosidades de aeração ainda maiores que essa. Contudo, esse trabalho foi desenvolvido há mais de meio de século, com a

cultura em estágio fenológico específico e sob determinadas condições, porém por ter sido um dos trabalhos pioneiros no assunto, o valor de 10% passou a ser utilizado na maioria das pesquisas que tratam sobre o espaço poroso do solo com ar.

A maior preocupação com a utilização do valor de 10% é que seu uso, de modo geral, é sustentado apenas como produto de repetição, pois na maioria das pesquisas esse valor não é relacionado com crescimento das plantas (JONG VAN LIER; GUBIANI, 2015) o que, por vezes, pode levar interpretações errôneas. Apesar disso, a quantificação de alguns indicadores de qualidade física do solo utiliza esse valor como restritivo, como é o caso do Intervalo Hídrico Ótimo sugerido inicialmente por Silva, Kay e Perfect (1994) e difundido por outros pesquisadores, como Leão *et al.* (2004).

Desse modo, é considerada válida a tentativa de estabelecer relações entre esse valor fixo com o crescimento de plantas por meio de avaliações biométricas e fisiológicas em diferentes estágios de desenvolvimento. Algumas abordagens como a de Primavessi, Melo e Libardi (1988) enfatizam que há mudanças no requerimento de uma porosidade mínima com crescimento das plantas. Bartholomeus *et al.* (2008) também relata a importância de evitar valores constantes, já que a previsão de uma porosidade de aeração mínima para o suprimento de oxigênio, deve-se considerar a dinâmica existente durante os diferentes estágios de crescimento das plantas.

Jong Van Lier (2001) e Jong Van Lier e Gubiani (2015) relatam em amplas discussões que a porosidade de aeração mínima ao sistema radicular, por ser controlada por um conjunto de fatores que atuam de forma complexa, deve ser estimada, entre outras coisas, em função do consumo de O₂ no solo e de aspectos relacionados a própria cultura como, por exemplo, a profundidade efetiva do sistema radicular. Além disso, tem sido discutido a importância de que a quantidade mínima de poros contendo ar deve ser relacionada com outras propriedades físicas que estejam associadas ao processo de aeração (SILVA *et al.*, 2009; MARTÍNEZ *et al.*, 2016; JONG VAN LIER, 2001; JONG VAN LIER; GUBIANI, 2015).

O estado de aeração do solo também é influenciado pela distribuição de poros por tamanho. Considerando a classificação que divide o volume total dos poros em macro e microporos e assumindo uma interpretação qualitativa a respeito desses, o primeiro é considerado mais eficiente para a livre circulação do ar no solo e entre o solo e atmosfera, isso se deve ao fato de que nesses poros a drenagem da água é mais rápida, o que facilita a difusão de gases para o interior do solo (LIBARDI, 2005). Os macroporos são por isso chamados de porosidade de aeração, e responsáveis por manter a porosidade mínima de 10%.

Com isso, percebe-se que se as variações na porosidade de aeração forem mediante redução da macroporosidade o processo de aeração pode ser comprometido.

Ao contrário dos macroporos, nos microporos a retenção de água é processo dominante, e por isso eles são menos efetivos para o movimento de ar no solo (HILL, 1998; KLEIN; LIBARDI, 2002; VALICHESKI *et al.*, 2012). Segundo Brady e Weil (2002), embora o movimento de gases no solo não seja controlado apenas pela distribuição de tamanhos de poros, a predominância de poros de pequenos diâmetros, mesmo que eles não estejam preenchidos por água, podem restringir o fluxo normal de gases no solo e entre o solo e atmosfera.

Outro atributo também associado ao processo de aeração do solo é a permeabilidade intrínseca do solo ar (K_{ar}), definida como capacidade do solo em permitir o transporte do ar. Sendo assim, a K_{ar} é um dos atributos que atuam como fator controlador do fluxo de gases no solo e da troca desses com a atmosfera, sendo que quanto maior ela se apresentar, maior é a possibilidade dessas trocas ocorrerem sem restrições, principalmente, entre O_2 e CO_2 (BRITO, 2010).

A K_{ar} é quantificada por meio da avaliação da capacidade do solo em permitir a passagem do ar por fluxo de massa (RODRIGUES, 2011); e para isso é preciso que seja estabelecido um gradiente de pressão total entre o solo e atmosfera, o que geralmente é feito com a utilização de equipamentos denominados permeômetros, construídos, de modo geral, com base no aparato desenvolvido por Kirkham (1946) (BRITO, 2010), com algumas adaptações que facilitam a execução da análise e a aquisição dos dados (SILVA *et al.*, 2009; SILVEIRA *et al.*, 2011).

Para a relação da K_{ar} com outros atributos associados com o processo de aeração do solo, tem-se que, quanto maior a variação da umidade no solo maior o grau de variação na porosidade de aeração e, conseqüentemente, no valor de K_{ar} (BEUTLER *et al.*, 2001; MESQUITA; MORAES, 2004; RODRIGUES, 2009; SILVA *et al.*, 2009; HUANG *et al.*, 2016). Quando todos os poros do solo estão livres de água (solo seco) a K_{ar} assume o seu valor máximo, e com o umedecimento, o ar nos poros vai sendo substituído por água e o valor de K_{ar} decresce, até atingir o valor zero, quando todo volume de poros é preenchido por água (BALL; SCHØNNING, 2002; BRADY; WEIL, 2002).

A K_{ar} também é dependente do tamanho dos poros, e sendo os macroporos mais eficientes nos processos de fluxo de ar (SAMPAIO *et al.*, 2006; RODRIGUES *et al.*, 2011; AMARO FILHO; ASSIS JÚNIOR; MOTA, 2008), caso eles sejam bloqueados - por mudança na estrutura ou no conteúdo de água no solo - a dinâmica na movimentação de ar é alterada, e

a K_{ar} é reduzida (SILVEIRA JUNIOR *et al.*, 2012; RODRIGUES, 2009).

O valor da K_{ar} também é utilizado na determinação de índices que identificam a variação na geometria dos poros, dentre eles; o índice N de continuidade de poros o qual estima a continuidade de poros relacionando a K_{ar} e porosidade de aeração utilizando a equação de Kozeny-Carman, conforme Ball, O'Sullivan e Hunter (1988), assumindo como índice de continuidade o expoente (N) da equação, o qual preconiza que a K_{ar} aumenta à medida que o volume de poros com ar aumenta ou à medida que os caminhos se tornam menos tortuosos (AHUJA *et al.*, 1984; BALL; O'SULLIVAN; HUNTER, 1988). Amostras com valores similares desse índice, indica que os poros estão igualmente distribuídos por tamanhos e com conectividades semelhantes de forma a contribuir proporcionalmente para a movimento de ar no solo e para o valor da K_{ar} (GROENEVELT; KAY; GRANT, 1984).

2.3 Atributos físicos associados com aeração e desenvolvimento de plantas

Solos sob condições físicas que a porosidade de aeração, a área disponível ao fluxo e outros aspectos geométricos dos poros do solo permitem uma partição adequada entre o conteúdo de água e de ar, o processo de aeração ocorre sem restrições, e a quantidade de O_2 presente no solo é suficiente para suprir a demanda pelas raízes das plantas, e estabelecer a condição de normoxia (SOUSA; SODEK, 2002).

No entanto, se a fração de poros contendo ar, área, tamanho, forma e a continuidade de poros forem afetadas por processos como, por exemplo, a compactação ou adensamento, todos ou quase todos os poros do solo passam a ser ocupados por partículas sólidas ou pela água, e isso dificultará o processo de aeração (ALVES *et al.*, 2002; VOESENEK *et al.*, 2006; VIEIRA; KLEIN, 2007; NAWAZ; BOURRIÉ; TROLARD, 2013), podendo resultar em condições em que o teor de O_2 no solo passa a ser deficiente (hipoxia) ou ausente (anoxia) (SOUSA; SODEK, 2002), e com isso o processo de difusão do O_2 em direção às raízes será dificultado ou até restringido.

Além disso, solos sob condições físicas restritivas ao fluxo normal de gases, a composição do ar no solo pode ser alterada, e gases como CO_2 , etileno e metano podem se acumular na zona radicular e afetar o crescimento das plantas (PIRES, SOPRANO, CASSOL, 2002; KERBAUY, 2013).

A condição de normoxia do solo geralmente tem sido associada com porosidade de aeração mínima de 10% (TORMENA; SILVA; LIBARDI, 1998; WATANABLE *et al.*, 2000; SEIXAS, 2001; TORMENA *et al.*, 2002) indicando que valores inferiores a este podem levar à limitações na transferência de oxigênio às raízes. Mais que isso, Topp *et al.* (1994)

afirmam que, em algumas situações, 10% de porosidade de aeração pode não ser suficiente para atender à demanda de oxigênio pelas raízes das plantas.

Por outro lado, para aumentar a porosidade de aeração, é preciso que haja diminuição no conteúdo de água, contudo isso altera outras propriedades físicas do solo que tem efeito direto no crescimento das plantas como na tensão com que a água está retida, umidade e resistência mecânica à penetração (GRABLE; SIEMER, 1968; TORMENA, *et al.*, 2004; GRZESIAK, 2009). Isso significa que mesmo o suprimento de oxigênio na rizosfera não seja fator limitante ao crescimento das plantas, elas podem experimentar efeitos adversos relacionados a absorção de água e maior resistência do ambiente físico à penetração das raízes.

Com a condição de normoxia limitada pelas alterações físicas do solo, o crescimento e desenvolvimento das plantas é afetado e de forma direta as raízes, pois elas têm total dependência do O₂ presente no solo para manutenção da respiração celular, o que as tornam muito sensíveis às alterações no estado de oxigenação do solo (REIS *et al.*, 2007; DIAS FILHO; SANTOS LOPES, 2012).

Solos sob condições físicas não restritivas e teores normais de O₂, permitem o aporte de O₂ necessário a respiração normal das células das raízes, e com isso a rota bioquímica da respiração ocorre sem restrições e completa as 3 fases, a saber: glicólise, ciclo de Krebs e cadeia de transporte de elétrons (CTE), sendo essa última com total dependência do O₂ como acceptor final de elétrons, e onde são produzidos a maior parte do ATP (Adenosina trifosfato) (TAIZ; ZEIGER, 2013; KERBAUY, 2013).

No entanto, sob condições físicas que levem a deficiência de O₂ no solo (hipóxia), as células das raízes têm a respiração normal afetada, mudam o metabolismo, e passam a fazer a respiração pela rota fermentativa. Nessa rota, devido à falta de oxigênio, ocorre a oxidação do citocromo que são proteínas que atuam no transporte de elétrons, e com isso, ainda no citosol, o fluxo de carbono é desviado da via glicolítica e a fosforilação oxidativa é afetada por não ter quantidade suficiente de O₂ para servir como acceptor final de elétrons na CTE, o que reflete em redução drástica na produção de ATP (SOUSA; SODEK, 2002; TAIZ; ZEIGER, 2013).

A partir dessa mudança ocorre vários problemas ao metabolismo da planta como, por exemplo, menor produção de compostos intermediários da respiração que servem como fonte de energia para a síntese de polissacarídeos, ácidos nucléicos, aminoácidos e proteínas, maior produção de compostos que podem acidificar o citosol como lactato, acetaldeído e etanol, além das espécies reativas de oxigênio (EROS) (GRZESIAK *et al.*, 2017; LIAO; LIN,

2001; SOUSA; SODEK, 2002; KERBAUY, 2013).

O grande problema da rota alternativa da respiração ao metabolismo das plantas é a baixa produção de energia, pois pela fermentação são produzidos apenas 2 moles de ATP para cada molécula de glicose que entra no processo respiratório, contra 38 moles produzidos pela via glicolítica. A partir dessa quantidade insuficiente de energia é desencadeada uma cascata de eventos com consequências negativas ao desenvolvimento das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Uma das consequências da falta de ATP é a diminuição da funcionalidade das raízes para o transporte de água e nutrientes. Com menor quantidade de energia, a integridade da parede celular é comprometida, acarretando menor produção de raízes ou até a morte dos seus tecidos, o que pode dificultar a absorção de água e de nutrientes, principalmente, daqueles que são absorvidos por meio do transporte ativo com gasto de energia (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Para a parte aérea, a baixa disponibilidade de O₂ no solo tem impactos indiretos (REIS *et al.*, 2007; DIAS FILHO; SANTOS LOPES, 2012). Para as trocas gasosas, por exemplo, o menor aporte de O₂ às raízes pode resultar em menor condutância estomática e taxa fotossintética líquida, pois, em virtude da menor quantidade de energia produzida, ocorre a inatividade das aquaporinas que são canais transmembranares nas células das raízes, seletivos ao transporte de água (GASPAR, 2011); com isso, há menor entrada de água, e conseqüentemente, murchamento das células das raízes, e como resultado os estômatos se fecham, acarretando redução na entrada de CO₂ e queda na taxa fotossintética.

Outro fator adicional que tem sido indicado como responsável pela queda da taxa fotossintética em plantas sob deficiência de O₂ é o acúmulo do produto da fotossíntese nas folhas, processo denominado de retroinibição (LIAO; LIN, 2001; ARAYA *et al.*, 2006; GRZESIAK *et al.*, 2013). Nas folhas a fotossíntese se processa a taxas mais elevadas do que a respiração, e sob deficiência de O₂ a demanda de carboidratos para respiração das raízes passa a ser reduzida, com isso ocorre o acúmulo de carboidratos na forma de amido nas folhas, resultando no fechamento estomático (LIAO; LIN 2001; ARAYA *et al.*, 2006). Além disso, sob estresse, os carreadores específicos responsáveis pelo transporte da sacarose são afetados (TAIZ; ZEIGER, 2013) e isso impede que ela saia das estruturas consideradas fontes e seja alocada nos drenos, e como resultado ocorre retroinibição.

Além da redução na produção das raízes e efeito nas trocas gasosas, a deficiência de O₂ no solo também pode refletir na produção de folhas, no crescimento da parte aérea, na altura das plantas, reduzir a relação raiz/parte aérea, e como consequência influenciar na produtividade (DIAS FILHO; SANTOS LOPES, 2012). Salienta-se, no entanto, que a

magnitude dos efeitos do estado de aeração do solo é dependente do tempo de exposição, das espécies de plantas e dos estádios fenológicos. Sendo, portanto, relevante que para estabelecer relações entre a fisiologia e biometria de plantas em crescimento submetidas a diferentes condições físicas do solo esses fatores sejam considerados (LETEY, 1985; SOUZA; BARBOSA, 2015).

Para Jong Van Lier e Gubiani (2015), o crescimento de plantas se dá por meio de transferência de massa, e essa muda ao longo do desenvolvimento, o que pode refletir diretamente no seu comportamento frente às condições físicas do solo. Os mesmos autores também abordam que com o aumento da densidade radicular, por exemplo, o requerimento de uma porosidade mínima com ar é maior.

Outro fator inerente as plantas que deve ser considerado em estudos que relacionam o estado físico do solo para o suprimento de O₂ às raízes, são respostas morfoanatômicas, metabólicas e fisiológicas que elas podem expressar quando expostas ao baixo teor de O₂ no solo, pois essas funcionam como estratégias para aclimação às condições de estresse (DIAS FILHO; SANTOS LOPES, 2012)

Dentre as respostas morfoanatômicas, em algumas plantas, está a produção de raízes adventícias, hipertrofia basal do caule e das lenticelas e formação de aerênquima (KOZLOWSKI, 1997; TAIZ; ZEIGER, 2013; KERBAUY, 2013). Enquanto para as metabólicas e fisiológicas, tem-se a manutenção do conteúdo de carboidratos, regulação da distribuição da baixa quantidade de energia, mudança no padrão de translocação dos metabólitos entre as fontes e os drenos, além de um forte sistema de antioxidantes enzimático e não enzimático como, por exemplo, as enzimas dismutase e catalase, e os pigmentos carotenoides e a proteína glutathione (NAIDOO; NAIDOO, 1992; HUANG; JOHSON, 1995; GONÇALVES 2009; NAYYAR; GUPTA, 2006; DIAS FILHO; SANTOS LOPES, 2012; GRZESIAK *et al.*, 2017).

2.4 Cultura do milho

O milho é uma gramínea pertencente à família Poaceae da espécie *Zea Mays* L., e ao grupo de plantas do metabolismo C₄, com ampla adaptação a diversas condições climáticas (EMBRAPA, 2011). É o cereal mais produzido no mundo com áreas cultivadas em quase todos os países. O Brasil é consolidado o 3º maior produtor mundial, e para a safra 2018/2019 a produção foi de 82,18 milhões de toneladas (CONAB, 2018).

Os estádios de crescimento e desenvolvimento das plantas de milho são separados

em vegetativo (V) e reprodutivo (R). A indicação de cada fase dentro do período vegetativo é feita a partir da avaliação do número de folhas completamente expandidas, e a subdivisão vai de VE (emergência), V1, V2, V3...V(n) até Vt; em que Vn representa número de folhas emitidas antes do pendoamento (Vt). A identificação para as subdivisões do estágio reprodutivo também segue a designação pelo acréscimo de números a letra R e vai de R1 até R6 (EMBRAPA, 2006; WEISMANN, 2008).

As plantas de milho, por pertencerem ao metabolismo C4, são mais adaptadas a ambientes secos e quentes do que as C3, com ampla produção em regiões tropicais e subtropicais, onde as temperaturas são mais elevadas e há maior radiação solar. Apesar das condições climáticas dessas regiões serem mais favoráveis ao aumento da diferença de pressão de vapor entre as folhas e atmosfera, e a maior transpiração, ainda assim, as C4 conseguem manter elevada eficiência fotossintética com menor perda de água. Isso porque elas possuem características marcantes como, por exemplo, a modificação da anatomia foliar (anatomia Kranz), baixa taxa de fotorrespiração, menor ponto de compensação de CO₂ (TAIZ; GEIZER, 2013).

Com relação ao sistema radicular das plantas de milho, a formação se dá a partir das raízes seminais, e, à medida que a planta cresce, um vigoroso sistema de raízes fasciculado é formado. Além dessas, as plantas apresentam raízes adventícias, as quais surgem acima da superfície do solo e a partir do caule. Essas raízes além de ter a função de sustentação, também podem absorver nutrientes e melhorar o restabelecimento da respiração aeróbia sob deficiência de O₂ no solo (MAGALHAES, DURAES, GOMIDE, 1996; TAIZ; ZEIGER, 2013; KERBAURY, 2013).

Em termos de hábito de crescimento das raízes de milho, Magalhaes, Durães e Gomide (1996), relatam que elas apresentam crescimento mais expressivo nos primeiros 30 cm do solo, e por isso é considerada uma planta com crescimento radicular superficial. Contudo, dependendo do tipo de solo e das alterações de suas propriedades, a profundidade máxima de enraizamento pode diferir.

De modo geral, sob condições em que os fatores bióticos e abióticos não sejam restritivos ao seu crescimento, os processos fisiológicos ocorrem sem restrição, e com isso elas expressam toda a sua capacidade em converter os compostos de carbonos simples oriundos da fotossíntese, em compostos orgânicos complexos, os quais são posteriormente translocados dos tecidos onde a fotossíntese se processa em taxas mais elevadas (fontes) para serem armazenados e metabolizados nos locais onde a produção de fotoassimilados é menor (drenos) (MAGALHAES, DURAES, GOMIDE 1996; FANCELLI, 2000).

No entanto, o meio em que as plantas se desenvolvem é complexo e dinâmico, no qual uma multiplicidade de fatores abióticos químicos e físicos podem ter implicações bioquímicas, fisiológicas e morfológicas negativas às plantas, e com isso afetar o seu crescimento normal (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Nesse sentido, variações nos fatores físicos do solo, principalmente aqueles relacionados ao espaço poroso têm considerável relevância. Assim, processos que levam a modificações no arranjo estrutural do solo como, por exemplo, a compactação, podem causar restrições ao crescimento das plantas em decorrência do aumento da resistência à penetração das raízes, variação na distribuição de poros por tamanho, acúmulo de água no poros do solo, redução no processo de aeração do solo e, conseqüentemente, menor taxa de difusão de oxigênio em direção as raízes (TAYLOR; BRAR, 1991).

Com relação ao efeito da oxigenação do solo em plantas de milho, Zaidi *et al.* (2007) relatam que a inabilidade da cultura do milho para baixa disponibilidade de oxigênio na rizosfera ocasiona diversos danos ao seu desenvolvimento e produtividade, e isso se dá em decorrência do efeito direto da falta de oxigênio para a respiração das raízes e de outros fatores, tais como: baixa disponibilidade de água e nutrientes, desequilíbrios hormonais e aumento de compostos tóxicos no solo e na planta.

As plantas apresentam elevada demanda respiratória devido a alta atividade da citocromo *c* oxidase da raiz, enzima que catalisa o transporte de elétrons terminais ao oxigênio (VODNIK, *et al.*, 2009). Com isso elas podem até resistir a períodos curtos em hipoxia, no entanto, apresentam sensibilidade a anoxia, ou seja, são plantas mesofíticas. Sem O₂ como acceptor de elétrons terminal na cadeia de transporte de elétrons mitocondrial das raízes e menor produção celular de ATP, ocorre efeitos negativos nas funções do metabolismo celular e nos processos responsáveis pelo desenvolvimento das plantas (FUKAO; SERRES, 2004).

A pressão de oxigênio crítica (COP, critical oxygen pressure) é aquela abaixo do qual as taxas de respiração decrescem em decorrência da deficiência de oxigênio. A COP considerada para um ápice de raízes de plantas de milho cultivadas em solução nutritiva bem ventilada, é de aproximadamente 20 kPa ou de 20% de oxigênio por volume, próximo da concentração do ambiente aéreo. Sendo que abaixo da COP não há oxigênio suficiente para a respiração, levando a produção reduzida de ATP e até a morte celular (TAIZ; ZEIGER, 2013).

No entanto, na condição de cultivo em solo, para que a demanda de oxigênio exigida pelas plantas seja suprida, é necessário que o solo esteja bem drenado e bem estruturado, possibilitando a difusão de gases e níveis satisfatórios de O₂ em profundidade

(TAIZ; ZEIGER, 2013). Nesse sentido, Grable e Siemer (1968) sugeriram o valor mínimo de 10% de porosidade de aeração para que a taxa de fluxo de O₂ em direção ao raízes de plantas de milho ocorresse sem restrições.

Contudo, vale resaltar que apesar da sensibilidade das plantas de milho à baixa concentração de O₂ no solo, a magnitude desses efeitos é dependente do estágio de desenvolvimento e, dentre outras coisas, da sua capacidade de produzir estruturas como, por exemplo, as raízes adventícias, e compostos capazes de reduzir o efeitos tóxicos decorrentes da baixa oxigenação (VODNIK, *et al.*, 2009).

Quanto aos estádios fenológicos tem sido indicado que nos estágios entre V3 e V6, e no VT as plantas de milho apresentam elevada sensibilidade ao excesso de umidade no solo e, portanto, ao déficit de oxigênio (TIAN *et al.*, 2019; REN *et al.*, 2016c). Da emergência ao estágio V5, o excesso de água na zona radicular pode causar danos irreversíveis podendo, inclusive, causar a morte das plantas (EMBRAPA, 2006). Isso porque, nos estádios iniciais, as plantas possuem pouco caule formado e está sendo estabelecidos o número de grãos. Contudo, a característica mais marcante desses estádios, deve-se ao fato de que o ponto de crescimento ainda se encontra abaixo da superfície do solo, o que as tornam mais susceptíveis aos danos causados pelo excesso de umidade no solo (WEISMANN, 2008; EMBRAPA, 2006).

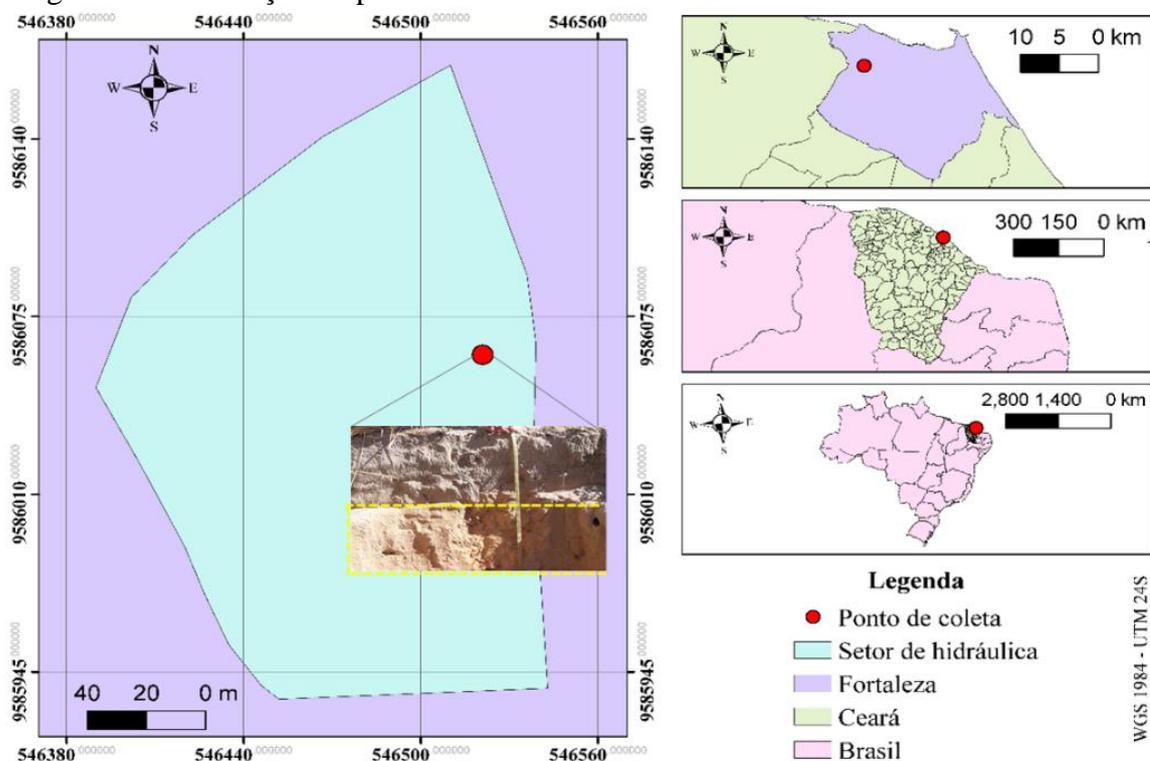
No estágio VT as plantas já atingiram o seu potencial máximo quanto ao crescimento e desenvolvimento, e nele, as plantas estão em transição para o estágio reprodutivo, com emissão da inflorescência masculina (Pendão). Nesse estágio, mais do que em qualquer outro, as plantas são muito sensíveis aos fatores abióticos como, por exemplo, ao excesso de umidade no solo, estresse que pode levar até a inviabilidade dos grãos de pólen (WEISMANN, 2008). Outros estágios potencialmente afetados por esse estresse está compreendido entre o V12 ao V17, pois, nessa fase, é determinada a capacidade reprodutiva das plantas, como o número de grãos por fileira, tamanho da espiga, além do expressivo aumento da área foliar (EMBRAPA, 2006; ROMANO, 2005).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Localização e características do solo utilizado

O trabalho foi realizado com solo proveniente de um ARGISSOLO AMARELO (EMBRAPA, 2018), localizado no setor de hidráulica da Universidade Federal do Ceará – Campus do Pici, Fortaleza - CE (Figura 1). As amostras foram coletadas na camada de 0,40 a 0,90 m, posteriormente, secadas ao ar, passadas em peneira de 2 mm e utilizadas para caracterização e para confecção de corpos de provas e colunas de solo.

Figura 1 – Localização do ponto de coleta do solo



Fonte: Ícaro Vasconcelos.

Para a caracterização física (Tabela 1), a granulometria foi determinada com base no método descrito por Gee e Or (2002). As partículas menores, como silte (<0,053-0,002 mm) e argila (<0,002 mm) foram separadas por sedimentação, seguindo a Lei de Stokes. A areia foi separada por peneiramento em malha com diâmetro de 0,053 mm e fracionada segundo a classificação granulométrica do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA, 1972), em areia muito grossa =< 2,0-1,0 mm; areia grossa =<1,0-0,5 mm; areia média =< 0,5-0,25 mm; areia fina =<0,25-0,105 mm e areia muito fina =< 0,105- 0,053.

Amostras com estrutura preservada também foram coletadas em anéis volumétricos para determinação da densidade do solo, conforme Blake e Hartge (1986b). A densidade de partículas foi obtida pelo método do balão volumétrico, conforme sugerem Flint e Flint (2002).

A curva de compactação do solo foi obtida pelo ensaio de Proctor como indicado no Ensaio NBR 7182 (ABNT, 1986). No final do ensaio foram determinados valores de densidade para seis valores de umidade. Os dados foram ajustados a uma equação polinomial de segundo grau: ($D_s = -159,96u^2 + 39,474u - 0,4727$; $R^2: 0,95$), e a partir dela foi possível obter matematicamente a densidade máxima ($D_m = -b^2 - 4ac/4a$) e a umidade crítica de compactação (UCC) = $-b/2a$, cujo os valores estão contidos na Tabela 1.

Tabela 1– Algumas características físicas e químicas do solo utilizado

Granulometria												
Areia						Total	Silte	Argila	D _s	D _p	D _m	UCC
MG	G	M	F	MF	g kg ⁻¹							
23	55	157	249	82	566	115	319	1,7	2,4	1,96	0,12	
Classe Textural (Franco-argilo-arenosa)												
pH H ₂ O	Complexo sortivo						P	Cu	Fe	Mn	Zn	
	cmol _c kg ⁻¹											mg dm ⁻³
5,0	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	H ⁺ Al ³⁺	Al ³⁺	1,0	0,12	14,34	1,10	1,04	
	0,50	0,4	0,11	0,01	2,41	0,90						

Areias: MG: muito grossa =< 2,0-1,0 mm; G: grossa=<1,0-0,5 mm; M: média =<0,5-0,25 mm; F: fina =<0,25-0,105 mm; MF: muito fina =< 0,105- 0,053. D_s: densidade do solo; D_p: densidade de partícula; D_m: densidade máxima; umidade crítica de compactação (UCC).

Para a caracterização química do solo (Tabela 1) as análises foram procedidas conforme a metodologia descrita pela EMBRAPA (2011). Nitrogênio total foi pelo método Kjeldahl, por destilação a vapor. Os teores de cálcio (Ca) e magnésio (Mg) foram extraídos com solução de KCl (1 mol L⁻¹) e determinados por espectrometria de absorção atômica. Fósforo (P), potássio (K) e sódio (Na) e os micronutrientes foram extraídos com solução Mehlich 1 (0,05 mol L⁻¹ HCl + 0,0125 mol L⁻¹ H₂SO₄) e determinados por colorimetria (P) e por fotometria de chama (K e Na) e espectrômetro de absorção atômica (Cu, Fe, Mn e Zn). A

acidez potencial foi determinada em extrato de acetato de cálcio $\text{Ca}(\text{OAc})_2$ a pH 7,0 e determinada por volumetria com solução de NaOH em presença de fenolftaleína como indicador.

3.2 Confeção dos corpos de prova para testes prévios

Foram confeccionados corpos de prova utilizando cilindros de 5 x 5 cm (Figura 2) preenchidos com massa de solo, previamente calculada por meio da relação: $d = m/v$; em que: d – densidade do solo; m – massa; v – volume, para obter 7 níveis densidade do solo: 1,2; 1,3; 1,4; 1,5; 1,6; 1,7 e 1,8 g cm^{-3} .

A massa de solo necessária para formar as colunas em cada densidade, recebeu quantidade de água correspondente, obtida por meio da equação de regressão gerada pela curva de compactação do ensaio de Proctor, e após homogeneização, elas foram confeccionadas com auxílio de uma prensa hidráulica 15t. No momento da compactação, utilizou-se um suporte de ferro com diâmetro ligeiramente inferior ao do cilindro.

Figura 2 – Etapas para confecção dos corpos de prova



Fonte: Autor.

Nos corpos de prova confeccionados para cada densidade foram obtidas a macro e microporosidade de acordo com metodologia contida em EMBRAPA, (2011), cujo valores estão contidos na Tabela 2. A porosidade total foi obtida com a utilização da equação seguinte:

$$PT = \left(1 - \frac{D_s}{D_p}\right) \quad (1)$$

sendo: PT a porosidade total ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$); Ds e Dp: densidade do solo e partículas (g cm^{-3}), respectivamente.

Os microporos, aqueles com diâmetro inferior a 50 μm , foram obtidos na mesa de tensão mediante a aplicação da tensão de 6 kPa. Atingido o equilíbrio, as amostras foram pesadas e em seguida levadas à estufa a 105 °C para obtenção do peso seco. A macroporosidade foi calculada pela diferença entre a porosidade total e a microporosidade. Foram utilizadas 5 amostras para cada densidade.

Tabela 2 – Valores para macro, micro, porosidade total para as diferentes densidades do solo

Densidade do solo (g cm^{-3})	Porosidade total -----	Microporosidade ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$)	Macroporosidade -----
1,2*	0,48*	0,28	0,20
1,3	0,46	0,29	0,17
1,4	0,42	0,27	0,15
1,5	0,38	0,26	0,12
1,6	0,34	0,27	0,07
1,7	0,29	0,25	0,04
1,8	0,25	0,24	0,01

(*) com a saturação as partículas solidas que formavam os corpos de prova foram rearranjadas e a porosidade total foi alterada de 0,50 para 0,48 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$.

Considerando os dados referentes a distribuição dos valores de macro e microporos para todas as condições de densidades foram estabelecidos tratamentos de porosidade de aeração acima e abaixo de 10% para instalar o experimento em casa de vegetação. Sendo assim, após averiguar os dados, considerou-se, executar o experimento com as densidades de 1,6 e 1,7 g cm^{-3} , uma vez que a faixa de densidades entre 1,2 e 1,5 g cm^{-3} dificultaria testar as porosidades de aeração menores que 10%, pois a fração do espaço poroso favoreceria a drenagem em detrimento da retenção da água no solo, haja vista que para o experimento em questão o controle dos tratamentos se daria via controle da umidade. Tendo isso definido, as porosidades de aeração consideradas como tratamento em cada densidade do solo foram as frações da porosidade total livre de água correspondente a 0,07; 0,08; 0,09; 0,10 e 0,12 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ da porosidade total.

3.3 Caracterização dos atributos físicos nos tratamentos pré-estabelecidos

Nos corpos de prova confeccionados conforme o item 3.2, àqueles correspondentes as densidades de 1,6 e 1,7 g cm⁻³ foram utilizados para a obtenção das curvas característica de retenção de água no solo (CCRAS), permeabilidade intrínseca do solo ar (K_{ar}) e resistência à penetração (RP).

Foram obtidas 5 CCRAS para cada densidade, e a curva média para cada condição está apresentada na Figura 3. O conteúdo de água na saturação foi considerado igual à porosidade total do solo; a mesa de tensão foi utilizada para estabelecer o equilíbrio entre a tensão aplicada e o conteúdo de água nos pontos de baixa tensão 2, 4, 6, e 10 kPa, e nos de alta 33, 100, 300, 700 e 1500 kPa o equilíbrio foi obtido no extrator de Richards (KLUTE, 1986). Os dados obtidos foram ajustados de acordo com o modelo proposto por Van Genuchten (1980) (Equação 2), com auxílio do programa Table Curve 2D Versão Trial, 5.1. Foram estimados apenas os parâmetros alfa, m e n (Tabela 3).

$$\theta = \theta_r + \frac{\theta_s - \theta_r}{[1 + (\alpha|\psi|)^n]^m} \quad (2)$$

em que: θ = conteúdo de água (cm³ cm⁻³); θ_r e θ_s são, respectivamente, a umidade volumétrica residual e na saturação (cm³ cm⁻³); ψ o potencial mátrico da água no solo (kPa); α (kPa⁻¹) um escalonador do ψ (cm³); m e n são parâmetros de ajuste do modelo relacionados ao formato da curva.

Figura 3 – Representação das curvas de retenção médias ajustadas para as densidades do solo de 1,6 g cm⁻³ (A), 1,7 g cm⁻³ (B)

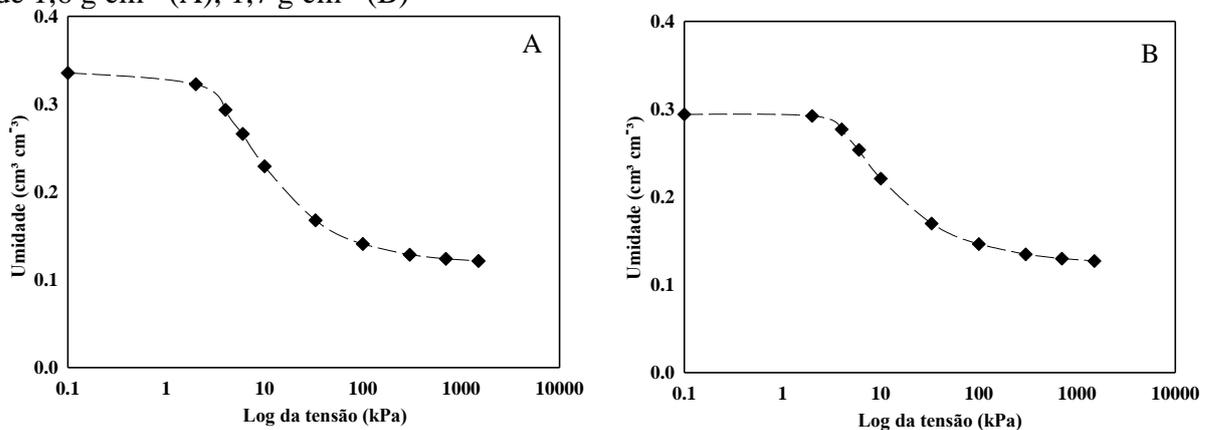


Tabela 3 – Valores médios dos parâmetros de ajuste da equação de Van Genuchten para as densidades do solo (Ds) de 1,6 e 1,7 g cm⁻³

Ds	θ_r	θ_s	α	m	n
1,6	0,120	0,340	0,242	0,324	2,194
1,7	0,130	0,290	0,243	0,163	3,803

A partir da CCRAS ajustada em ambas as condições de densidade foram, então, obtidas as umidades e suas respectivas tensões para as porosidades de aeração acima e abaixo de 10% (Tabela 4). A umidade equivalente a cada tratamento de porosidade de aeração foi obtida por meio da Equação 3.

$$\theta_{\beta} = PT - \beta \quad (3)$$

sendo: θ_{β} a umidade correspondente ao nível de porosidade de aeração (cm³ cm⁻³), PT a porosidade total (cm³ cm⁻³); β a porosidade de aeração (cm³ cm⁻³).

Tabela 4 – Umidade (θ) e tensão (τ) para cada tratamento de porosidade de aeração (β) e densidades do solo (Ds)

Ds	β , cm ³ cm ⁻³				
1,6 g cm ⁻³	0,07	0,08	0,09	0,10	0,12
θ , cm ³ cm ⁻³	0,27	0,26	0,25	0,24	0,22
τ , kPa	6,00	7,00	8,00	9,30	13,0
Ds	β , cm ³ cm ⁻³				
1,7 g cm ⁻³	0,07	0,08	0,09	0,10	0,12
θ , cm ³ cm ⁻³	0,22	0,21	0,20	0,19	0,17
τ , kPa	10,0	12,0	14,0	18,0	32,0

A permeabilidade intrínseca do solo ao ar (K_{ar}) foi obtida segundo o método da pressão decrescente (KIRKHAM, 1946; SILVEIRA *et al.*, 2011). Estabelecido o equilíbrio entre as umidades nas amostras de solo com as tensões aplicadas, elas foram fixadas no tubo de saída de ar do reservatório e por elas se fizeram passar uma quantidade de ar equivalente a uma pressão de 1 kPa. Com a utilização do software Permear v.1.0 (SILVEIRA *et al.*, 2011) foi registrado, de modo eletrônico, o decaimento da pressão com o tempo, e posteriormente obtenção do coeficiente de permeabilidade ao ar (K_{ar}) com a utilização da Equação 4. A K_{ar}

foi obtida em todas as tensões utilizadas para obtenção da CCRAS.

$$K_{ar} = \frac{L\eta V}{AP_{atm}} \times |S| \quad (4)$$

sendo: K_{ar} = coeficiente de permeabilidade ao ar (m^2); V = volume de ar que passa pelo cilindro (m^3); η = viscosidade dinâmica do ar (Pa.s); L = altura do anel volumétrico (m); A = igual a área da secção transversal da amostra de solo (m^2); P_{atm} = pressão atmosférica local (Pa); S = coeficiente angular da regressão linear da pressão (ln da pressão) em função do tempo.

Também foi obtido o índice N de continuidade de poros e a porosidade bloqueada (ε_b) (Tabela 5 e 6), conforme as Equações 5, 6 e 7 como sugerido por Kozeny-Carman semelhantes a dada por AHUJA *et al.* (1984).

$$K_{ar} = M\beta^N \quad (5)$$

em que: M e N são constantes empíricas. O expoente N , para Kozeny-Carman e AHUJA *et al.* (1984). A relação de K_{ar} e β foi ajustada a uma forma logarítmica, conforme Equação 6, e a partir dela foi determinado o valor da porosidade bloqueada (Equação 7).

$$\log K_{ar} = \log M + N \log \beta \quad (6)$$

$$\varepsilon_b = 10^{(-\log M)/N} \quad (7)$$

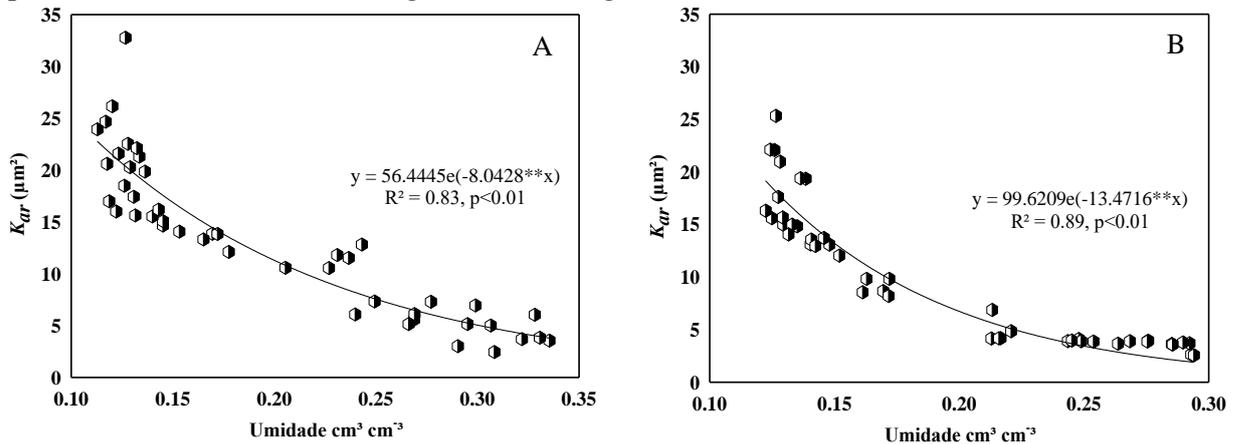
sendo: o N = slope da equação; M = é intercepto da reta linear com a abscissa no gráfico que relaciona o $\log K_{ar}$ na qual $\log \beta = 0$; e o intercepto com eixo $\log \beta$ em que $\log K_{ar} = 0$ é a quantidade de poros bloqueados que não faz parte do fluxo (ε_b) = porosidade bloqueada.

Tabela 5 – Parâmetros da equação de regressão de $\log K_{ar} = \log M + N \log \beta$ e porosidade bloqueada (ε_b)

Ds (g cm ⁻³)	log ₁₀ M ----- (μm ²) -----	N	R ²	ε _b %
1,6	1,72	0,68	0,92	0,28
1,7	1,39	0,39	0,65	0,03

A partir dos dados de umidade ajustados e dos dados de K_{ar} obtidos em cada tensão, foi gerada a curva representativa da K_{ar} em função da umidade para cada situação de densidade (Figura 4 A e B).

Figura 4 – Relação entre a umidade volumétrica e a permeabilidade intrínseca do solo ao ar para as densidades do solo 1,6 g cm⁻³ (A), 1,7 g cm⁻³ (B)



A equação de regressão gerada pela relação acima foi utilizada para obter a K_{ar} em cada tratamento de porosidade de aeração. Além disso, os dados oriundos das análises da K_{ar} em cada tensão avaliada foram utilizados para calcular a densidade de fluxo de ar, sendo ela dada pela razão entre o volume de ar que passa pela área da amostra por unidade de tempo. Após o cálculo a densidade de fluxo em cada tensão e densidade do solo, foram geradas equações de regressão e os valores correspondentes a cada tratamento estimados (Tabela 6). Para a densidade do solo de 1,6 e 1,7 g cm⁻³ as equações de regressão para a densidade de fluxo obtidas em (m s⁻¹) foram, respectivamente: ($q = 0,4657\ln(\tau) + 1,973$; $R^2 = 0,87$) e ($q = 0,3996\ln(\tau) + 1,5041$; $R^2 = 0,95$).

Tabela 6 – Valores de permeabilidade intrínseca do solo (K_{ar}) e índice de continuidade (K_1) e densidade de fluxo (q) para diferentes porosidades de aeração (β) e densidade do solo

Ds	β , cm ³ cm ⁻³				
1,6 g cm ⁻³	0,07	0,08	0,09	0,10	0,12
K_{ar} , μm ²	6,77	7,23	7,83	8,49	9,97
q , m s ⁻¹	2,87	2,88	2,94	3,01	3,20
Ds	β , cm ³ cm ⁻³				
1,7 g cm ⁻³	0,07	0,08	0,09	0,10	0,12
K_{ar} , μm ²	4,86	5,58	6,38	7,30	9,56
q , m s ⁻¹	2,42	2,50	2,56	2,66	2,89

A determinação da resistência à penetração (RP) se deu após o equilíbrio da umidade nas mesmas tensões indicadas anteriormente para a construção da CCRAS. Para tanto foi utilizado um penetrômetro eletrônico estático de bancada com haste com diâmetro de cone de 4 mm. A velocidade de penetração foi de 1 cm min⁻¹ e o registro de uma leitura por segundo.

As medidas da RP foram efetuadas no centro geométrico de cada amostra, e o valor para representar cada uma delas foi dado pela média das leituras considerando as camadas compreendidas entre o primeiro e o quarto cm de profundidade. O software próprio do equipamento conforme descrito por Tormena, Silva e Libardi (1998) foi utilizado para aquisição dos dados. Os resultados foram relacionados com os valores de umidade ajustados (Figura 5), e a equação de regressão gerada foi utilizada para estimar a RP correspondente de cada tratamento (Tabela 7).

Figura 5 – Relação entre a umidade volumétrica e a resistência à penetração do solo para as densidades do solo 1,6 g cm⁻³ (A), 1,7 g cm⁻³ (B).

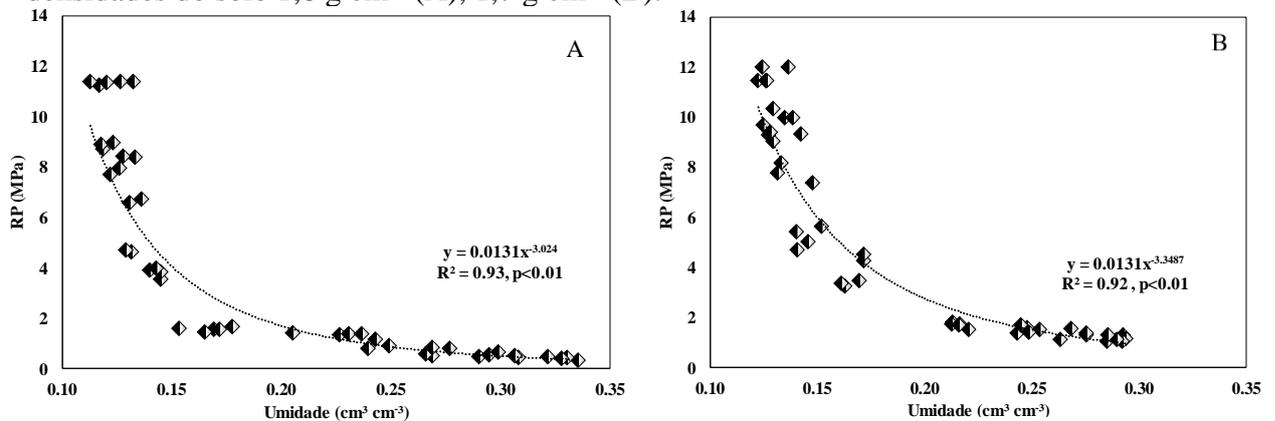


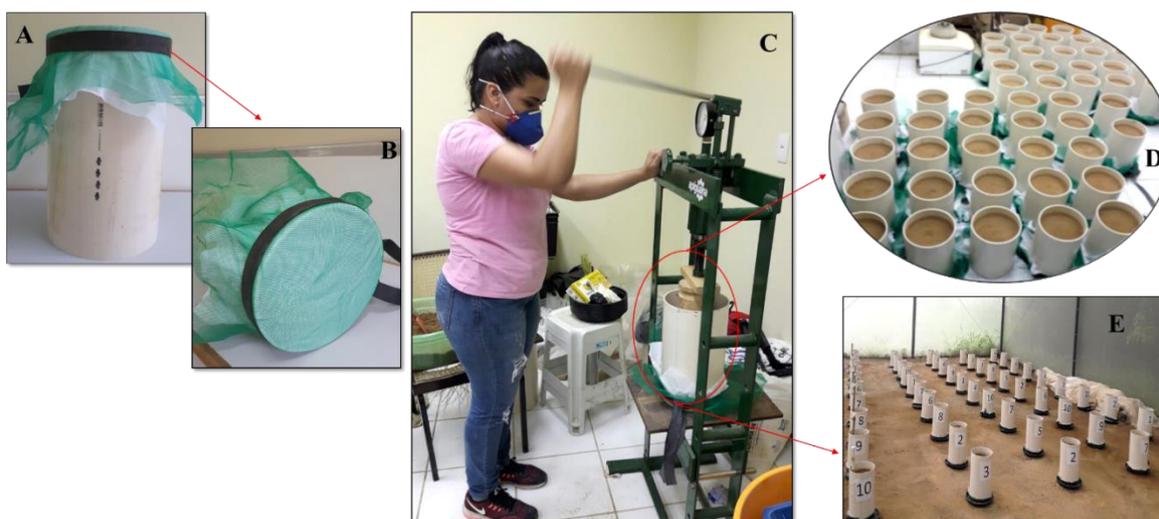
Tabela 7 – Valores de resistência à penetração (RP) para as diferentes porosidades de aeração (β) nas densidades do solo 1,6 e 1,7 g cm⁻³

Ds g cm ⁻³	RP, MPa				
	β , cm ³ cm ⁻³				
	0,07	0,08	0,09	0,10	0,12
1,6	0,80	0,81	0,92	1,04	1,40
1,7	1,68	1,78	2,09	2,47	3,60

3.4 Confeção das colunas de solo e instalação dos tensiômetros

Para a confecção das colunas de solo foram consideradas quantidades de massa de solo passados em peneira de 2 mm, previamente calculadas para obter as densidades de 1,6 e 1,7 g cm⁻³. Para tanto, foram utilizados tubos de PVC (Policloreto de Vinila) de 20 cm de diâmetro e 35 cm de altura (Figura 6 A). Para garantir que as colunas de solo tivessem a mesma altura, optou-se por fazer o corte dos tubos em uma torneadora. Foi considerado para a confecção das colunas o volume correspondente até os 30 cm do tubo, uma vez que os 5 cm restantes seriam necessários para o manejo da irrigação.

Figura 6 – Confeção dos cilindros de solo: (A, B) tubo de PVC com tela Anti-afídeo, (C) utilização da prensa no momento da compactação, (D e E) colunas de solo confeccionadas.



Fonte: Autor.

Na parte inferior de cada tubo foram fixados, com auxílio de uma fita de borracha (feito a partir de uma câmara de ar de carro), um tecido de algodão poroso (Murin) e uma tela Anti-Afídeo, tendo como objetivo evitar a perda de solo e possibilitar o processo de montagem (Figura 6 A, B). Além disso, cada coluna de solo foi colocada sobre pratos plásticos com uma camada de brita com diâmetro máximo de 32 mm.

O mesmo procedimento descrito no item 3.2 para confecção dos corpos de prova foi adotado para a confecção das colunas de solo, em que a quantidade de massa de solo com umidade correspondente para obter cada densidade foi compactada com o auxílio de uma prensa hidráulica. Um suporte de madeira cuja base tinha diâmetro um pouco inferior ao do tubo de PCV foi utilizado nesse procedimento (Figura 6 C).

Antes da compactação, para cada coluna de solo, por meio da adição de calcário os teores de Ca^{2+} e Mg^{2+} foram elevados para a proporção 3:1. O período de incubação para a reação do calcário foi de 40 dias.

Para garantir as porosidades de aeração dos diferentes tratamentos por meio do controle da umidade e tensão de água no solo foram instalados tensiômetros com sistema de leitura de mercúrio, com auxílio de um trado de diâmetro semelhante ao do tensiômetro a uma profundidade de 15 cm (Figura 7) em uma repetição para cada tratamento. Para que a cápsula porosa estivesse com todos os poros preenchido por água, elas passaram 48 horas submersas em água destilada.

Figura 7 – Instalação dos tensiômetros

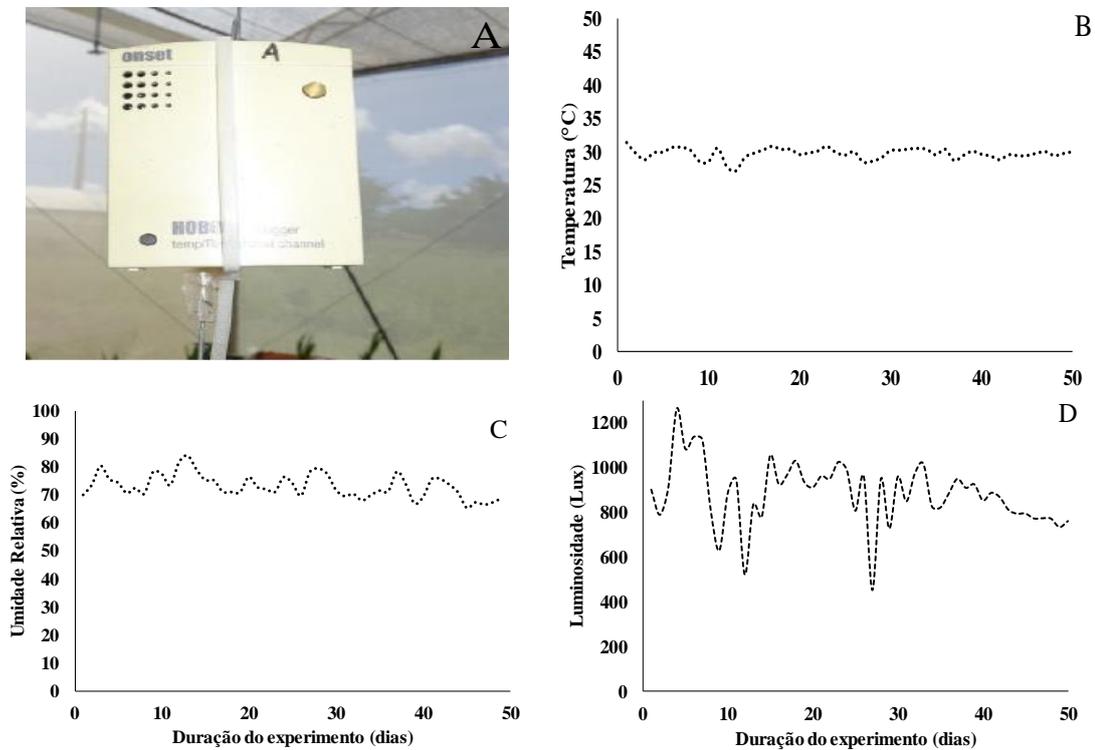


Fonte: Autor.

3.5 Condução do experimento

O trabalho foi conduzido em casa da vegetação, localizada na área experimental da Estação Agrometeorológica da Universidade Federal do Ceará (UFC), Campus do Pici, Fortaleza, CE sob as coordenadas geográficas (3°44'45" S, 38°34'56" W). Na parte central do interior da casa de vegetação foi instalado um Data Logger fabricante Onset Computer Corporation (HOBO® U12-012 Temp/RH/Light/Ext) (Figura 8 A), programado para registrar os dados de temperatura, umidade relativa do ar e luminosidade a cada 30 minutos durante o período de condução do trabalho. Os dados médios diários estão apresentados na Figura 8 B, C e D.

Figura 8 – Data-logger utilizado para o registro dos dados (A), valores médios diários de temperatura (B), umidade relativa do ar (B) e luminosidade (C)



Fonte: Figura A Williana Júlia; Figuras B, C, D: Autor.

No dia 25 de maio de 2018 foram selecionadas sementes de milho com melhor aparência do híbrido duplo BRS 2022, e semeadas cinco em cada coluna de solo. Aos 3 dias após a semeadura, todas as sementes já haviam germinado (Figura 9 A). A partir desse momento, foi procedido o desbaste da primeira plântula por coluna de solo, e assim, a cada dia, seguiu o mesmo procedimento, até que aos 7 dias após a emergência restava apenas a planta mais vigorosa por unidade experimental. A partir desse momento foi iniciado o monitoramento para que a umidade estivesse de acordo com seu respectivo tratamento.

Figura 9 – Plântulas de milho aos 3 (A) e 7 (B) dias após a semeadura.



Com as CCRAS e as umidades correspondentes às porosidades de aeração estabelecidas para os tratamentos foi possível calcular o valor das alturas das colunas de mercúrio indicadoras de atingimento de tal situação em cada tratamento; assim, quando havia variação da coluna de mercúrio, água era adicionada em quantidade calculada – com auxílio de uma proveta graduada em milímetros – para que ela voltasse a condição desejada, utilizando-se a Equação 8. O monitoramento da tensão para obter cada tratamento foi feito 11 vezes por dia, durante todo período experimental.

$$V_{\text{água}} = (\theta_{\text{trat}} - \theta_{\text{atual}}) * V_{\text{cilindro}} \quad (8)$$

em que: $V_{\text{água}}$: volume de água, cm^3 ; θ_{trat} : umidade volumétrica para cada tratamento, $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$; θ_{atual} : umidade volumétrica no momento leitura, $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$; V_{cilindro} : volume interno do cilindro, cm^3 .

Ressalta-se, porém, que condição ideal seria que a coluna de mercúrio e a umidade não variasse em momento algum durante todo o experimento, no entanto, como o meio de reposição de água não foi um sistema automatizado, e que com o estabelecimento da cultura o sistema solo-planta-atmosfera se torna mais dinâmico, em virtude, principalmente, da considerável produção e aumento do volume de raízes por área, o mais oportuno foi realizar o maior número de leituras possíveis por dia, e repor o volume de água sempre que necessário.

A adubação foi procedida via solução nutritiva para elevar os teores dos macronutrientes nitrogênio e fósforo para 30 mg dm^{-3} , de potássio, para 90 mg dm^{-3} , e dos micronutrientes zinco, ferro, manganês, cobre e boro para 1,0; 2,5; 1,5; 1,0; 0,5 mg dm^{-3} , respectivamente. Foram utilizados Sulfato de amônio ($\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 21 mg de N como fonte de N, para o P o MAP (Mono-Amonio-Fosfato) $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ – 48% de P_2O_5 , e para o potássio o cloreto de potássio (KCl – 60% K_2O). Para os micronutrientes as fontes utilizadas foram Sulfato de zinco (ZnSO_4 – 22% de Zn), Ferro rexolin – 6,5% Fe, Sulfato de manganês (MnSO_4 – 29% de Mn), para o Cu sulfato de cobre (CuSO_4 – 25% de Cu), e Ácido bórico (H_3BO_3 – 17% B) como fonte de B.

3.6 Variáveis analisadas

3.6.1 Trocas gasosas

Aos 18, 32, 49 dias após a emergência (DAE), coincidentes com os estádios fenológicos: V5, V12 e VT, foram realizadas as medições das trocas gasosas (fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i)) e também parâmetros de fluorescência da clorofila a (eficiência fotoquímica do fotossistema II (Φ_{PSII}) e taxa de transporte de elétrons (ETR)) com o auxílio de um analisador de gás infravermelho (IRGA, LICOR), modelo LI-6400XT, Licor, USA com fonte de radiação artificial de $1200\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ sob condições com concentração de CO_2 constante de 400 ppm e temperatura ambiente. Essas determinações foram feitas sempre no período de 8:00 às 10:30 h, no terço médio da terceira folha totalmente expandida de cada planta. (Figura 11 A, B, C, D, E). Com base nos valores de A , E , C_i foram obtidos a eficiência instantânea de carboxilação das plantas (A/C_i) e a eficiência instantânea do uso da água (A/E).

3.6.2 Teores de clorofila: Índice SPAD

Nos mesmos dias e na mesma folha em que foram efetuadas as medições das trocas gasosas também foram obtidos o teor de clorofila total por meio do método não destrutivo, com auxílio de um medidor portátil (SPAD 502, Minolta Co, Ltd, Osaka, Japan) (Figura 10 F). Em Cada folha foram tomadas 3 leituras, a saber: a primeira próxima a base da folha, a segunda no terço médio e a terceira próxima ao ápice, sendo o teor de clorofila total em cada planta representado pela média das 3 leituras.

Figura 10 – Medições das trocas gasosas e do teor de clorofila total em tecidos foliares de plantas de milho.



3.6.3 Pigmentos fotossintéticos

Para a obtenção dos teores dos pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b*, total e carotenoides) em cada unidade experimental e nas mesmas folhas onde foram efetuadas as leituras de trocas gasosas foram retirados 4 discos foliares. Como se trata de uma análise destrutiva ela foi realizada apenas aos 49 DAE. Os discos foram armazenados em tubos de vidro revestido com papel alumínio contendo 2,0 mL da solução de extração de dimetilsulfóxido (DMSO) saturada com carbonato de cálcio (CaCO₃). Posteriormente, as amostras foram colocadas em banho maria e incubadas por 30 min; decorrido esse tempo, e depois de atingirem temperatura ambiente, foram efetuadas as leituras de absorvância dos extratos por espectrofotometria UV-visível nos comprimentos de onda de 665, 649 e 480 nm. Os teores de clorofila *a*, *b* total e de carotenoides foram calculados de acordo com WELLBURN, (1994), e os resultados expresso em µg g⁻¹ de massa seca.

$$Clfa = 12,47_{A665} - 3,62_{A649}; \quad (9)$$

$$Clfb = 25,06_{A649} - 6,50_{A665}; \quad (10)$$

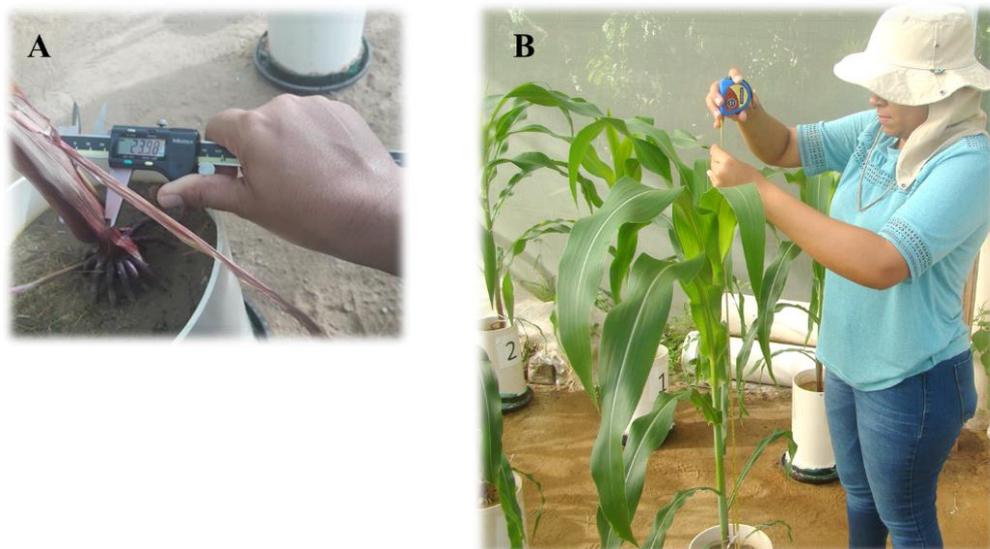
$$Clftotal(a + b) = 7,15_{A665} + 18,71_{A649}; \quad (11)$$

$$Carotenoides = (1000_{A480} - 1,29 Clfa - 53,78 Clfb)/220. \quad (12)$$

3.6.4 Altura das plantas, diâmetro do colmo e número de folhas

Aos 18, 32, 49 dias após emergência (DAE) a altura das plantas foi tomada com auxílio de uma trena graduada; medindo-se da superfície do solo até a gema apical do colmo, na primeira avaliação, enquanto nas demais foram da superfície do solo até o ápice da última folha emitida, e ápice da panícula, respectivamente. Foram também tomadas as medidas do diâmetro do colmo, utilizando paquímetro digital, e contagem do número de folhas em cada planta (Figura 11).

Figura 11 – Mensuração do diâmetro do colmo (A) e altura das plantas (B)



Fonte: Autor.

3.6.5 Área foliar

Ao final do experimento, as folhas de todas as plantas foram destacadas do colmo e, imediatamente, levadas para mensurar a área foliar em um integrador de área (Area meter, LI-3100, Li-Cor, Inc. Lincoln, NE, USA) (Figura 12).

Figura 12 – Mensuração da área foliar de plantas de milho



Fonte: Autor.

3.6.6 Produção de biomassa seca

Após a mensuração da área foliar, as folhas juntamente como o colmo, pendão, raízes aéreas (adventícias) e raízes primárias de cada planta foram separadas. Em seguida, a biomassa de cada parte foi pesada e colocada em saco de papel para secagem em estufa de circulação forçada de ar (65 °C) até atingir massa constante para obtenção da biomassa seca.

As raízes foram separadas do solo com auxílio de peneiras e água corrente. Para coleta das raízes adventícias elas foram separadas do colmo individualmente.

3.6.7 Razões alométricas

As razões alométricas representam a fração da biomassa total alocada a uma determinada parte planta, e essa foi obtida mediante a divisão entre a massa foliar e a massa seca total (RMF), entre a massa seca do colmo e a massa seca total (RMC), massa das raízes adventícias e a massa seca total (RMRA) e a partir da relação entre massa seca radicular primária e a massa seca total das plantas (RMR).

3.6.8 Teores de nutrientes na planta

Foram determinados os teores de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre na parte aérea da planta do milho, utilizando o método descrito em EMBRAPA (2009). O nitrogênio foi obtido pela digestão do material por ácido sulfúrico e peróxido de hidrogênio e sua determinação foi obtida por titulação pelo método de Kjeldahl. Para os demais nutrientes a extração da amostra foi obtida com os ácidos nítrico e perclórico, e as determinações do fósforo e enxofre foram feitas com uso do fotolorímetro; cálcio e magnésio, zinco, manganês, cobre, ferro pelo espectrômetro de absorção atômica; e o potássio pelo fotômetro de chama.

3.7 Delineamento e análise dos dados

Foi utilizado o delineamento experimental em blocos casualizados (DBC) em esquema fatorial 2 x 5 (duas densidades e cinco porosidades de aeração), totalizando 10 tratamentos, cada tratamento com cinco repetições, compondo 50 unidades experimentais.

Foi aplicado o teste de Shapiro-Wilk a 5% de probabilidade para verificar o pressuposto de normalidade. Para àquelas variáveis em que os dados não atenderam aos critérios de normalidade, foi aplicado o teste Box-Cox (BOX; COX, 1964) para encontrar a melhor transformada, e com isso diminuir a variabilidade existente e normalizar os resíduos. Os resultados foram submetidos à análise de variância e as médias para os tratamentos de densidades foram comparadas pelo teste Tukey a 5%. Para a porosidade de aeração, quando identificado efeito significativo, os dados foram submetidos a análise de regressão de primeiro e segundo graus, e escolhido o modelo de melhor ajuste com base no maior coeficiente de

determinação (R^2). O programa estatístico SISVAR foi utilizado para a análise dos dados (FERREIRA, 2011).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Trocas gasosas, índice SPAD e pigmentos fotossintéticos

A análise de variância dos dados obtidos para as três avaliações encontra-se no apêndice A. Aos 18 DAE com as plantas no estágio fenológico V5, houve efeito significativo para fator porosidade de aeração de forma isolada para as variáveis fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s) e transpiração (E), enquanto o fator densidade promoveu efeito significativo para a concentração interna de CO_2 (C_i). Para a interação entre os fatores foi verificado efeito significativo para a taxa de transporte de elétrons (ETR) e na eficiência instantânea de carboxilação (E_iC).

Considerando o conjunto total de dados para ambas as densidades do solo avaliadas, a g_s apresentou comportamento linear decrescente com aumento da porosidade de aeração, com redução 17,5% na porosidade de $0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ em comparação a porosidade de $0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ (Figura 13 A).

A fotossíntese líquida (A) também decresceu com aumento da porosidade de aeração, no entanto, apresentou ajuste significativo ao modelo quadrático, com acréscimos a partir da porosidade de aeração $0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ e atingindo o valor máximo $34,02 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$, correspondente a porosidade de aeração estimada pelo modelo de $0,085 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ (Figura 13 B). A redução entre o valor máximo e o valor obtido na porosidade de aeração de $0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ foi de 16%, nesse caso, menos expressivo do que observada para a g_s (Figura 13 B e A). Os resultados obtidos para E assemelharam-se aos observados para a g_s e A , com o menor valor também obtido na porosidade de aeração de $0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ (Figura 13 C).

Partindo do tratamento com $0,10 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ de porosidade de aeração, valor sugerido por Grable e Siemer (1968) e amplamente utilizado como o mínimo necessário ao crescimento e de desenvolvimento das plantas, e comparando-o com os tratamentos inferiores a ele ($0,07, 0,08, 0,09 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$), percebe-se, de modo geral, que os valores obtidos na faixa entre $0,07$ e $0,10 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, para as três variáveis relatadas anteriormente, apresentaram pouca diferença entre eles (Figura 13 B, A, C). Com isso, é possível inferir que nessa fase de desenvolvimento do milho, porosidades de aeração abaixo da considerada limitante ao crescimento das plantas, não foi causadora de expressivas modificações.

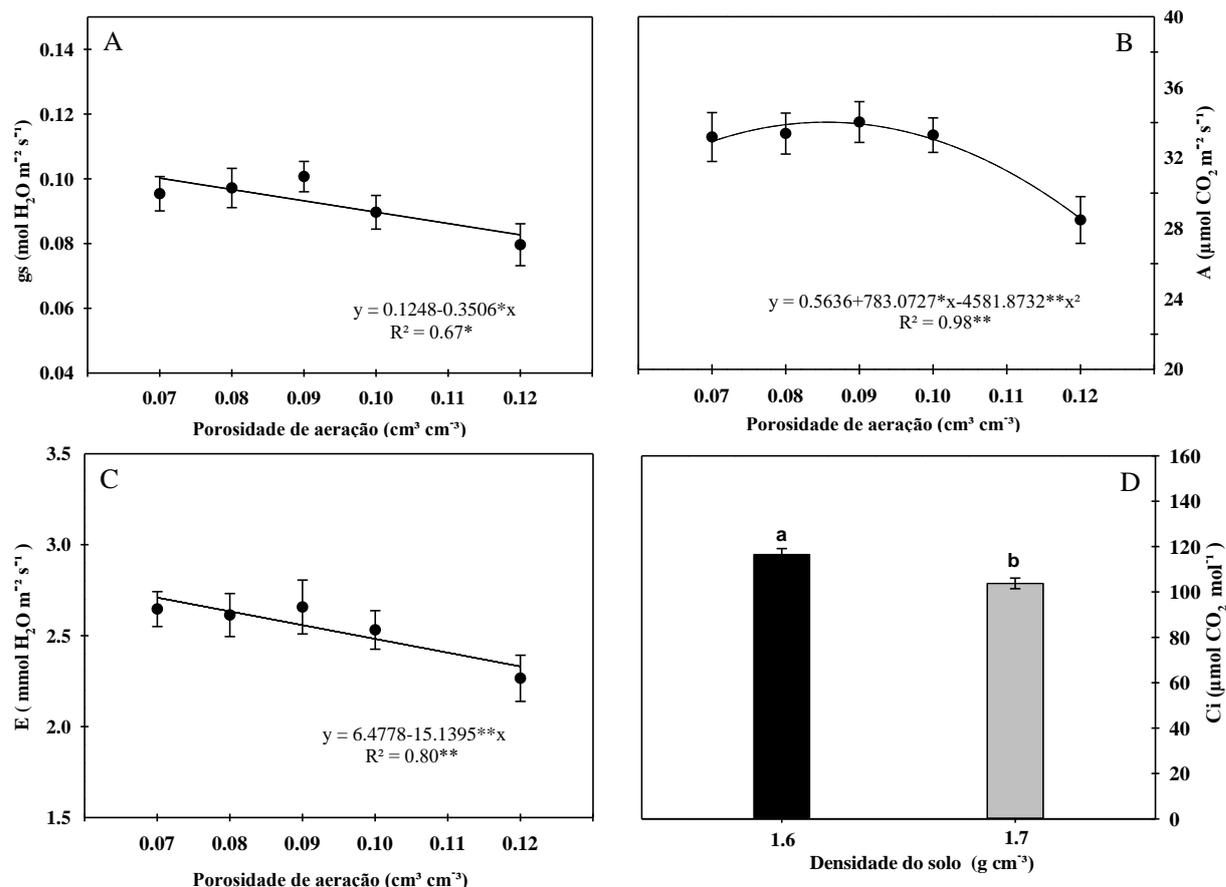


Figura 13 – Condutância estomática (A), fotossíntese (B), transpiração (C) e concentração interna de CO₂ (D), para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 18 DAE. As barras representam o erro padrão da média. * e ** indicam significância ao nível de 5 e a 1% de probabilidade, respectivamente. Os dados de gs foram transformados em $x^{1.5}$.

Uma das razões para essa resposta pode ser atribuída à presença de poros funcionais, como indicado pelos valores de K_{ar} (Tabela 6), pois nenhum tratamento de porosidade de aeração apresentou valor desse atributo menor que $1 \mu\text{m}^2$, indicando que os poros contribuíram para permissividade do fluxo de ar no solo em níveis normais (McQUEEN; SHEPHERD, 2002). Chen, Weil e Hill (2014), consideraram a permeabilidade como um bom indicador para caracterizar a qualidade física do solo quanto ao processo de aeração.

O tratamento de $0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, para ambas as densidades, em termos de suprimento de ar no solo, apresentava as melhores condições físicas para que o processo de aeração ocorresse sem restrições, haja vista a maior fração de poros contendo ar e maior área disponível ao fluxo representada pela permeabilidade, além de considerável continuidade de poros (Tabela 6). No entanto, nessa porosidade ocorreram também variações mais acentuadas na proporção de macro e microporos contendo água e na resistência à penetração (Tabela 7).

Isso, segundo Grable e Siemer (1968) e Tormena *et al.* (2004), ocorre naturalmente, pois o aumento da porosidade de aeração reflete na diminuição da umidade do solo e aumento nos valores de resistência à penetração. De modo que isso pode ter, de imediato, reduzido o volume de enraizamento e patrocinado o decréscimo nas variáveis relatadas (GRZESIAK, 2009).

O controle do movimento estomático (abertura e fechamento) é regulado, entre outros fatores, por aqueles de natureza bioquímica e hidráulica (COMSTOCK, 2002). Nesse sentido, em decorrência da condição física associada com o tratamento de porosidade de aeração de $0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ em ambas as densidades ter permitido melhor aporte de ar no solo, mas ter alterado outros fatores que afetam diretamente o crescimento das culturas, pode ter levado a menor eficiência na absorção de água pelas raízes, proporcionando o fechamento dos estômatos, redução na entrada de CO_2 para as cavidades subestomáticas, queda na taxa fotossintética (por efeito difusivo) e redução na transpiração. Isso porque durante as trocas gasosas, para que haja o influxo de CO_2 , inevitavelmente, ocorre efluxo da água do mesófilo foliar para a atmosfera. De acordo com Grzesiak *et al.* (2016) as respostas das plantas ao serem exposta à combinação de estresses abióticos pode seguir duas linhas: o efeito combinado pode ser mais prejudicial em comparação a um único fator ou efeitos da exposição a um fator pode ser atenuado pelo outro fator, o que tem sido denominado como proteção cruzada (TAIZ e ZEIGER, 2013).

No estágio de desenvolvimento V5 a região de crescimento das plantas ainda não tem alcançado a superfície do solo (WEISMANN, 2008; EMBRAPA, 2006), o que pode ter potencializado os efeitos adversos impostos pelo aumento da resistência à penetração com incremento do espaço poroso do solo com ar, e com isso menor sensibilidade à redução na porosidade de aeração. Rosolem *et al.* (1999), avaliando o efeito de tensões e compactação em solo de diferentes texturas sobre o crescimento de plântulas de milho, verificaram uma forte relação entre resistência do solo à penetração e o alongamento da raiz. Nesse sentido, é possível inferir que, para a avaliação no estágio V5, as exigências das raízes das plantas por aeração foi facilitada por meio dos atributos que determinam os aspectos funcionais dos poros até a porosidade de aeração de $0,10 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, e com isso elas produziram a energia necessária para atender à demanda fotossintética, mas, a partir dessa porosidade, elas tiveram maior dependência da resistência à penetração.

A concentração interna de CO_2 (C_i) (Figura 13 D) foi influenciada somente pela densidade do solo. Assim, considerando a média da combinação de todos os tratamentos de porosidade de aeração em cada situação de densidade, quando submetidas a densidade de 1,6

g cm^{-3} as plantas apresentaram o maior valor de C_i . A quantidade de CO_2 na câmara subestomática é papel chave para a manutenção do processo fotossintético e, de modo geral, o seu aumento indica a não assimilação pela enzima Rubisco (Ribulose 1,5-difosfato carboxilase/oxigenase) nos centros de carboxilação, o que reflete em queda da taxa fotossintética (PEREIRA *et al.*, 2004).

No entanto, não foi observada diferença na fotossíntese entre as duas densidades (Tabela 8) mesmo apresentando diferença entre os valores de C_i de 116,57 para 103,75 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ para as densidades de 1,6 e 1,7 g cm^{-3} , respectivamente. Esses resultados são, portanto, indicativo de que não houve limitação bioquímica no aparato fotossintético, e sim que esse aumento na C_i foi reflexo da chegada e utilização do CO_2 pelas enzimas nos centros de carboxilação, e com isso manutenção do gradiente de concentração. Além disso, em decorrência do metabolismo C_4 , as plantas de milho apresentam maior eficiência fotossintética pelo mecanismo de concentração de CO_2 , contribuindo para que a enzima de carboxilação atue em condição saturante, podendo esse fator ter contribuído para não observação de diferença na A nas densidades supracitadas.

Tabela 8 – Comparação de médias, com erros padrão da média, para fotossíntese (A) e condutância estomática (g_s) para plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração em duas densidades do solo (D_s)

D_s (g cm^{-3})	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	g_s^* ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
1,6	32,72±0,86 a	0,096±0,004 a
1,7	32,22±0,82 a	0,088±0,003 a

Valores seguidos por letras iguais na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey a 5% de probabilidade. * Os dados foram transformados em $x^{1,5}$.

Apesar da C_i não ter sido causadora de diferença na fotossíntese entre as densidades, ela foi preponderante para fazer variar a eficiência instantânea de carboxilação (E_iC ; A/C_i) (Figura 14). Sendo ela expressa como a relação entre a fotossíntese líquida e concentração interna de CO_2 , para um mesmo valor de fotossíntese, será mais eficiente aquela com menor concentração interna de CO_2 . Com isso as plantas sob a densidade de 1,7 g cm^{-3} foram 10,93% mais eficientes do que aquelas submetidas à densidade 1,6 g cm^{-3} , no entanto, ressalta-se que mesmo com maior eficiência na carboxilação, essa diferença não refletiu em aumento na fotossíntese, principal processo para o desenvolvimento e crescimento das plantas.

Considerando as repostas para EiC (Figura 14 A) quanto a interação entre os fatores, tem-se que somente nas porosidades de aeração 0,08 e 0,09 os valores diferiram entre as densidades, e para ambas as condições, a maior porosidade de aeração foi responsável por promover a menor eficiência (Figura 14 A). Para a densidade 1,7 g cm⁻³ essa redução foi de 32,00 e 28,40%, em comparação com o ponto de máxima e com valor crítico de 0,10 cm³ cm⁻³, respectivamente. Já para a densidade de 1,6 g cm⁻³ a redução foi 15,44% quando comparada com os valores observados em 0,07 cm³ cm⁻³.

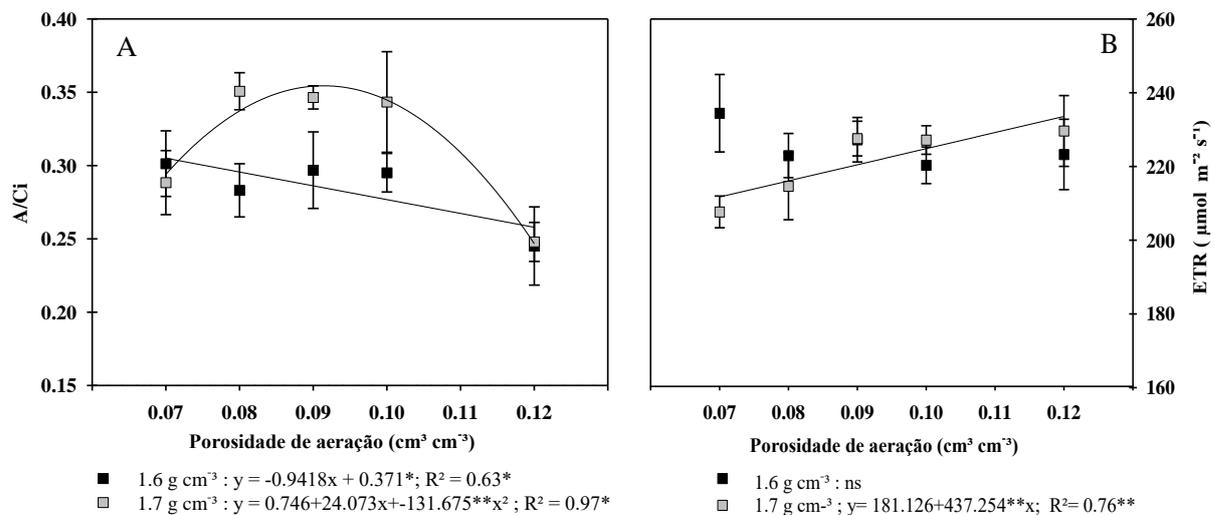


Figura 14 – Eficiência de carboxilação (A) e taxa de transporte de elétrons (B) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 18 DAE. As barras representam o erro padrão da média. (*), (**), (ns) nas equações de regressão indicam significância a 5 e a 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente.

Ao considerar o conjunto total de dados a maior densidade foi mais eficiente na utilização do carbono, contudo, ao considerar as consequências da variação da EiC mediante as variações na porosidade de aeração, as diferenças são mais expressivas quando o solo se apresenta mais denso, justificado pelo efeito aditivo da condição estrutural do solo com os níveis de porosidade de aeração, o que pode ter sido mais prejudicial às plantas. Souza *et al.* (2018) também observaram o mesmo comportamento ao avaliarem a influência de quatro níveis de compactação em um Argissolo Vermelho-Amarelo sobre as trocas gasosas em plantas de fava.

Para interação da variável taxa de transporte de elétrons (ETR) (Figura 14 B), observou-se que na maior densidade, o comportamento foi linear crescente com o aumento da porosidade de aeração, enquanto para a densidade de 1,6 g cm⁻³ não foi identificado diferença significativa e nem ajuste aos modelos de regressão. Comparando as duas densidades em cada

nível de porosidade de aeração, tem-se diferença apenas na menor, com valores de 234,46 e 207,69 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para as densidades 1,6 e 1,7 g cm^{-3} , respectivamente. A ETR é uma estimativa da taxa de fluxo de elétrons não cíclico através do fotossistema II (PSII) (BAKER, 2008), e sua diminuição, indica que pode haver baixa produção de energia pelo PSII, podendo causar danos ao aparato fotossintético e menor transformação de energia luminosa em energia química. Nesse sentido, por mais que não tenham sido verificadas diferenças marcantes no estádio V5 pelo efeito de porosidades menores que 0,10 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$, essa menor eficiência nas plantas sob a densidade de 1,7 g cm^{-3} e porosidade de aeração de 0,07 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ pode culminar em danos posteriores ocasionado pela baixa produção de ATP.

Quanto às trocas gasosas avaliadas aos 32 DAE com as plantas no estádio fenológico V12, o teste F da análise de variância (Apêndice A) revelou efeito significativo de forma isolada para o fator densidade nas variáveis fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s), eficiência efetiva do fotossistema II (ϕPSII) e taxa de transporte de elétrons (ETR), enquanto os níveis de porosidades de aeração causaram efeito significativo apenas na g_s . Já a interação entre os fatores refletiu efeito significativo para a concentração interna de CO_2 .

O aumento na densidade do solo provocou diferença no valor da A de 35,36 para 33,96 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 15 A). A redução da fotossíntese pode ser dada por limitação difusional ou bioquímica (REDDY *et al.*, 2004), em que a primeira está relacionada, de modo geral, com os processos hidropassivos ou hidroativos responsáveis pela força motora que permite a abertura estomática e entrada do CO_2 . Enquanto a limitação bioquímica está relacionada com danos ao maquinário fotossintético, modulado pela eficiência no transporte de elétrons nos tilacóides, culminando em menor ou maior eficiência do fotossistema II (ϕPSII), onde é produzido a energia necessária para a fase bioquímica da fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Nesse sentido, percebe-se que a diferença na fotossíntese entre as densidades pode ter sido por ambas as causas supracitadas, tendo em vista que para a densidade de 1,7 g cm^{-3} foram obtidos os menores valores de condutância estomática (g_s), ETR e ϕPSII (Figura 15 B, C e D). Grzesiak (2009), avaliando a influência da compactação sobre as trocas gasosas em plantas de milho observou expressivo prejuízo nos valores de g_s com aumento da densidade de 1,47 para 1,58 g cm^{-3} .

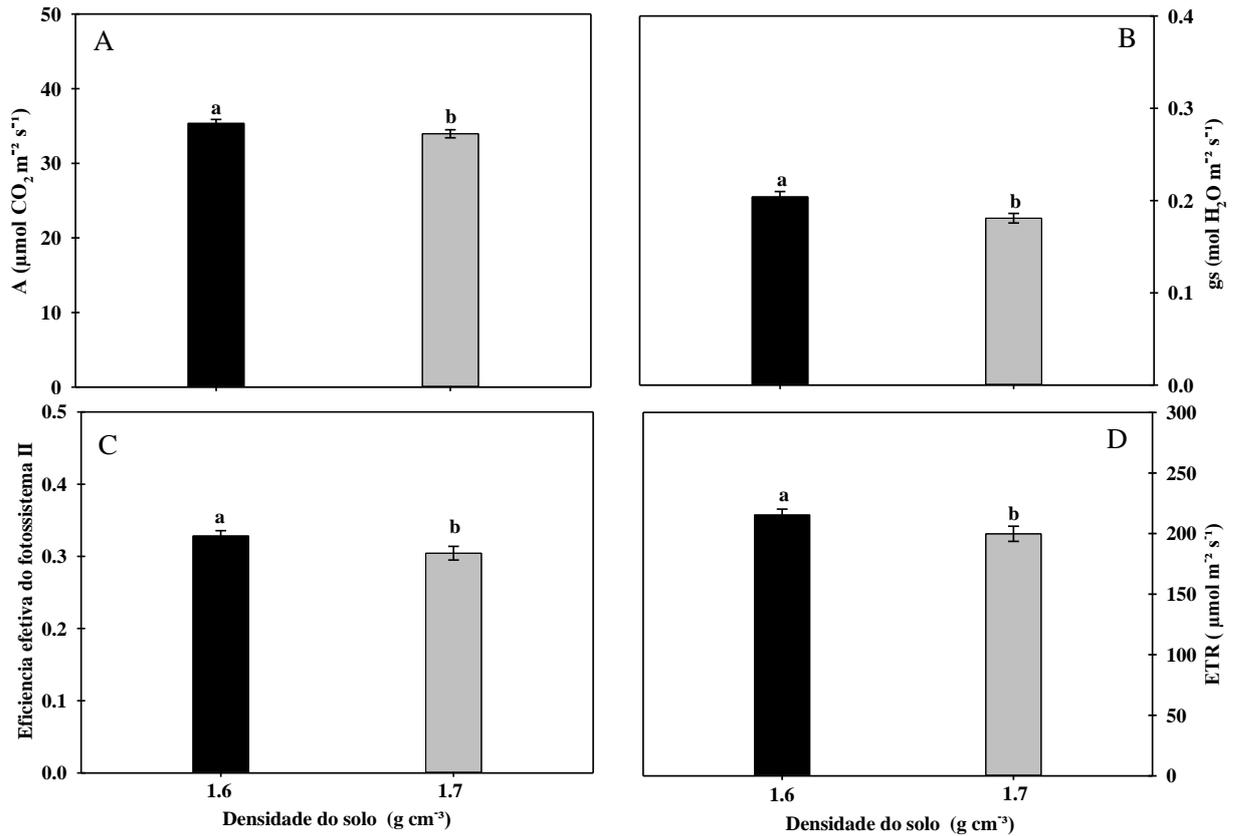


Figura 15 – Fotossíntese (A), condutância estomática (B) eficiência efetiva do fotossistema II (C) e taxa de transporte de elétrons (D) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 32 DAE. As barras representam o erro padrão da média. Letras diferentes indicam diferença estatística pelo teste e Tukey a 5% de probabilidade.

O aumento na densidade do solo em todas as porosidades de aeração impôs condição mais adversa ao crescimento das plantas, tanto sob os aspectos relacionados ao aporte de ar, como àqueles relacionados ao impedimento mecânico, em virtude da menor permeabilidade intrínseca do solo ao ar e fluxo de ar (Tabela 6), menor índice N de continuidade de poros (Tabela 5), e maior resistência à penetração (Tabela 7). Mesmo que a diferença na fotossíntese seja razoavelmente pequena ela pode resultar em menor produção de energia e, conseqüentemente, em redução na produção de compostos de carbono essenciais para manter o crescimento das plantas.

Com relação a gs para o efeito das porosidades de aeração (Figura 16), tem-se uma tendência de decréscimo com aumento da porosidade de aeração. Para a faixa entre 0,07 e 0,10 cm³ cm⁻³. Assim como na primeira avaliação, alguns aspectos relacionados ao solo como, por exemplo, a manutenção de poros contínuos funcionais e o maior conteúdo de água

no solo podem ter sido relevantes para manter o maior potencial hídrico da planta, turgidez das células-guarda e abertura dos estômatos.

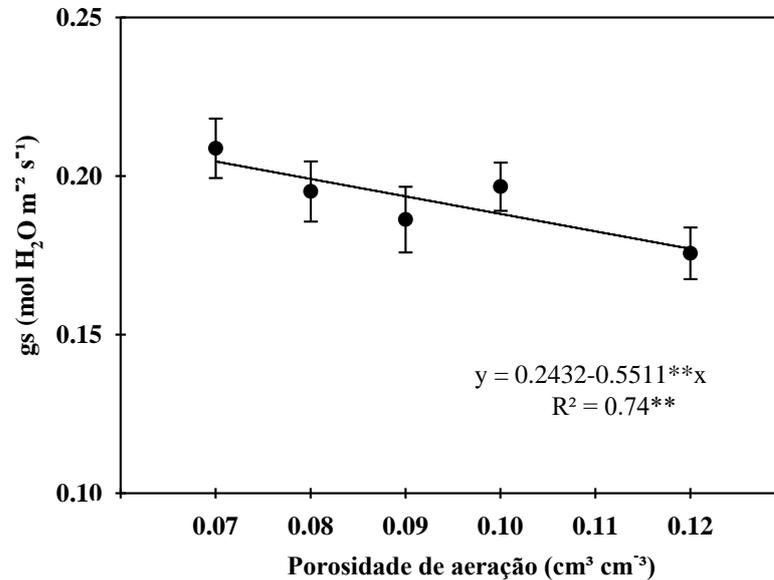


Figura 16 – Condutância estomática (gs) em plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 32 DAE. As barras representam o erro padrão da média. (**) significativo a 1% de probabilidade.

Para a g_s na porosidade de aeração de 0,12 cm³ cm⁻³ as limitações estomáticas foram mais acentuadas, isso porque para estabelecer os tratamentos crescentes de fração de poros contendo ar, para ambas as densidades, a proporção entre macro e microporos contendo água foi alterada, e com maior amplitude nessa fração de poros com ar. Essa alteração, pode ter levado a redução no conteúdo de água no solo (Tabela 4), e com isso menor absorção de água pelas raízes e menor turgor celular.

Uma vez estabelecido essa condição, ou seja, sem a pressão de turgor necessária, ocorre fechamento dos estômatos tanto de modo hidropassivo, mecanismo caracterizado quando há saída dos solutos osmorreguladores das células-guarda, aumento do potencial hídrico e perda de água para as células subsidiárias, com posterior fechamento estomático (KERBAUY, 2013); ou de modo hidroativo quando pequenas variações na tensão com que água está retida no solo desencadeia uma cascata de eventos, modulado por sinalizações das raízes para a parte aérea por meio do Ácido Abscísico (ABA) que promovem a saída de água do mesófilo foliar, seguido do fechamento estomático (REDDY *et al.*, 2004).

Ao avaliarem as trocas gasosas e o crescimento de plantas de milho em solo compactado Tubeileh *et al.* (2003) e Grzesiak *et al.* (2013) relataram que embora as condições

hídricas do solo as quais as plantas foram submetidas não fossem indicadoras de estresse hídrico por falta ou excesso de água, ocorreram mudanças no potencial hídrico na folha semelhantes aquelas causadas pelo estresse hídrico. Os autores creditaram isso a mudanças estruturais do solo.

Apesar da menor condutância estomática, não foi identificado efeito das porosidades de aeração no mecanismo mais importante para a manutenção dos processos metabólicos da planta, a fotossíntese. O que leva apenas a indicar que submetida a porosidade de aeração $0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, as plantas no estágio V12, foram mais eficientes na utilização da água, já que mantiveram a mesma taxa fotossintética abrindo menos os estômatos.

Além disso, a partir estágio do V10, as plantas passaram a produzir raízes adventícias de forma expressiva, e sendo elas consideradas adaptações morfoanatômicas relevantes para manter o crescimento em condições susceptíveis a hipóxia, isso pode ter facilitado o transporte de oxigênio nos tecidos e mantido as trocas gasosas sem grandes prejuízos, e com isso o substrato necessário ao processo fotossintético.

Destaca-se, ainda, que o período que compreende desde o estágio V12 ao V17 pode ser considerado um dos mais críticos para a produção (WEISMANN, 2008). No V12 ocorre a formação dos grãos em cada espiga, assim como é definido o seu tamanho, e por isso as plantas se tornam muito sensíveis a variação da umidade no solo. Além disso, os estágios compreendidos entre V4 e V12 é o período em que o sistema radicular e expansão das folhas estão em pleno desenvolvimento, passando de uma fase exponencial para uma fase linear da curva de crescimento biológico (ROMANO, 2005).

Durante a fase linear da curva de crescimento há aumento da aérea foliar e de massa por unidade de área foliar, ou seja, configura-se uma fase da vida do vegetal com grande dependência da fotossíntese para manter os processos metabólicos, e, assim, qualquer fator que venha a causar estresse à planta, ela irá desencadear respostas compensadoras a fim de manter o metabolismo normal.

Considerando a interação entre os fatores, a variável C_i mostrou comportamento quadrático com os níveis de porosidades de aeração (Figura 17). Para a densidade de $1,6 \text{ g cm}^{-3}$ a diferença foi mais acentuada do que para a densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$, como é possível visualizar pela não sobreposição das barras referentes aos erros padrão.

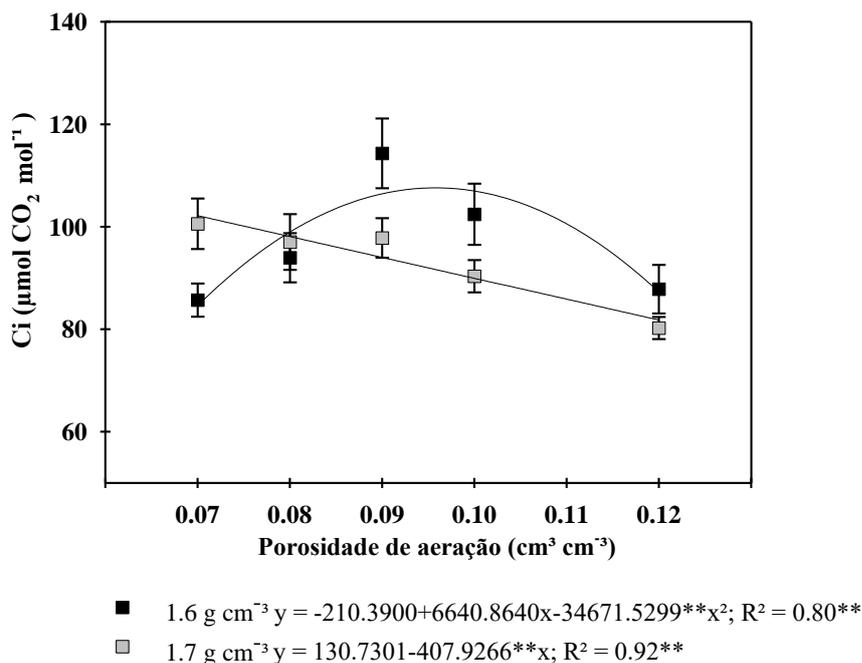


Figura 17 – Concentração interna de CO₂ para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo aos 32 DAE. As barras representam o erro padrão da média. (**) nas equações de regressão indicam significância a 1% de probabilidade.

Ao avaliar o comportamento de forma geral, considerando todas as porosidades de aeração, na densidade 1,6 g cm⁻³, as plantas, apresentaram maior média na concentração interna de CO₂ do que na densidade de 1,7 g cm⁻³, 96,85 e 93,20 μmol CO₂ mol⁻¹, respectivamente. Essa variável está muito associada com a taxa fotossintética, pois ela representa o CO₂ que ainda não foi assimilado pela enzima Rubisco. Diante disso, e se reportando a Figura 15 A, percebe-se que na densidade 1,6 g cm⁻³, mesmo que as plantas tenham apresentado maior concentração interna de CO₂ para o conjunto total de dados, isso não refletiu em redução da taxa fotossintética, provavelmente, por também ter sido mais elevada a condutância estomática (Figura 15 B), o que permitiu a maior entrada do CO₂. Para o afastamento dos valores de Ci nas porosidades de aeração em 0,09 e 0,10 cm³ cm⁻³, em ambas densidades, poderia até indicar que nessas porosidades, as plantas passaram por maiores limitações, mas como já relatado, isso não teve reflexo na fotossíntese.

Na avaliação feita aos 49 DAE para as trocas gasosas com as plantas no estágio fenológico VT (pendoamento), de acordo com o teste F da análise de variância (Apêndice A), a porosidade de aeração e a densidade refletiu efeito de forma isolada para as variáveis A, gs e no índice SPAD, e também de forma isolada, mas somente para o fator densidade para a concentração interna de CO₂, EiC e eficiência do uso da água (EUA; A/E), e nos teores de Clorofila *b*, total e carotenoides.

A partir da Figura 18 B, nota-se, de forma geral, que no estágio VT, o comportamento das plantas diferiu das avaliações anteriores, principalmente, para condutância estomática, que sob a menor fração de poros contendo ar ($0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) não mais refletiu o maior valor (Figura 18 B). Nesse caso, as médias se ajustaram significativamente ao modelo quadrático, cujo valor máximo foi obtido quando as plantas foram submetidas à porosidade de aeração de $0,88 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, correspondente a $0,19 \text{ mol de H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. De acordo com Dias Filho e Lopes (2012) e Tian *et al.* (2019) o padrão de respostas das plantas a diferentes condições de oxigenação do solo é variável com o estágio fenológico.

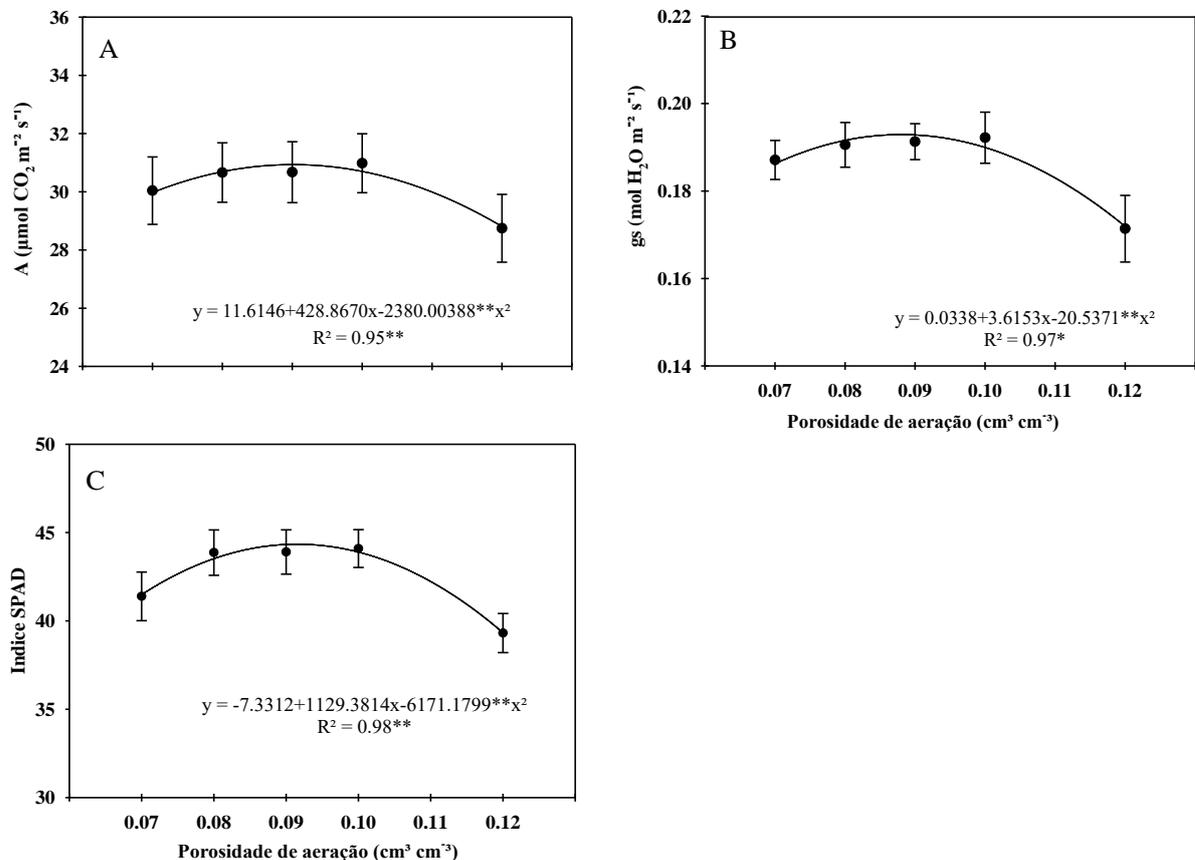


Figura 18 – Fotossíntese (A), condutância estomática (B), e índice SPAD (C) em plantas de milho sob diferentes porosidades de aeração e densidades aos 49 DAE. As barras representam o erro padrão da média. ** e * nas equações nas equações de regressão indicam significância a 1 e 5 % de probabilidade.

Esse comportamento está associado a elevada sensibilidade às condições de hipóxia que as plantas de milho apresentam no estágio VT (EMBRAPA, 2006). Nesse sentido, e considerando que com o crescimento das plantas a produção e a quantidade de raízes por

volume de solo aumenta consideravelmente, e que por isso a demanda energética para manutenção da respiração aeróbica das raízes pode não ter sido suprida, principalmente, na menor fração de poros com ar ($0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$), isso resultou em consequências semelhantes aos danos causados com aumento da porosidade de aeração: menor absorção de água e limitação estomática acompanhada de decréscimo na fotossíntese (Figura 18 A).

Várias explicações têm sido apresentadas para essas respostas estomáticas e duas delas têm sido bem aceitas e discutidas: a primeira é atribuída ao decréscimo da condutância hidráulica da raiz causado pela menor atividade das aquaporinas (GASPAR, 2011). E a segunda se dá em decorrência da retroinibição, caracterizada pelo acúmulo do produto da fotossíntese nas folhas, com posterior fechamento estomático (LIAO; LIN 2001). Grzesiak *et al.* (2013) atribuíram a redução na g_s e decréscimo na A em plantas de milho crescidas em solos compactados em decorrência da retroinibição. Zainol *et al.* (1991) avaliando o efeito da compactação e do lençol freático na aeração do solo e crescimento de plantas de milho, também observaram queda na g_s , assim como Grzesiak *et al.* (2016) em condição de hipóxia.

Outro fato particular que pode indicar que, no estágio VT, a porosidade de aeração $0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ foi também causadora de estresse, o que não observado nas avaliações anteriores, deve-se ao efeito significativo observado para o índice SPAD, o qual se refere ao teor total de clorofila (Figura 18 C). Essa variável, apresentou menor média na maior porosidade de aeração em razão das condições físicas mais limitantes de umidade, mas também apresentou redução de 6,44% na porosidade de aeração $0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ em comparação ao ponto de máxima. Esse fato sugere que ocorreu diminuição na absorção de energia luminosa. Tian *et al.* (2019) testando o efeito de períodos de estresse hipóxico e anóxico em plantas de milho também observaram essa relação. Assim como Souza *et al.* (2010) que atribuíram que reduções no teor de clorofila total medida pela via não destrutiva pelo SPAD foi devido estresse anóxico.

Nesse sentido, fica evidente a importância de que relações a respeito das respostas das plantas às condições físicas do solo deve ser feita considerando a complexa dinâmica existente durante o seu desenvolvimento, isso porque a amplitude dessas respostas é variável e difere com os estágios fenológicos (SOUZA; BARBOSA, 2015), e isso se torna ainda mais relevante quando inferências são feitas a partir de valores fixos de determinado atributo físico do solo, como é caso do valor de 10% ($0,10 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) de porosidade de aeração.

Com relação às variáveis relatadas foram feitas, até aqui, abordagens mais pontuais, com intuito de revelar se possíveis estresses nas plantas podem ter sido em decorrência de limitações impostas por porosidades diferentes da considerada como crítica, e

pelo que foi exposto, foi identificado tendência para os dados. No entanto, fazendo uma abordagem mais holística, percebe-se que para a faixa estudada, principalmente, entre 0,07 e 0,10 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ não foi verificada diferenças expressivas.

Um dos aspectos relevantes que fizeram com que alguns parâmetros referentes às trocas gasosas se equiparassem quando submetidas à porosidade de aeração menores que aquela considerada mínima para o ideal desenvolvimento das culturas, foi a vigorosa produção de raízes adventícias que passou a ser ainda mais expressiva nesse estágio, como ilustrado na Figura 19.

Figura 19 – Raízes adventícias em plantas de milho



Fonte: Autor

Para o efeito da densidade no estágio VT, pode-se verificar diferença significativa na média do valor da fotossíntese (Figura 20 A), com a densidade de 1,7 g cm^{-3} apresentando maior média, correspondente a 31,88 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esse aumento na fotossíntese foi acompanhado pela maior abertura estomática (Figura 20 B), e menor concentração interna de CO_2 na câmara subestomática (Figura 20 D), indicando que o carbono capturado pela PEP carboxilase passou pela catálise das reações de carboxilação, seguiu as rotas bioquímicas e foi utilizado pela Rubisco nas células da baixa do feixe (KERBAUY, 2013). Além disso, também foi observado maior valor para o índice SPAD (Figura 20 C), o que ratifica a maior fotossíntese.

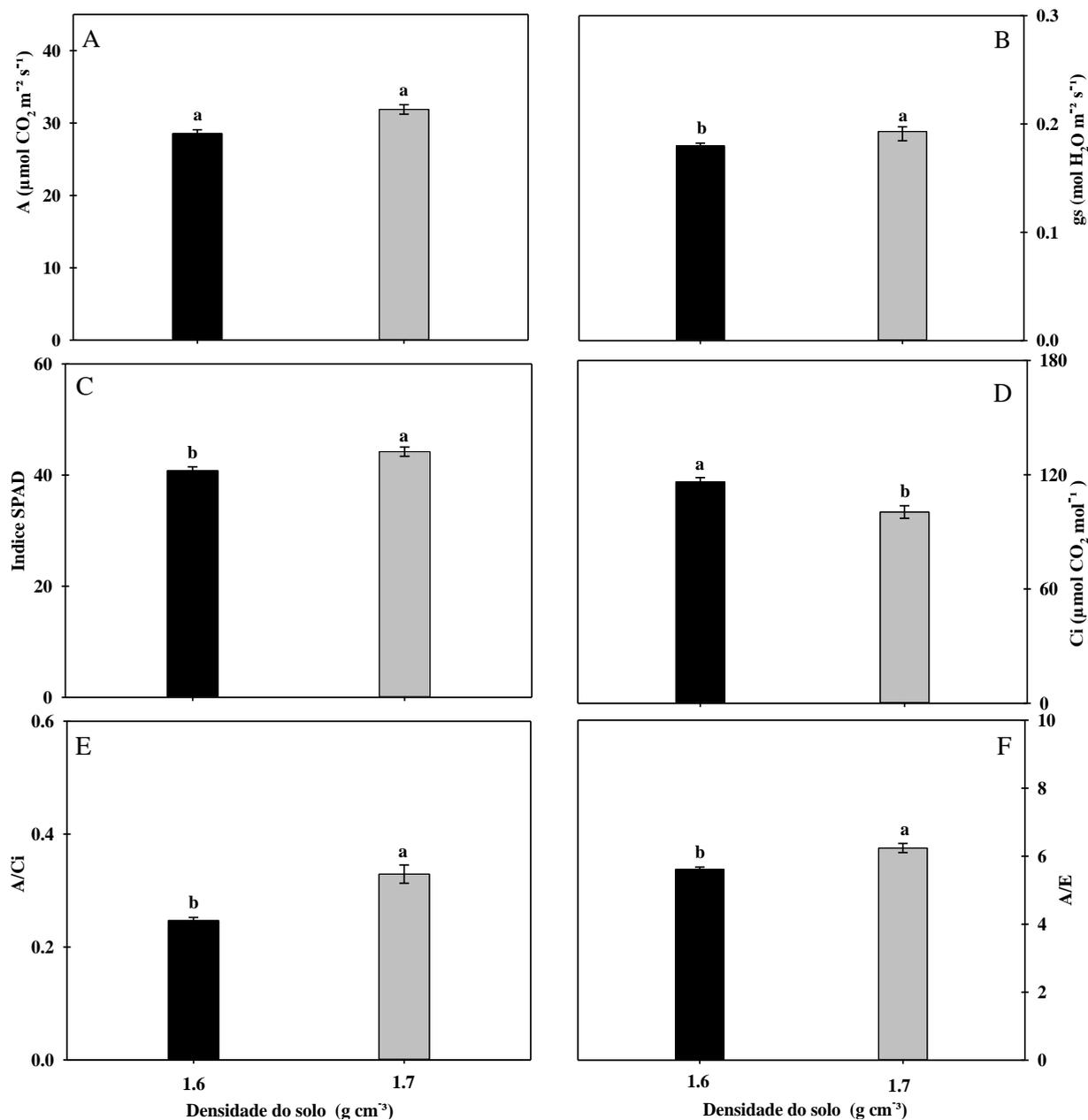


Figura 20 – Fotossíntese (A), condutância estomática (B), e índice SPAD (C), concentração interna de CO₂ (D), eficiência de carboxilação (E) e eficiência instantânea do uso da água (F) aos 49 DAE. Letras diferentes indicam que as médias são diferentes estatisticamente pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5%.

Com a maior A e valores iguais de E (Figura 20 A e Tabela 9), no estágio VT, as plantas sob a densidade de 1,7 g cm⁻³ foram mais eficiente no uso da água (Figura 20 F), ou seja, para uma mesma quantidade de água perdida a assimilação de líquida de CO₂ foi maior nas plantas sob essa densidade em comparação àquelas sob a densidade de 1,6 g cm⁻³. O mesmo comportamento também foi observado para a eficiência de carboxilação (Figura 20 E), com a densidade de 1,7 g cm⁻³ refletindo valor 33,36% superior ao observado na densidade de 1,6 g cm⁻³.

Tabela 9 – Comparação de médias, com erros padrão da média, para transpiração (E) em plantas de milho submetidas a diferentes densidades do solo (Ds)

Ds (g cm ⁻³)	E (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)
1,6	5,11±0,12 a
1,7	5,18±0,16 a

Valores seguidos por letras iguais não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey a 5% de probabilidade.

O que se percebe a partir dessas observações no estágio VT para o efeito da densidade é um comportamento um tanto quanto diferente das duas avaliações anteriormente explanadas, uma vez que nele a densidade de 1,7 g cm⁻³ refletiu os maiores valores. Porém, isso não indica que a densidade de 1,6 g cm⁻³ passou a propiciar maiores estresses às plantas, mas sim, uma estratégia metabólica das plantas submetidas a diferentes porosidades de aeração na densidade de 1,7 g cm⁻³, como forma de garantir o seu desenvolvimento.

Essas estratégias estão relacionadas com síntese dos produtos fotossintéticos e com padrão de comunicação entre as fontes e os drenos, ou seja, com padrão de transporte de compostos de carbono (fotossintatos) entre órgãos exportadores e os órgãos receptores (TAIZ; ZEIZER, 2013). Nesse sentido, as plantas submetidas a densidade de 1,7 g cm⁻³, pode ter tido a razão fonte/dreno mais alterada do que aquelas submetidas à densidade de 1,6 g cm⁻³, o que levou a capacidade reduzida das fontes para manter a demanda pelos drenos, e com isso o processo fotossintético foi estimulado. Tubeileh *et al.* (2003), estudando o efeito de duas densidades (1,45 e 1,30 g cm⁻³) sobre a fotossíntese, partição de carbono (incluindo a rizosfera) e na morfologia de plantas de milho aos 21, 35 e 42 dias, relataram que a diferença de comportamento entre as avaliações também está relacionada com padrão de fonte/dreno estabelecido entre a parte aérea e as raízes.

Os teores de clorofila *a*, *b*, total e de carotenoides foram obtidos ao final do experimento (49 DAE). Embora para a clorofila *a* não tenha sido identificado significância pelo teste F da análise de variância (Apêndice A), e nem pelo teste de comparação de médias (Figura 21 A), ela será utilizada com intuito de fazer uma análise conjunta com os teores de clorofila *b*, total e carotenoides, e com isso melhorar a exploração e interpretação dos resultados.

Para a clorofila *b*, total e carotenoides, observou-se as maiores médias na densidade de 1,7 g cm⁻³, com aumento de 17,81, 12,06 e 14,0%, respectivamente, em relação a densidade de 1,6 g cm⁻³. As clorofilas exercem estreita relação com a fotossíntese uma vez que elas detêm controle sobre a quantidade de radiação absorvida. Sendo assim, as maiores médias observadas podem estar associadas com maior taxa fotossintética observada na maior

densidade em comparação com a menor (Figura 20 A).

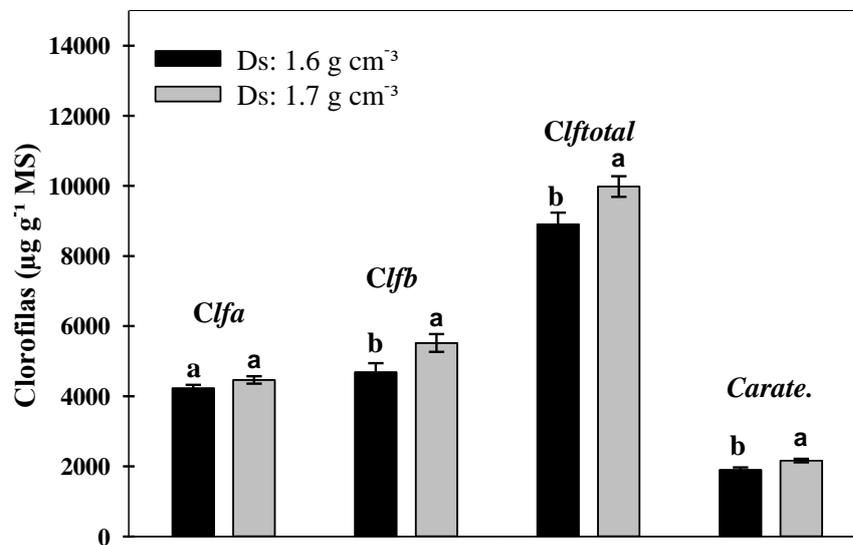


Figura 21 – Teores de clorofila *a* (*Clfa*); clorofila *b* (*Clfb*); carotenóides (*Carate.*); em plantas de milho sob diferentes densidades do solo aos 49 DAE. As barras representam o erro padrão da média. Letras diferentes indicam diferença estatística pelo teste e Tukey a 5% de probabilidade entre as densidades.

A clorofila *b* e os carotenoides são considerados pigmentos acessórios que auxiliam na absorção de luz, transferência de energia e no sistema de defesa das plantas (STREIT *et al.*, 2005), enquanto a clorofila *a* é considerada a maior responsável pela realização da fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2009), sendo ela essencial para manutenção do transporte acíclico de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese. Desse modo, é possível reafirmar que as plantas no estágio VT sob diferentes porosidades de aeração na densidade de 1,7 g cm⁻³, buscaram estratégias para manter o seu desenvolvimento, e não que a densidade 1,6 g cm⁻³ passou a ser mais causadora de estresse, haja vista que as plantas não diferiram quanto produção de clorofila *a*.

Considerando que a condição física estrutural do solo na densidade de 1,7 g cm⁻³ em todas as porosidades de aeração acarretou maior estresse às plantas, tanto com relação a susceptibilidade a hipóxia como pela maior resistência à penetração, o efeito conjunto desses fatores pode ter influenciado a maior produção de carotenoides nas plantas que se desenvolveram nessa densidade (Figura 21 D), uma vez que ele está relacionado aos mecanismos de defesas não enzimáticos que neutralizam a ação tóxica causada pelas espécies reativas de oxigênio (EROS), comuns em ambientes sob estresse (BARBOSA, *et al.*, 2014). Sendo assim, a maior produção desse pigmento na densidade 1,7 g cm⁻³ pode ser considerada

como uma resposta de aclimatação das plantas a condição de estresses múltiplos. Grzesiak *et al.* (2016), trabalhando com milho em solo compactado e diferentes estados hídricos no solo, relataram que parte do teor total de clorofila pode ter sido de pigmentos relacionados a defesa da planta.

4.2 Altura das plantas, diâmetro do colmo e número de folhas

Para o diâmetro do colmo, o teste F da análise de variância revelou efeito significativo para o fator densidade nas três avaliações (Apêndice A), enquanto para altura das plantas essa fonte de variação resultou efeito significativo na segunda avaliação (32 DAE , estágio V12), e somente para o fator porosidade de aeração aos 49 DAE (estádio VT e última avaliação), e para número de folhas não foi identificado efeito significativo para nenhuma fonte de variação, o que, assim como abordado por Rosolem (1995) e Cortez *et al.* (2007), pode indicar que pra todos os tratamentos, o número de folhas foi determinado apenas pelo potencial genético.

Para o diâmetro do colmo, em todas as avaliações, a densidade de 1,7 g cm⁻³ proporcionou os menores valores (Tabela 10). Isso porque, sob essa densidade, para qualquer valor de porosidade de aeração (considerando que o efeito de densidade envolve o conjunto de dados), configurava condição física menos favorável para a manutenção dos processos antecedentes ao crescimento (turgor e expansão celular). Desse modo, o diâmetro do colmo durante todo o período experimental se apresentou menor nas plantas sob a densidade de 1,7 do que aquelas sob a densidade de 1,6 g cm⁻³.

Além disso, comparando as duas densidades (Tabela 11) quanto a razão de massa do colmo, tem-se maior média para a densidade de 1,6 g cm⁻³, o que indica que nessa densidade as plantas destinaram maior quantidade de compostos de carbono na forma de carboidratos para a produção do colmo do que as plantas na densidade de 1,7 g cm⁻³, refletindo diretamente no aumento em diâmetro. Nunes (2014), avaliando o efeito de níveis de densidade e tensão de água no solo em plantas de milho, observou que somente a densidade do solo foi responsável por promover alteração no diâmetro do colmo para as quatro avaliações realizadas durante o ciclo, com redução do diâmetro do colmo com o aumento da densidade do solo, e o autor atribuiu essa variação à condição física do solo, principalmente, aos macroporos e a resistência à penetração para cada nível de densidade e tensão da água no solo.

Tabela 10 – Comparação de médias, com erros padrão da média, para o diâmetro do colmo e altura de plantas de milho sob diferentes densidades do solo (Ds)

Ds (g cm ⁻³)	Diâmetro do colmo (cm)		
	18 DAE	32 DAE	49 DAE
1,6	14,61±0,22 a	23,55±0,22 a	25,20±0,17 a
1,7	13,17±0,15 b	21,45±0,16 b	23,67±0,23 b
	Altura de plantas (cm)		
1,6	45,43±1,18 a	104,28±1,37 a	233,30±3,65 a
1,7	44,18±1,04 a	91,75±1,24 b	224,74±3,68 a

Valores seguidos por letras diferentes na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A partir da comparação das médias (Tabela10), tem-se que para altura aos 32 DAE (estádio V12) a densidade de 1,6 g cm⁻³ refletiu a maior média. Esse fato pode ter sido em decorrência da maior fotossíntese observada nesse estágio. Como já relatado, a condição física na densidade de 1,7 g cm⁻³ se mostrava mais restritiva ao crescimento das plantas em todas as porosidades de aeração. De modo que, principalmente, para o estágio V12 (32 DAE), elas tiveram que reduzir a atividade metabólica e a taxa de assimilação líquida de carbono (Figura 15 A), acarretando redução na demanda de energia com conseqüente decréscimo no crescimento. Silva *et al.* (2006) e Nunes (2014), avaliando o efeito do aumento da densidade em plantas de milho também observaram redução na altura de plantas.

Aos 49 DAE com as plantas no estágio VT os níveis de porosidade de aeração refletiram efeito quadrático na altura das plantas (Figura 22), com o máximo valor estimado de 235 cm, correspondente a porosidade de aeração 0,089 cm³ cm⁻³. Assim como observado para grande parte dos dados fisiológicos, para a altura das plantas, a maior porosidade de aeração (0,12 cm³ cm⁻³) também proporcionou o maior decréscimo, e a faixa entre 0,07 e 0,10 cm³ cm⁻³ apresentou valores semelhantes. A avaliação no estágio VT reflete o acúmulo dos fatores ao longo do tempo já que o crescimento é irreversível (REIS, 1978), assim, o crescimento em altura em função dos níveis de porosidade de aeração acompanhou o mesmo comportamento da fotossíntese, processo responsável por produzir a energia necessária ao crescimento.

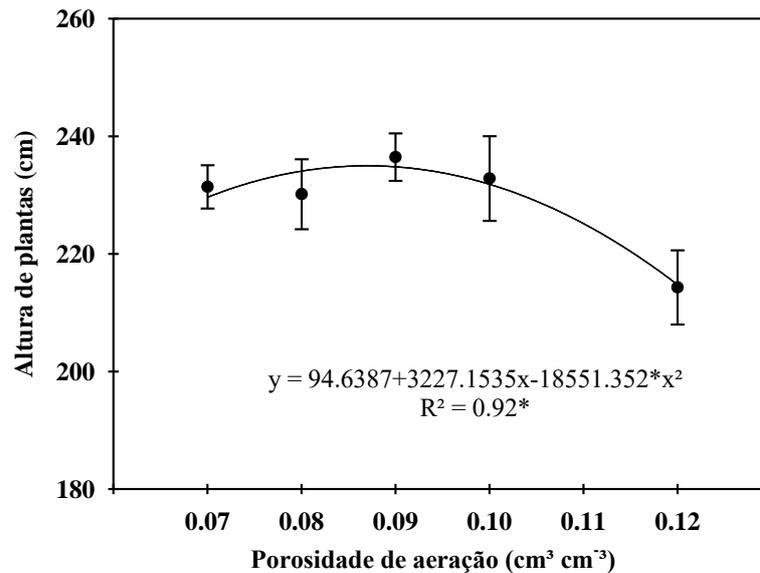


Figura 22 – Altura de plantas aos 49 DAE. As barras representam o erro padrão da média. (*) significativo a 5% de probabilidade.

4.3 Área foliar, biomassa seca e razões alométricas

Com relação a área foliar o teste F da análise variância (Apêndice A) identificou efeito significativo para o fator densidade, para a produção de biomassa seca da folha, colmo, total da parte aérea, das raízes adventícias e das raízes. Além disso, também foi verificado efeito isolado da porosidade de aeração para biomassa total da parte aérea, massa das raízes adventícias e massa das raízes (Apêndice A).

Para a partição (razões alométricas) foi observado efeito significativo pelo teste F para a razão entre massa da parte aérea/massa do colmo, enquanto a porosidade de aeração promoveu efeito significativo na relação parte aérea/raízes adventícias, razão parte aérea/raiz (Apêndice A).

Com as plantas submetidas a diferentes porosidades de aeração nas densidades de 1,6 e 1,7 g cm⁻³, a última proporcionou menor expansão foliar e com isso menor área foliar (Tabela 11). Com aumento da densidade ocorre maior coesão entre as partículas sólidas do solo e maior adesão da água na massa de sólidos, o que altera as interações das raízes das plantas com a fase sólida, líquida e gasosa do solo, levando a redução na área foliar (LIPIEC *et al.*, 1996). Andrade, Wolfe e Fereres (1993), avaliando plantas de girassol submetidas a diferentes densidades com a máxima sendo 1,7 g cm⁻³, afirmaram que a área foliar diminuiu linearmente com o aumento densidade em virtude da menor expansão foliar, ocasionada pelo aumento da resistência do solo, correspondente ao valor de 2,4 MPa para a maior densidade testada.

Para a biomassa seca das folhas (MF) também foi verificada a menor média para a densidade de 1,7 g cm⁻³ (Tabela 11). Como já mencionado nessa densidade, durante todo período experimental, as plantas experimentaram maiores dificuldades para manter o turgor celular ocasionado pelas restrições físicas, o que refletiu em menor alongamento e crescimento das células, acarretando prejuízos para a produção de biomassa das folhas. Esse fato é bastante associado com as trocas gasosas.

O mesmo comportamento foi seguido pela massa do colmo (MC) e para a massa total da parte aérea (MSTa) (Tabela 11), uma vez que para essa última é incluída a soma das duas partes anteriormente relatadas. Por mais que as condições hídricas do solo não sejam consideradas restritivas para o suprimento de água às plantas, mas como explanado outrora, e abordado por Grzesiak *et al.* (2013b), a compactação reduz o processo de aeração do solo e interfere no transporte de fotoassimilados da parte aérea para o sistema radicular, e em decorrência disso promove a diminuição na produção de biomassa.

Tabela 11 – Comparação de médias, com erros padrão da média para a AF: área foliar; MF: massa seca das folhas; MC: massa seca do colmo; MSTa: massa seca total da parte aérea; MSRA: massa seca das raízes adventícias; MSR: massa seca das raízes; RMF: razão de massa foliar; RMC: razão de massa do colmo; RMRA: razão de massa das raízes adventícias; RMR: razão de massa radicular

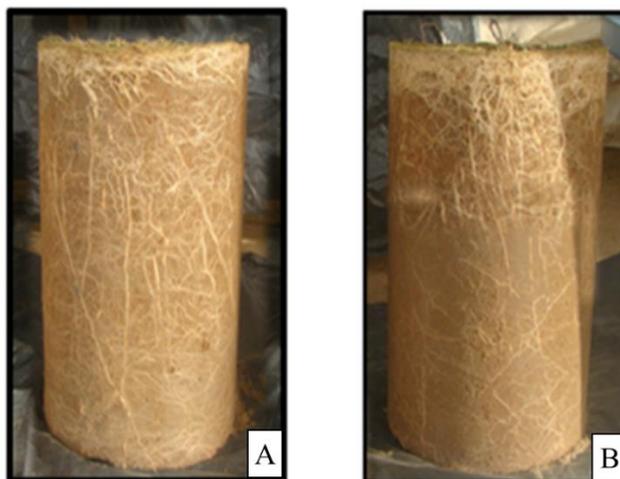
Ds (g cm ⁻³)	AF (cm ²)	MF -----	MC	MSTa (g) -----	MSRA	MSR
1,6	7099,63 a ±86,49	29,32 a ±0,34	57,47 a ±0,94	95,72 a ±0,99	6,00 a ±0,28	22,24 a ±0,61
1,7	6361,61 b ±129,95	26,76 b ±0,57	48,72 b ±0,58	85,83 b ±1,0	4,60 b ±0,26	20,95 b ±0,79
	-	-	RMF	RMC	RMRA	RMR
1,6	-	-	0,24 a ±0,003	0,46 a ±0,006	0,045 a ±0,002	0,18 a ±0,004
1,7	-	-	0,24 a ±0,005	0,43 b ±0,003	0,041 a ±0,002	0,19 a ±0,007

Valores seguidos por letras iguais na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A biomassa das raízes (MSR) e das raízes adventícias (MSRA) também apresentaram menores médias na densidade de 1,7 g cm⁻³ (Tabela 11). Para Iijima e Kono, (1991), o aumento na densidade resulta em decréscimo na produção, tamanho e distribuição de massa de raízes em decorrência dos efeitos relacionados a variação no conteúdo de ar e de água, impedância mecânica e tamanho dos poros do solo. No presente trabalho, além da menor produção na MSR e da MSRA, também foi visível, que para todos os tratamentos de

porosidades de aeração, as plantas tiveram suas raízes menos aprofundadas ao longo da coluna de solo quando submetida à densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$, como é ilustra a Figura 23.

Figura 23 – Disposição das raízes nas colunas de solo nas densidades $1,6 \text{ g cm}^{-3}$ (A) e $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ (B) na porosidade de aeração de $0,07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$



Fonte autor.

Panayiotopoulos *et al.* (1994) observaram que com o aumento da densidade do solo houve redução em todos os parâmetros de crescimento radicular em plântulas de milho, inclusive na biomassa seca. De acordo com Hatamo *et al.* (1988), o crescimento de raízes é maior onde há maior número de macroporos contínuos. Nesse sentido, como pode ser visualizado na Tabela 2, a densidade de $1,6 \text{ g cm}^{-3}$ apresentou 7% da porosidade total composta por macroporos, enquanto na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ somente 4%. Além disso, na primeira densidade os poros se apresentaram mais permeáveis e contínuos, Tabelas 6 e 5, respectivamente.

Foloni *et al.* (2003), em estudo para avaliar o desenvolvimento aéreo e radicular de duas cultivares de milho em solo submetido a quatro níveis de compactação, observaram que o impedimento físico imposto pelo aumento da densidade em subsuperfície foi relevante para modificar a distribuição do sistema radicular no solo, apesar de não ter influenciado negativamente na produção total de raízes. Para a produção de raízes adventícias Rosolem *et al.* (1999), observaram que o aumento da densidade reduziu o número e comprimento desse tipo de raízes em plantas de milho, e Nunes *et al.* (2016), obtiveram menor produção com incremento da densidade do solo.

A menor produção de MSR nas plantas crescidas na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ pode ter sido uma das causas para a redução na MSTa (Tabela 11), pois a partir da redução da primeira, uma sequência de eventos controlados por hormônios – como, por exemplo, o ABA

– pode refletir em redução na produção de biomassa da parte aérea. Masle e Passioura (1987), trabalhando com trigo em solo compactado, sugeriram que sob elevada compactação, o crescimento da parte aérea pode ser primariamente uma resposta a mensagem hormonal induzida nas raízes. Hoffmann e Jungk (1995), também em estudo com solo compactado, mas com o objetivo de determinar a influência da resistência mecânica e aeração do solo no crescimento de raízes e da parte aérea em plantas de beterraba, também atribuíram que a redução no crescimento da parte aérea e das raízes estavam diretamente relacionadas e, nesse caso, foi independente, se o fator perturbador ao crescimento radicular foi a compactação ou excesso de umidade.

Com relação a alometria ou a partição (biomassa alocada para uma determinada parte com relação ao seu todo) (Tabela 11), a razão de massa do colmo (RMC) diferiu entre as densidades, e para as plantas crescidas na densidade $1,6 \text{ g cm}^{-3}$ houve alocação preferencial de recursos para a produção do colmo em comparação aquelas crescidas na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ (Tabela 11). Já para a partição considerando a biomassa total com relação a biomassa das raízes (RMR) não houve diferença significativa (Tabela 11). Rosolem, Foloni, Tiritan (2002), relatam que as raízes que crescem em solos compactados importam menos carboidratos que em solos não compactados, no entanto, a proximidade entre os valores de densidade pode ter levado a semelhança entre essa partição.

A partir da Figura 24 (A, B, C) é possível visualizar a tendência para a produção da MSTa, MSRA, e da MSR em respostas aos níveis de porosidade de aeração. Para MSTa (Figura 24 A) o aumento da porosidade de aeração refletiu efeito quadrático, com o maior valor estimado pelo modelo de 92,62 g, correspondente ao valor de porosidade de aeração de $0,088 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, e com decréscimo desta para a maior porosidade de aeração ($0,12 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$) de 7,0%.

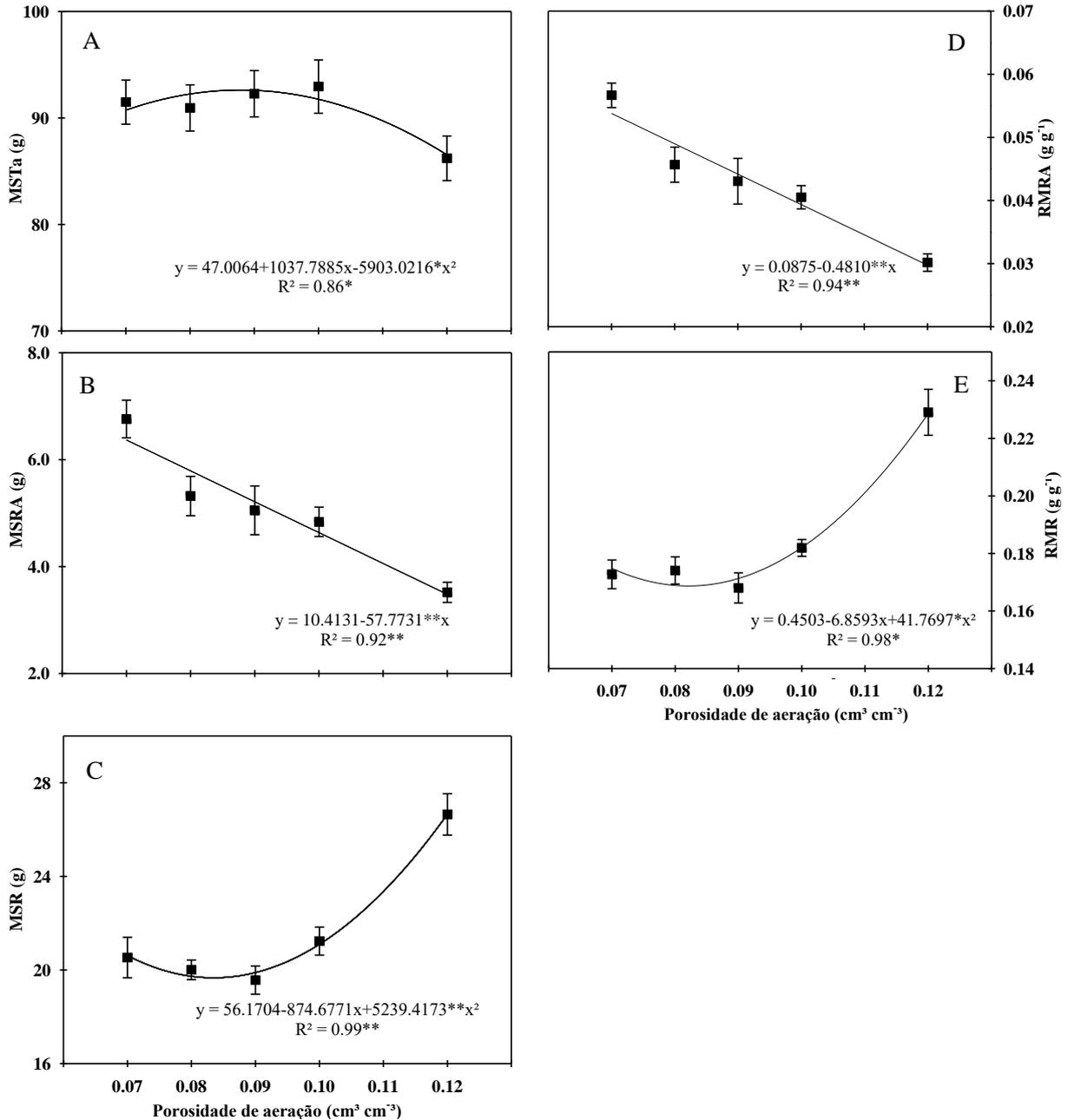


Figura 24 – MSTa: Massa total da parte aérea (A); MSRA: massa das raízes adventícias (B); MSR: massa das raízes (C); RMRA: razão de massa de raízes adventícias (D); RMR: razão de massa radicular. As barras representam o erro padrão da média. Nas equações de regressão (**) (*) indicam significância a 1 e a 5% de probabilidade.

Esse comportamento pode ter sido reflexo das variáveis fisiológicas e biométricas sob essa condição física como, por exemplo, da fotossíntese e da altura das plantas (Figura 22). Além disso, a razão entre a alocação de reservas para as raízes em relação à parte aérea (RMR) (Figura 24 E), reflete que a alocação dos fotoassimilados foi preferencialmente para a produção de raízes em detrimento da parte aérea. Esse fato retorna à explicação outrora abordada de que as modificações físicas com o secamento do solo para manter a maior

porosidade de aeração, não causará restrições ao fluxo de ar no solo, mas foi relevante para que as plantas buscassem alocar mais carboidratos para as raízes, e com isso manter o aporte de energia necessário ao crescimento, sugerindo uma tendência ao “equilíbrio funcional” (POORTER; NAGELL, 2000).

Para a faixa entre 0,07 e 0,10 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ a MTSa não diferiu de forma expressiva, indicando que nessa faixa as plantas não foram drasticamente afetadas por porosidades inferiores a considerada como crítica ao desenvolvimento das culturas. Para Dias Filho e Santos Lopes (2012), sob condições em que disponibilidade de oxigênio no solo pode ser baixa, o efeito na parte aérea é dado de forma indireta. Nesse sentido, os efeitos deletérios no crescimento da parte aérea podem não ser tão expressivos, o que pode ser confirmado a partir dos resultados apresentados.

Comportamento divergente ao da parte aérea foi observado para biomassa seca das raízes (MSR) (Figura 24 C), isso porque elas são órgãos essencialmente aeróbicos e muito sensíveis a qualquer mudança no estado de oxigenação do solo, ou seja, nelas o efeito da diminuição na porosidade de aeração passa a ser de forma direta (REIS *et al.*, 2007; DIAS FILHO; SANTOS LOPES, 2012), o que não necessariamente pode estar associado com decréscimo expressivo em outras variáveis biométricas. A produção de biomassa seca das raízes foi decrescente até a porosidade de aeração de 0,09 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$ e a partir dela passou a ser crescente (Figura 24 C), ou seja, entre as variáveis analisadas, até aqui, a produção de raízes foi a mais afetada quando as plantas foram submetidas a porosidade de aeração inferiores a considerada crítica ao desenvolvimento das culturas.

O aumento da quantidade de poros do solo contendo água (menor porosidade de aeração) e a possível quantidade de oxigênio na rizosfera insuficiente para manter a rota normal da respiração celular das raízes (SOUSA; SODEK, 2002) pode ter afetado a fosforilação oxidativa, e dado início ao processo de fermentação como uma rota alternativa para manter o desenvolvimento. No entanto, como nessa rota há déficit na produção de ATP nas mitocôndrias, isso resultou em menor energia para a produção de biomassa das raízes (GRZESIAK *et al.*, 2017; LIAO; LIN, 2001; SOUSA; SODEK, 2002; KERBAUY, 2013). Grzesiak *et al.* (2014), combinando múltiplos estresses (compactação e condições de seca e alagamento) observaram que sob maior conteúdo de água nos poros do solo, para os genótipos de milho sensíveis, a biomassa seca das raízes foi menor, e o efeito mais expressivo com aumento da compactação.

A mesma tendência foi observada para RMR (Figura 24 E), ou seja, a relação entre a alocação de reservas da parte aérea para as raízes foi menor com a redução na

porosidade de aeração. Esse comportamento tem sido relatado como um das respostas metabólicas em plantas submetidas a condições em que maior parte dos poros estão ocupados com água (HUANG; JOHSON, 1995), pois por meio de uma mudança no padrão de translocação dos metabolitos entre as fontes e os drenos, as plantas tentam diminuir a demanda de O₂ para as raízes (NAIDOO; NAIDOO, 1992), o que reflete em menor envio de fotoassimilados para elas, e com isso menor crescimento.

A partir dos achados referentes à produção de biomassa seca das raízes e as explicações feitas a partir deles, vê-se que porosidades menores do que a crítica proporcionou redução na produção de raízes mesmo com a permeabilidade apresentando valores maiores do que o mínimo exigido para a circulação normal de ar no solo. No entanto, destaca-se que os efeitos para as trocas gasosas nos estádios fenológicos se deram de forma mais pontual, diferindo dos efeitos acumulativos acerca da produção de biomassa das raízes. Somado a isso, as raízes por estarem em contato direto com o solo são os órgãos mais afetados a qualquer mudança nas condições físicas. Contudo, mesmo com menor produção de raízes o crescimento da parte aérea das plantas não foi afetado negativamente.

Com isso, percebe-se que avaliar apenas uma parte do sistema e a partir disso fazer interpretações generalizadas, pode configurar num descuido científico, pois dependendo da variável, da forma e do momento em que ela é analisada, as respostas podem ser divergentes. Ou seja, se as avaliações no presente trabalho tivessem como objeto de estudo apenas as raízes, provavelmente seria confirmada a assertiva de que a porosidade de aeração mínima ao desenvolvimento equivale a 10%.

Ainda sobre a biomassa das raízes, principalmente, quanto à porosidade de aeração de 0,12 cm³cm⁻³, a maior produção de raízes observada nas plantas que estavam submetida a essa condição não foi acompanhada de maior exploração delas ao longo da coluna de solo, independente da densidade, sendo isso reflexo das alterações das condições físicas com o aumento da porosidade de aeração, sobretudo, da maior resistência à penetração (Tabela 7). A maior produção de raízes nos primeiros centímetros do solo pode ser indicada como uma resposta de aclimação, já que o incremento da biomassa das raízes é uma forma de potencializar o consumo de água. A partir disso, é possível inferir que a maior fração de poros contendo ar (12%), e todas os aspectos geométricos dos poros associadas à ela: permeabilidade intrínseca do solo ao ar, continuidade e conectividade de poros, foram suficientes para manter a aeração do solo sob teores normais e, portanto, quantidade de O₂ necessário para evitar a rota fermentativa e promover o aumento da massa seca da raiz, embora tenha sido observado efeito adverso das condições físicas, como indicado pela menor

exploração das raízes. No entanto, apesar da maior produção de biomassa das raízes, essa quantidade não foi suficiente para refletir em aumento das variáveis biométricas (área foliar, altura e diâmetro do colmo).

Para a biomassa seca das raízes adventícias (MSRA) (Figura 24 B), o que se observa é uma produção menos expressiva com aumento da porosidade de aeração, configurando um comportamento linear decrescente, com redução de 45,35% da menor para maior porosidade de aeração, 0,07 e 0,12 cm³ cm⁻³, respectivamente. Essas raízes, diferente daquelas originadas da radícula, emergem e crescem induzidas pelo acúmulo de etileno a partir do caule, e próximo ao local de formação do aerênquima. As quais auxiliam na ligação do meio externo com o parênquima, favorecendo melhorias na captura e no transporte de oxigênio para as raízes primárias, e com isso contribuem para a recuperação e manutenção da respiração aeróbia (KERBAUY, 2004, YIN *et al.*, 2009; TAIZ; ZEIGER, 2009).

Para expressar essa resposta as plantas também tiveram que investir maior quantidade de energia para a formação dessas raízes, como pode ser visualizado na Figura 24 D, que trata da fração da biomassa total alocada para produção das raízes adventícias (RMRA). Apesar do gasto energético, a maior quantidade de raízes adventícias, contribuiu para o desenvolvimento das plantas de milho sob baixa porosidade de aeração sem maiores prejuízos ao metabolismo, e compensou a menor produção de raízes primárias, ou seja, a partir do estresse causado nessas raízes, as plantas buscaram alocar mais energia para formação de estruturas que auxiliasse o seu crescimento sob condição mais limitante.

Ademais, essa resposta morfoanatômica também pode justificar o comportamento semelhante entre as variáveis analisadas na faixa entre 0,07 e 0,10 cm³ cm⁻³. Nesse sentido, mais uma vez se torna questionável a utilização de um valor fixo de uma propriedade do solo, como o valor 10% de poros de aeração, para representar a fisiologia de plantas em crescimento, pois essas especificidades que, por vezes, não são conhecidas e tampouco controladas devem ser levadas em consideração. Pois, segundo Jackson e Colmer (2005) mesmo espécies de plantas não adaptadas à redução no teor de O₂ no solo podem possuir alguma resiliência para garantir o seu desenvolvimento.

4.4 Teores de nutrientes na planta

A partir da análise de variância para o teor de nutrientes apêndice A, foi identificado efeito dos fatores isolados e para interação entre eles com relação ao teor de fósforo. Para os teores de nitrogênio, potássio, cálcio, cobre, zinco e manganês foi

identificado efeito apenas para a densidade do solo, enquanto para o magnésio o efeito foi apenas da porosidade de aeração, e para os teores de enxofre e ferro não foi observado efeito significativo para nenhuma das fontes de variação.

Para interação entre os tratamentos quanto ao teor de fósforo (P) na parte aérea das plantas (Figura 25), observa-se comportamento linear crescente com aumento da porosidade de aeração para as ambas as densidades. Aqui, tem-se também que porosidades inferiores à considerada crítica ao desenvolvimento das culturas, principalmente, na faixa entre 0,07 e 0,08 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$, refletiram decréscimo na concentração de P (Figura 25 C).

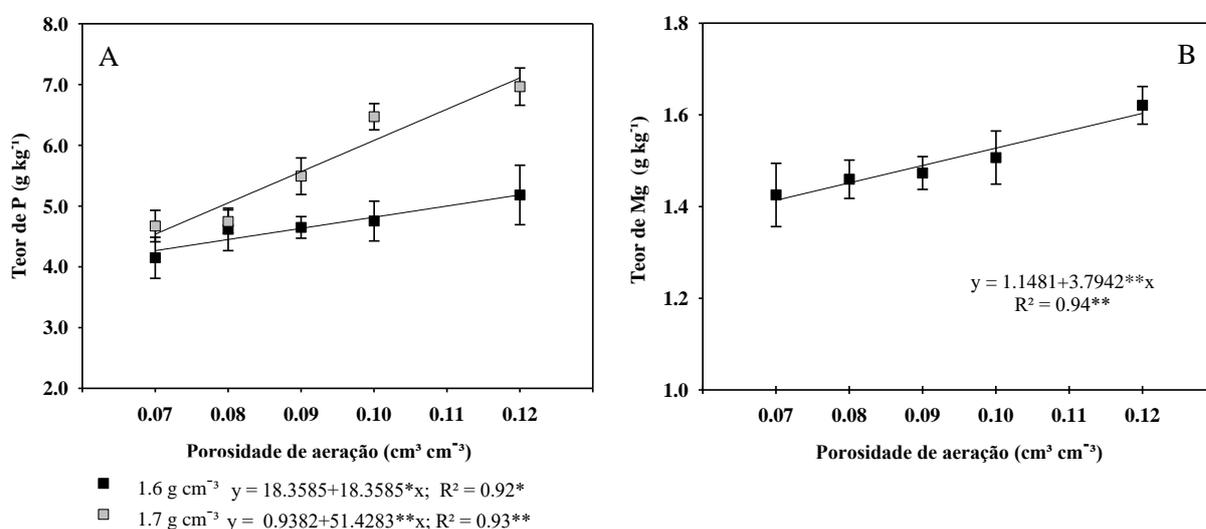


Figura 25 – Teores de fósforo (A) e Magnésio (B) na parte aérea de plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades do solo. As barras representam o erro padrão da média. Nas equações de regressão (**) (*) indicam significância a 1 e a 5%, respectivamente.

Para a densidade de 1,6 g cm^{-3} esse decréscimo foi menos acentuando do que para a densidade de 1,7 g cm^{-3} , 21,52% e 56,7%, respectivamente. Entre elas também percebe-se um afastamento, entre as médias a partir da porosidade de aeração de 0,09 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$, o que acarretou diferença estatística entre as densidades para o conjunto total de dados (Figura 25 e Tabela 12), de modo que as plantas submetidas à densidade de 1,7 g cm^{-3} apresentaram o maior teor de P. Sendo isto indicativo de efeito de concentração do nutriente, já que como visto anteriormente, em decorrência das condições físicas, foi observado menor produção de biomassa seca total na parte aérea nas plantas submetidas a densidade de 1,7 g cm^{-3} (Tabela 11).

Quanto os teores de magnésio (Mg) na parte aérea (Figura 25 B) para o efeito

isolado dos níveis de porosidade de aeração, tem-se também comportamento linear crescente, com o acréscimo da maior para a menor porosidade de aeração de 13,42%, enquanto para a faixa entre 0,07 a 0,10 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$, apesar da tendência de acréscimo, observa-se pouca expressividade na diferença das médias entre essas porosidade de aeração.

O decréscimo tanto para o teor de fósforo como para de magnésio nas menores porosidades de aeração estar diretamente relacionado com a ineficiência energética ocasionada pela mudança no padrão respiratório das raízes nessas porosidades, o que acarretou redução na produção de energia na forma de ATP, refletindo em menor crescimento da raízes e, portanto, menor energia para captação ativa de íons (HUANG, *et al.*, 1995), haja vista que a produção de fotoassimilados na parte aérea não foi limitado. Além disso, Steffens *et al.* (2005) relatam que baixas concentrações de ATP nas raízes em solo sob anoxia afetam a atividade da membrana, e isso pode levar a menor absorção de nutrientes. Apesar da condição para o presente trabalho ser indicativa apenas de hipóxia na zona radicular, a atividade da membrana plasmática das células das raízes já pode ter sido afetada, refletindo em redução na absorção de P e Mg.

O fósforo desempenha uma série de reações vitais para as plantas como, por exemplo, àquelas que envolvem a produção de ATP, na transdução de sinais e integridade estrutural, sendo fundamental na bioquímica das membranas (TAIZ; ZEIGER, 2013), e o seu menor teor pode ter influenciado de forma marcante esses processos. Já o magnésio, faz parte do átomo central da clorofila, é ativador enzimático, participa de processos metabólicos responsáveis pela produção de ATP no cloroplasto, sendo, portanto, fundamental para os processos fotossintéticos. Além disso, também está envolvido nos processos responsáveis pelo carregamento do floema, partição e utilização dos produtos da fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013). Em virtude de algumas dessas características, esses dois nutrientes apresentam interação iônica sinérgica, seja, a presença de um aumenta a ou absorção do outro pela planta. Nesse sentido, à priori, a menor absorção do magnésio pelo sistema radicular das plantas submetidas as menores frações de poros com ar podem ter comprometido a transferência de energia para produção de enzimas fosforilativas, e com isso redução na absorção de fósforo pelas raízes (Fernandes, 2006).

Apesar da redução nos teores de P e Mg mediante decréscimo nos níveis de porosidade de aeração isso não foi suficiente para influenciar adversamente o crescimento das plantas, principalmente, na faixa entre 0,07 e 0,10 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$, e nem positivamente para àquelas crescidas em porosidades superiores a 0,10 $\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$. Esse comportamento também pode ser interpretado como efeito de diluição e concentração, pois como reportado por Marscher

(1995), em solos sob excesso de umidade, em que o crescimento das raízes é reduzido o ou paralisado, há uma redução na absorção e transporte de nutrientes para a parte aérea, contudo mesmo com essa redução, ela pode continuar aumentando, o que para ele é devido ao efeito diluição.

Para os teores de nitrogênio na parte aérea das plantas, àquelas submetidas a densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ apresentaram para o conjunto total de dados maior média, enquanto para o potássio e cálcio, nessa mesma densidade, as médias foram menores (Tabela 12).

Na classificação dos nutrientes de acordo com suas funções bioquímicas o nitrogênio está incluso no grupo daqueles que fazem parte de compostos de carbono e, portanto, está na composição de algumas biomoléculas, dentre elas, as clorofilas. Como foi visto o teor de clorofila e a fotossíntese no estágio VT (49 DAE) aumentaram na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ (Figura 21 C e Figura 20 A, C). Wilhelm e Selmar (2011), afirmam que embora o nitrogênio não seja exclusivamente assimilado no tecido fotossintético, há uma forte interação entre a fotossíntese e a assimilação de nitrogênio, o que pode justificar a maior média encontrada para esse nutriente nas plantas submetidas a essa condição, tendo em vista que a coleta do material vegetal para avaliação do teor nutricional foi feita na mesma época. Outro fator relevante pode ser atribuído ao efeito de concentração, já que nessa densidade as plantas produziram menos biomassa.

O movimento de nutrientes até o interior do xilema é dado por processos específicos, regulados e totalmente dependente da anatomia e da área das raízes. Como o cálcio é um nutriente que a absorção pelas raízes se dá por fluxo de massa e por interceptação radicular, e preferencialmente nas extremidades (região apical ou centro quiescente) de raízes jovens (TAIZ; ZEIGER, 2013), a menor produção de biomassa de raízes e menor aprofundamento delas na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ favoreceu a menor concentração do cálcio na parte aérea das plantas.

O potássio, diferente do cálcio, é absorvido em todas as partes das raízes, embora nas raízes de milho a zona de alongamento é onde o acúmulo é máximo (TAIZ; ZEIGER, 2013), e o principal processo de absorção é por difusão. As condições físicas do solo na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ favoreceram uma maior aproximação das partículas sólidas e isso pode ter tornado o caminho para a difusão mais tortuoso e, conseqüentemente, menor chegada desse nutriente às raízes. O potássio, entre outras funções, é um regulador osmótico, sendo importante para entrada e saída de água na planta, e, portanto, está envolvido no processo de alongação, expansão e crescimento celular. O que ratifica o menor crescimento das plantas sob a densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$.

Tabela 12 – Teores de Fósforo (P), Nitrogênio (N), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Enxofre (S), Ferro (Fe), Cobre (Cu), Zinco (Zn), (Mn), na parte aérea de plantas de milho aos 49 DAE.

Ds (g cm ⁻³)	P	N	K	Ca	Mg
	----- (g kg ⁻¹) -----				
1,6	4,67±0,15 b	7,50±0,10 b	13,23±0,26 a	1,41 ±0,04 a	1,53±0,03 a
1,7	5,67±0,21 a	8,60±0,11a	12,58±0,11 b	1,00 ±0,04 b	1,47±0,03 a
	S	Fe	Mn	Cu ^t	Zn ^{t*}
	----- (mg kg ⁻¹) -----				
1,6	0,58±0,02 a	78,94±2,54 a	42,08±0,79 b	1,04±0,04 b	0,05±0,002 a
1,7	0,60±0,02 a	73,93±2,31 a	53,97±0,83 a	1,10±0,05 a	0,04±0,002 b

t=variável transformada por $x^{0,1}$; t*=variável transformada por $1/x$. Valores seguidos por letras iguais na coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Na literatura, o efeito de diferentes densidades do solo no teor de nutrientes nas plantas é muito divergente sendo dependente do valor de densidade testado e das espécies avaliadas. Alvarenga *et al.* (1997) observaram redução no conteúdo de cálcio e magnésio em leguminosas com aumento da densidade, e atribuíram isso a menor função das raízes. Alves *et al.* (2003) para uma leguminosa, observaram tendência de aumento dos nutrientes com acréscimo na densidade. Ahmad, Hassan, Belford (2016) em estudo para avaliar o efeito de diferentes níveis de compactação do solo em plantas de trigo, observaram que, com aumento da densidade do solo, houve redução significativa e progressiva dos teores de nitrogênio, fósforo e potássio nas plantas durante os dois anos de estudo. Rosolem, Foloni, Tiritan (2002) relatam que as mudanças na distribuição das raízes ocasionada pelo aumento na densidade do solo não foi causadora diferença nos macronutrientes. Já Rosolem *et al.* (1994) observaram mudanças na morfologia das raízes, contudo, essas mudanças só refletiram em redução no conteúdo de nitrogênio na massa total de plantas soja.

Para os micronutrientes, quanto ao teor de manganês, foi observada maior média na maior densidade (Tabela 12). O acréscimo no teor de manganês na parte aérea pode estar associado com a maior condutividade térmica dos poros do solo compactado e preenchidos com água. O aumento da densidade provoca redução na porosidade total, o que leva ao aumento do contato entre as partículas sólidas individuais, e como consequência redução no tamanho dos poros, principalmente, dos macroporos. Essa aproximação acelera a transferência de calor, já que partículas sólidas têm maior condutividade térmica do que o ar, ao passo que se esses poros menores forem preenchidos com água será somado a isso a condutividade térmica da água e, portanto, mais rápida será a condutividade térmica do solo

(BRADY; WEIL, 2002). Valicheski *et al.* (2011) observaram aumento nos teores de Mn em plantas de coqueiro submetidas a diferentes níveis de compactação e umidade em um Argissolo e atribuíram isso, entre outras coisas, a maior capacidade térmica do solo. Parlak e Parlak (2011) também observaram maior teor de Mn em plantas forrageiras com aumento da densidade.

Para garantir o crescimento e desenvolvimento as plantas submetidas a densidade $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ passaram por maiores restrições físicas, ou seja, foram submetidas a maiores estresses. De modo que o aumento no teor de manganês na parte aérea das plantas submetidas a essa densidade, também pode ser apontado como caráter protetivo, isso porque além dele atuar na reação fotossintética pelo qual o O_2 é desprendido a partir da fotólise no centro de reação nas membranas dos tilacóides, ele também constitui moléculas que são importantes contra espécies reativas de oxigênio, como a superóxido dismutase (GUIMARÃES *et al.*, 2016).

O teor de cobre também apresentou maior média com o aumento da densidade do solo (Tabela 12). A presença desse elemento nos tecidos está relacionada com diferentes funções na planta, uma delas é a fotossíntese, pois ele é constituinte da citocromo-oxidase e da plastocianina, que se encontram no cloroplasto e estão envolvidas na cadeia de transporte elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013; FERNANDES, 2006). Essa particularidade pode justificar a maior produção de clorofilas e da taxa fotossintética aos 49 DAE nas plantas que cresceram na maior densidade.

O aumento no teor de manganês e cobre na densidade de $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ também pode estar associado com efeito de concentração, uma vez que nessa densidade, a produção de biomassa seca foi menor. As plantas submetidas a densidade $1,7 \text{ g cm}^{-3}$ permaneceram todo período experimental com menor crescimento em decorrência dos efeitos adversos imposta pelas condições físicas, o que levou a maior concentração desses elementos nos tecidos, ou seja, para as plantas com menor produção de biomassa, um pequeno acréscimo na tomada de nutrientes foi suficiente para concentrar uma quantidade x desse nutriente nos tecidos da parte aérea sem, no entanto, refletir acréscimo na matéria orgânica (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Quanto ao teor de zinco, observa-se média estatisticamente menor na maior densidade. Com aumento da compactação do solo, as células meristemáticas das raízes são afetadas, o que interfere na interação entre o sistema radicular e as partículas sólidas do solo, e na funcionalidade das raízes (PARLAK; PARLAK, 2011). Nesse sentido, como foi observado que na maior densidade ocorreu decréscimo na biomassa das raízes e menor exploração delas ao longo das colunas solo; isso comprometeu o crescimento das partes

meristemáticas, e refletiu em modificações na arquitetura das raízes, contribuindo para menor absorção de zinco. Miransari *et al.* (2009) e Barzegar, *et al.* (2006), também observaram redução no teor de zinco em plantas de milho e trevo, respectivamente, com incremento da densidade do solo, e os autores creditaram isso ao crescimento restrito das raízes e as diferenças na configuração do sistema radicular em decorrência da condição física do solo mais densa.

5 CONCLUSÕES

Porosidades de aeração abaixo da considerada limitante ao crescimento das plantas não causam expressiva redução nas variáveis analisadas. Embora nessas porosidades a produção de biomassa das raízes seja menor e possa reduzir os teores de fósforo e magnésio, isso não é suficiente para influenciar negativamente a conversão de energia em biomassa da parte aérea. Além disso, nessas porosidades, as plantas de milho expressam respostas como estratégias de aclimatação.

Porosidade de aeração maior que 10%, possibilita condição mais favorável ao fluxo de ar no solo, contudo também modifica outros atributos que afetam diretamente o crescimento das plantas, como a resistência à penetração e o conteúdo de água no solo, o que, de modo geral, promovem efeitos mais adversos.

O aumento da densidade solo acarreta redução na maior parte das variáveis analisadas. Não obstante, a diferença entre os tratamentos para determinadas variáveis fisiológicas e biométricas são modificadas com estádios fenológicos como respostas para manter os processos responsáveis pelo crescimento e desenvolvimento mesmo sob condição considerada mais limitante.

REFERÊNCIAS

- ABNT - Associação Brasileira de Normas Técnicas. **Ensaio de compactação - NBR 7182**. Rio de Janeiro: Sistema Nacional de Metrologia, Normalização e Qualidade Industrial, 1986. 10p.
- AHMDA, N.; HASSAN, F.U.; BELFORD, R.K. Effect of soil compaction in the sub-humid cropping environment in Pakistan on uptake of NPK and grain yield in wheat (*Triticum aestivum*) I. Compaction. **Field Crops Research**, [s.l.], v. 110, p.54–60, 2009.
- AHUJA, L. R.; NANEY, J.W.; GREEN, R. E.; NiELSEN, D. R. Macroporosity to characterize spatial variability of hydraulic conductivity and effects of land management. **Soil Science Society of American Journal**, Madison, v. 48, p. 699-702, 1984.
- ALENCAR, T, L.; CHAVES, A.F.; SANTOS, C.L.A.; ASSIS JUNIOR, R.N.; MOTA, C.A. Atributos Físicos de um Cambissolo Cultivado e Tratado com Biofertilizante na Chapada do Apodi, Ceará. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.39, p.737-749, 2015.
- ALVARENGA, R.C.; COSTA, M. L.; FILHO, W.M.; REGASSI, A.J. Produção de matéria seca e absorção de nutrientes por leguminosas em reposta à compactação do solo. **Revista Ceres**, Viçosa, v.44, p.421-431. 1997.
- ALVES, J. D.; MAGALHÃES, M.M.; GOULART, P.F.P.; DANTAS, B.F.; GOUVÊA, J.A.; PURCINO, R.P.; MAGALHÃES, P.C.; FRIES, D.D.; LIVRAMENTO, D.E.; MEYER, L.E.; SEIFFERT, M.; SILVEIRA, T. Mecanismos de tolerância da variedade de milho 'Saracura' (BRS 4154) ao encharcamento. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v.1, p.33-40, 2002.
- ALVES, V.G.; ANDRADE, M.J.G.; CORRÊA, J.B.D.; MORAES, A.R.; SILVA.M.V. Concentração de macronutrientes na parte aérea do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) em função da compactação e classes de solo. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras. v.27, n.1, p.44-53, 2003.
- AMARO FILHO, J.; ASSIS JÚNIOR, R. N.; MOTA, J. C. A. **Física do solo Conceito e Aplicações**. Fortaleza: Imprensa Universitária, 2008.
- ANDRADE, A., WOLFE, D.W., FERERES, E. Leaf expansion, photosynthesis, and water relations of sunflower plants grown on compact soil. **Plant Soil**, [s.l.], v.149, p.175-184,1993.
- ARAYA.T.; NOGUCHI, KO.; TERASHIMA. I. Effects of Carbohydrate Accumulation on Photosynthesis Differ between Sink and Source Leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Plant Cell Physiol**, [s.l.], v.47, 2006.
- BALL, B. C.; O`SULLIVAN, M. F.; HUNTER, R. Gas diffusion, fluid flow and derived pore continuity indices in relation to vehicle traffic and tillage. **Journal of Soil Science**, London, v. 39, p. 327-339, 1988.

BALL, B. C.; SCHØNNING, P. Air permeability. *In*: DANE, J. H.; TOPP, C. (Ed.). **Methods of soil analysis. Physical methods**. Madison: Soil Science Society of America, p.1141-1158, 2002.

BARBOSA, M.R.; SILVA, M.M.A.; WILLADINO, C.U.; CAMARA, T.R. Plant generation and enzymatic detoxification of reactive oxygen species. **Ciência Rural**, Santa Maria v.44, n.3, 2014.

BARTHOLOMEUS, R. P.; WITTE, J.P.M.; VANBODEGOM, P.M.; VAM DAM, J.C.; AERTS.R. Critical soil conditions for oxygen stress to plant roots: substituting the Feddes-function by a process-based model. **Journal Hydrology**, Estados Unidos, v. 360, p. 147-165, 2008.

BARZEGAR, A.R.; NADIAN, H.; HEIDARI, F.; HERBERT, S.J.; Hashemi, A.M. Interaction of soil compaction, phosphorus and zinc on clover growth and accumulation of phosphorus. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v.87, 155-162, 2006.

BAKER, N.R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review of Plant Biology**, [s.l.], v.5, p.89-113, 2008.

BEUTLER, A. N.; SILVA, M.L.N.; FERREIRA, M.M.; CRUZ, J.C; PERREIRA FILHO. Resistência à penetração e permeabilidade de Latossolo Vermelho Distrófico Típico sob sistemas de manejo na região dos cerrados. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 25, p. 167-177, 2001.

BEUTLER, N.A.; CENTURION, J.F.; ROQUE, G.; FERRAZ, M.V. Densidade relativa ótima de Latossolos vermelhos para a produtividade de soja. **Revista Brasileira de ciências do solo**, Viçosa, v.29, p.843-849,2005.

BLAKE, G. R.; HARTGE, K. H. Bulk density. *In*: KLUTE, A. (Ed.). **Methods of soil analysis**. 2th. ed. Madison: **American Society of Agronomy**, p. 363-375. 1986.

BRADY, N. C.; WEIL, R. R. **The nature and properties of soils**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2002.

BRITO, A.S. **Variabilidade espacial da condutividade hidráulica e da permeabilidade ao ar em função dos conteúdos de água de água e ar no solo**. 2010, 114.f, Tese de doutorado, ESALQ, Piracicaba, 2010.

BUSSCHER, W. J. BAUER, J.P.; CAMP, C.R.; SOJKA, R.E. Correction of cone index for soil water content differences in a Coastal Plain soil. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v. 43, p. 205-217, 1997.

CANARACHE, A. Penetr – A generalized semi-empirical model estimating soil resistance to penetration. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v.16, p.51-70, 1990.

CHEN, G.; WEIL, R. R.; HILL, R. L. Effects of compaction and cover crops on soil least limiting water range and air permeability. **Soil & Tillage Research** [s.l.], v. 136, p. 61–69, 2014.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO-CONAB. 3241 – **Perspectiva agropecuária.**, Brasília, v.6, p. 1-112, ago. 2018. Disponível em: <file:///C:/Users/gleic/Desktop/Material%20usado%20para%20revis%C3%A3o%20da%20tese/CONAB,%202018.pdf>. Acesso em 26 de mai. 2019.

COMSTOCK, J. P. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 367, p. 195-200, 2002.

CORREA, E.A.; MORAES, I.C.; GUEDES JUNIOR, E.; COUTO JUNIOR, A.; PINTO, S.A.F.P. Resistência à penetração e densidade do solo como indicadores na análise da susceptibilidade a erosão hídrica dos solos. **Revista Geonorte**, Edição Especial, [s.l.], v.10, n.1, p. 141-146, 2014.

CORTEZ, J.W.; SILVA, R.P.; CARVALHO FILHO, A.; FURLANI, C.E.; FREITAS, S.S. Avaliação da influência de cargas verticais sobre diferentes rodas compactadoras no ciclo de semeadura do milho. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.31, p.1155-1160, 2007.

DEXTER, A. R. Advances in characterization of soil structure. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v. 11, p. 199-223, 1988a.

DIAS FILHO.M, B.; SANTOS, M.J.S. Triagem de forrageiras para tolerância ao excesso de água no solo. Empresa Brasileira de pesquisa agropecuária, **Embrapa Amazônia Oriental**. Documento 381, p.31, 2012.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Circular Técnica, Fisiologia da produção de milho**. Sete Lagoas: Embrapa Sorgo Milho, 2006.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Manual de métodos de análises de solo**. 2. ed. rev. ampl. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2011.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Sistema de produção milho**. 8.ed. Sete lagoas: Embrapa Sorgo Milho, 2011. Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/905143/1/circ159.pdf>. Acesso em: 15 maio de 2016.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 5. ed. Brasília, 2018, 590p.

EMBRAPA INFORMAÇÕES TECNOLÓGICA. BRASÍLIA. SILVA, F.C (editor técnico). **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. 2. ed. rev. ampl. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2009.

FANCELLI, A.L.; DOURADO-NETO, D. Fisiologia da produção e aspectos básicos de manejo para alto rendimento. In SANDRINE, I.; FANCELLI, A.L. (Orr.). **Milho: estratégias de manejo para a região sul**. 1 ed. Guarapuava, PR, v.1, p.16-29, p.103-116, 2000.

FERNANDES, M.S. **Nutrição Mineral de Plantas**. Viçosa, MG, Sociedade Brasileira de Ciência do solo, 2006. p.432.

FERREIRA, D.F. SISVAR ®: Sistema de análise de variância para dados balanceados, versão 5.6. Lavras: DEX/UFLA, 2011. (Software estatístico).

FOLONI, J. S. S; CALONEGO, J. C.; LIMA, S. L. Efeito da compactação do solo no desenvolvimento aéreo e radicular de cultivares de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [s.l.], v.38, p.947-953, 2003.

FLINT, A. L.; FLINT, L. E. Particle-size analysis. In: DANE, J. H.; TOPP, G. C. (Ed.) **Methods of soil analysis: Physical methods**. Madison: American Society of Agronomy, 2002. p. 235-240.

FREDDI, O. S. **Avaliação do intervalo hídrico ótimo em Latossolo Vermelho cultivado com milho**. 2007. 122 f. Tese (Doutorado em Agronomia) -Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Jaboticabal, 2007.

FLOWERS, M. D.; LAL, R. Axle load and tillage effects on soil physical properties and soybean grain yield on a mollic ochraqualf in northwest Ohio. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v. 48, p. 21-35, 1998.

FUKAO, T.; SERRES, B.J. Plant responses to hypoxia – is survival a balancing act? **Trends in Plant Science**, [s.l.], v.9, p.449-456, 2004.

GEE, G. W.; OR, D. Particle size analysis. In: DANE, J.H.; TOPP, G.C., eds. **Methods of soil analysis: Physical methods**. Madison, American Society of Agronomy, 2002. p. 255-289.

GASPAR, M. Aquaporinas: de canais de água a transportadores multifuncionais em plantas. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.34, n.4, p.481-491, 2011.

GERARD, C. J.; MEHTA, H. C.; HINOJOSA, F. Root growth in a clay soil. **Soil Science**, [s.l.], v. 114, p.37-49, 1972.

GONÇALVES, C.R. **Comparação das alterações morfológicas e de desenvolvimento provocadas pelo alagamento em plantas de seis espécies arbóreas de leguminosas**.2009. 37f. Dissertação (Mestrado em ciências biológicas) - Universidade estadual de Londrina, Londrina, 2009.

GRABLE, A. R.; SIEMER, E. G. Effects of bulk density, aggregate size, and soil water suction on oxygen diffusion, redox potential and elongation of corn roots. **Soil Science of America Journal**, Madison, v.32, p.180-186, 1968.

GRANT, R.F. Simulation modelo f soil compaction root growth. II. Model performace anda validation. **Plant and soil**. [s.l.], v.150, p.15-24,1993.

GROENEVELT, P.H.; KAY, B.D.; GRANT, C.D. Physical assessment of a soil with respect to rooting potential. **Geoderma**, Amsterdam, v. 34, p.101-114, 1984.

GRZESIAK. S.; GRZESIAKM. T.; HURA. T.; MARCINSKA. I.; RZEPKA, A. Changes in root system structure, leaf water potential and gas exchange of maize and triticale seedlings

affected by soil compaction. **Environmental and Experimental Botany**, [s.l.], v.88:2–10, 2013b.

GRZESIAK, M.T. Impact of soil compaction on root architecture, leaf water status, gas exchange and growth of maize and triticale seedlings. **Plant Root**, [s.l.], v.3, p.10–16, 2009.

GRZESIAK, M.T.; HURA, K.; JURCZYK, B.; HURA, T.; RUT, G.; SZCZYREK, P.; GRZESIAK, S. Physiological markers of stress susceptibility in maize and triticale under different soil compactions and/or soil water content. **Journal of plant Interactions**, [s.l.], v.12, p.355-372, 2017.

GRZESIAK, M.T.; JONOWIAK, F.; SZCZYREK, P.; KACZANOWSKA, K.; OSTROWSKA, T. H.; RZEPKA, A.; GRZESIAK, S. Impact of compaction stress combined with drought or waterlogging on physiological and biochemical markers in two maize hybrids. **Acta Physiol Plant**, [s.l.], v.38, p.109, 2016.

GRZESIAK, M.T.; OSTROWSKA, A.; HURA, K.; RUT, G.; JANOWIAK, F.; RZEPKA, A.; HURA, T.; GRZESIAK, S. Interspecific differences in root architecture among maize and triticale genotypes grown under drought, waterlogging and soil compaction. **Acta Physiol Plant**, [s.l.], v.36, p.3249-3261, 2014.

GRZESIAK, M.T.; WALIGORSKI, P.; JANOWIAK, F.; MARCINSKA, I.; HURA, K.; SZCZYREK, P.; GŁAB, T. The relations between drought susceptibility index based on grain yield (DSIGY) and key physiological seedling traits in maize and triticale genotypes. **Acta Physiol Plant**, [s.l.], v.35, p.549–565, 2013a.

GUBIANI, P. I.; REICHERT, J. M.; REINERT, D. J. Indicadores hídrico-mecânicos de compactação do solo e crescimento de plantas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 37, p. 01-10, 2013a.

GUIMARÃES, M. J. M.; SIMÕES, L.W.; SALVIANO, L.G.W.; LOPES, I.; GALVÃO, S.K. Teores de micronutrientes em planta de sorgo forrageiro irrigados com efluentes salino de piscicultura. **Revista Brasileira de Agricultura Irrigada**, [s.l.], v.10, n.3, p.687-694, 2016.

HAMZA, M.A. & ANDERSON, W.K. Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], 82:121-145, 2005.

HATAMO, R.; IWANAGA, OKAJIMA, H.; SAKUMA, T. Relationship between the distribution of soil macropores and root elongation. **Soil Science plant Nutrition**. [s.l.], v.34, p.535-546, 1988.

HILLEL, D. Environmental soil physics. London, **Academic Press**, 1998. 771p.

HOFFMANN, C.; A. JUNGK. A. Growth and phosphorus supply of sugar beet as affected by soil compaction and water tension. **Plant and Soil**, [s.l.], v.176, p.15-25, 1995.

HURLEY, M. B.; ROWARTH, J. S. Resistance to root growth and changes in the concentrations of ABA within the root and xylem during root-restriction stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 50, n. 335, p. 799-804, 1999.

HUANG, M.; ZETTL, J.D.; BARBOUR, S.L.; PRATT, D. Characterizing the spatial variability of the hydraulic conductivity of Reclamation soils using air permeability. **Geoderma**, Amsterdam, v. 262, p. 285-293, 2016.

HUANG, B.; JOHNSON, W.J. Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. **Annals of Botany**, [s.l.], v.75, p.427-432, 1995.

HUANG, B.; JOHNSON, J. W.; NESMITH, T. S.; BRIDGES, D. C. Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 173, n. 1, p. 47-54, June 1995.

IJIMA, M.; KONO, Y. Interspecific differences of the roots system structures of four cereal species as affected by soil compaction. **Japan journal crop Science**, [s.l.], v.60, p.131-138, 1991.

ISMAIL, M. R.; DAVIES, W. J. Root restriction affects leaf growth and stomatal response: the role of xylem sap ABA. **Scientia Horticulturae**, [s.l.], v. 74, p. 257-268, 1998.

JACKSON, M.B.; COLMER, T.D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, [s.l.], v.96, p.501-505, 2005.

JONG VAN LIER, Q. Oxigenação do sistema radicular: uma abordagem física. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 25, p. 233-238, 2001.

JONG VAN LIER In: JONG van LIER, Q., ed. Física do solo. Viçosa, **Sociedade Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, 2010. p.241-281.

JONG VAN LIER, Q.; GUBIANI, P. I. Além do “intervalo hídrico ótimo”: Repensando a pesquisa em física do solo no Brasil. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 9, p. 925-939, 2015.

PARLAK, M.; PARLAK, A.O. Effect of soil compaction on root growth and nutrient uptake of forage crops. **Journal of food Agriculture e Environment**, [s.l.], v.9, p.275-278, 2011.

KARLEN, D. L.; Mausbach, M.J.; Doran, J.W; Cline, R.G; Harris, R.F.; Schuman, G.E. Soil quality: A concept, definition, and framework for evaluation. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 61, p. 4-10, 1997.

KAISER, D. R.; REINERT, D.J.; REICHERT, J, M.; COLLARES, G.L.; KUNZ, M. Intervalo hídrico ótimo no perfil explorado pelas raízes de feijoeiro em um Latossolo sob diferentes níveis de compactação. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 33, p. 845-855, 2009.

KIRKHAM, D. Field method for determination of air permeability of soil in its undisturbed state. **Proceedings - Soil Science Society of America**, Madison, v. 11, p. 93-99, 1946.

KOZLOWSKI, T.T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**, Victoria, n.1, 1997.

KLEIN, V. A.; CAMARA, R. K. Rendimento da soja e intervalo hídrico ótimo em Latossolo Vermelho sob plantio direto escarificado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 31, p. 221-227, 2007.

KLEIN, V.A.; LIBARDI, P.L. Densidade e distribuição do diâmetro dos poros de um Latossolo vermelho sob diferentes sistemas de uso e manejo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 26, p. 857-867, 2002.

KLEIN, V. A.; VIEIRA, M.L.; DURIGON, F.F.; MASSING, J.P.; FAVERO, F. Porosidade de aeração de um Latossolo Vermelho e rendimento de trigo em plantio direto escarificado. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.38, p. 365-371, 2008.

KLUTE, A. Water retention: laboratory methods. *In*: KLUTE, A. (ed.) *Methods of soil analysis*. 2. ed. Madison, American Society of Agronomy, **Soil Science Society of America**, 1986. p. 635-662.

LEÃO, T. P.; SILVA, A.P.; MACEDO, M.C.M.; IMHOFF, S.; EUCLIDES, V.P.B. Intervalo hídrico ótimo na avaliação de sistemas de pastejo contínuo e rotacionado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 28, p. 415-432, 2004.

LIAO, C-TA.; LIN, C-HO. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. "Proceedings of the National Science Council, [*s.l.*], v.25, n.3, p.148-157, 2001.

LIBARDI, P. L. **Dinâmica da água no solo**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2005, 355 p.

LIPIEC, J., ISHIOKA, T., SZUSTAK, A., PIETRUSIEWICZ, J., STĘPNIEWSKI, W. Effects of soil compaction and transient oxygen deficiency on growth, water use and stomata resistance in maize. **Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science**. [*s.l.*], v. 46, 186–191, 1996.

LETEY, J. Relationship between soil physical properties and crop production. **Advances in Soil Science**, [*s.l.*], v. 1, p. 277-294, 1985.

MAGALHAES, P. C.; DURAES, F. O. M.; GOMIDE, R. L. Fisiologia da cultura do milho. *In*: BENASSI, A.C.; FULLIN, E.A.; SILVA, J.G.F.; ZANGRANDE, M.B.; FERRAO, R.G.; MARTINS, D.S.; VENTURA, J.A.; DURAES, F.O.M.; SILVA, J.G.; GOMIDE, R.L.; MAGALHAES, P.C.; RESENDE, C.I. **Manual técnico para a cultura do milho no Estado do Espírito Santo**. Vitória: EMCAPA, 1996. p. 15-34.

McQUEEN, D.J. & SHEPHERD, T.G. Physical changes and compaction sensitivity of a fine-textured, poorly drained soil (Typic Endoaquept) under varying durations of cropping, Manawatu Region. **Soil & Tillage Research**, [*s.l.*], 25:217-230, 2002.

MARSCHER, H. Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press, 1995. 889 p.
MASLE, J.; PASSIORA, J.B. The Effect of Soil Strength on the Growth of Young Wheat Plants. **Australian Journal of Plant Physiology**, [*s.l.*], V. 14, 643-656. 1987.

- MARTÍNEZ, I.; CHERVET, A.; WEISSKOPF, P.; W.G.; JAN REKA, J.; KELLERA, T. Two decades of no-till in the Oberacker long-term field experiment: Part II. Soil porosity and gas transport parameters. **Soil & Tillage Research** [s.l.], v, 163, p.130–140, 2016.
- MESQUITA, M. G. B. F.; MORAES, S. O. A dependência entre a condutividade hidráulica saturada e atributos físicos do solo. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, p. 963-969, 2004.
- MIRANSARI, M.; H.A. BAHRAMI, H.A.; REJALI, F.; MALAKOUTI, M.J. Effects of soil compaction and arbuscular mycorrhiza on corn (*Zea mays* L.) nutrient uptake. **Soil & Tillage Research** [s.l.], v.103, p. 282-290, 2009.
- MOTA, J.C.; FREIRE, A.G.; ASSIS JUNIOR, R.N. Qualidade física de um cambissolo sob sistemas de manejo. **Revista Brasileira de Ciências Solo**, Viçosa, v.37, p.1196-1206, 2013.
- NAWAZ, M. F.; BOURRIÉ, G.; TROLARD, F. Soil compaction impact and modelling. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, Paris, v.33, n. 2, p. 291-309, 2013.
- NAYYAR H, GUPTA D. Differential sensitivity of C-3 and C-4 plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants. **Environmental and Experimental Botany**, [s.l.], v.58, p. 106–113, 2006.
- NESMITH, D. S. Soil compaction in double cropped wheat and soybean on Ultissol. **Soil Science of America Journal**, [s.l.], v. 51, p. 193-186, 1987.
- NAIDOO.G; NAIDOO, S. Waterlogging responses of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. **Oecologia**, [s.l.], v.90, p.445-450, 1992.
- NUNES, J.A.S. **Desenvolvimento cultura do milho sob níveis de densidade e tensões de água em Latossolo Vermelho de Cerrado**. Tese de doutorado. 2014.f.85.Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrícola). Universidade Federal de Mato Grosso, Rondonópolis-MT, 2014.
- NUNES, J.A.S; SILVA, E.M.B; SILVA, T.J.A. Bulk density and water tensions in the soil on corn root production. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v.20, n.4, p.357-363, 2016.
- PANAYIOTOPOULOS, K.P., PAPADOPOULOU, C.P., HATAJIIONNIDOU, A. Compaction and penetration resistance of an Alfisol and Entisol and their influence on root growth of maize seedlings. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v.31, p.323–337, 1994.
- PEREIRA, F.H.; ESPINDULA NETO, D.; SOARES, D.C.; OLIVA, M.A. Trocas Gasosas em Plantas de Tomateiro Submetidas a Condições Salinas. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 22, n. 2, p. 452. 2004.
- PASSIOURA, J. B. Soil structure and plant growth. **Australian Journal of Soil Research**, Collingwood, [s.l.], v. 29, p. 717-728, 1991.
- PIRES, J.L.F.; SOPRANO, E.; CASSOL, B. Adaptações morfofisiológicas da soja em solo inundado. **Pesquisa agropecuária brasileira**. [s.l.], v.37, n1, p.41-50, 2002.

POORTER, H.; NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Aust. Journal Plant Physiol.** [s.l.], v.27, p.595-607, 2000.

PRIMAVESIO.; de MELLO. F.A.F.; LIBARDI, P.L. Porosidade de aeração de solos para a máxima produção de grãos de feijoeiro, em casa de vegetação. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz.** ESALQ, PIRACICABA, 45(parte 2), P.381-296,1988.

REDDY, A.R; CHAITANYA K.V; VIVEKANANDAN.M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal Plant Physiol.** [s.l.], v.161, p.1189–1202, 2004.

REICHARDT, K.; TIMM, L.C. **Solo, planta e atmosfera: conceitos, processos e aplicações.** Barueri: Manole, p.478, 2004.

REICHERT, J.M.; REINERT, D.J.; BRAIDA, J.A. Qualidade dos solos e sustentabilidade de sistemas agrícolas. **Ciência & Ambiente.** [s.l.], v.27, p.29-48, 2003.

REINERT, D. J.; ALBUQUERQUE, J.A.; REICHERT, J.M.; AITA. C.; ANDRADA, M. M. C. Limites críticos de densidade do solo para o crescimento de raízes de plantas de cobertura em Argissolo vermelho. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 32, p. 1805-1816, 2008.

REIS, G. G. Análise de crescimento das plantas mensuração do crescimento. **Programa cooperativo para el desarrollo de los trópicos americanos centro de pesquisa agropecuária de tropico úmido.** EMBRAPA, Altamira, f27, 1978.

REIS, I.N.R.S.; SANTOS FILHO, B.G.; CASTRO, C.V.B.; LAMIERA, C.N.; ROSSATO, V. Análise de crescimento e produção de Biomassa de plantas jovens de Curauá (*Ananas erectifolius* L. B. Smith) submetidas ao alagamento. **Revista brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v.5, p.504-506,2007.

REN, B.Z; ZHU, Y.L; ZHANG, J.W; DONG, S.T; LIU, P; ZHAO, B. Effects of spraying exogenous hormone 6-benzyladenine (6-BA) after waterlogging on grain yield and growth of summer maize. **Field Crops Research.** [s.l.], p.96-104, 2016.

RODRIGUES, S. **Permeabilidade em um Latossolo Vermelho sob plantio direto e preparo convencional.** 2009. 67 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) -Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

RODRIGUES, S.; SILVA, A.P. GIAROLA, N.F.B.; Permeabilidade ao ar em Latossolo vermelho sob diferentes sistemas de manejo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 35, p. 105-114, 2011.

ROMANO, R.M. **Desempenho fisiológico da cultura de milho com plantas de arquitetura contrastante: Parâmetros para modelos de crescimento.** 2005. 120f. Tese (Doutorado em agronomia) - ESALQ, Piracicaba, 2005.

ROSOLEM, C. A. Relações solo-planta na cultura do milho. Jaboticabal: Funep, 1995. 53 p

- ROSOLEM, C.A.; FERNANDEZ, E.M.; ANDREOTTI, M; CRUSCIOL, C.A.C. Crescimento radicular de plântulas de milho afetado pela resistência do solo à penetração. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [s.l.], v.34, p.821-828, 1999.
- ROSOLEM, C.A.; FALONI, J.S.S.; TIRITAN, C.S. Root growth nutrient accumulation in cover crops as affected by soil compaction. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v.65 p.109-115, 2002.
- ROSOLEM, C.A.; ALMEIDA, A.C.S.; SACRAMENTO, L.V.S.; 1994a. Sistema radicular e nutrição da soja em função da compactação do solo. **Bragantia**, Campinas, v.53, p.259-266, 1994.
- SAMPAIO, F.M.T.; MENEZES, S.M.; FURTINI, M.B; RIBEIRO, K.D. correlações entre a permeabilidade e os atributos físicos do solo da sub-bacia do córrego centenário da cidade de Lavras MG. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.30, n. 4, p.798-803, 2006.
- SAQIB, M. **Soil aeration and crop growth in response to excess water**. 1989. 228 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Agrícola) - Iowa State University Ames, Iowa. 1989.
- SEIXAS, J. **Níveis de compactação do solo na cultura do milho**. 2001. 90f. Dissertação (Mestrado em Agronomia). Mestre em Agronomia, Curitiba. 2001.
- SILVA, J.S.; M, S. J.C.; BIANCHINI, A. Crescimento da parte aérea de plantas cultivadas em vaso, submetidas à irrigação subsuperficial e a diferentes graus de compactação de um Latossolo Vermelho-escuro distrófico. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, p.30:31, v.40, 2006.
- SILVA, A. P.; LEÃO, T.P.; TORMENA, C.A.; GONÇALVES, A.C.A. Determinação da permeabilidade ao ar em amostras indeformadas de solo pelo método da pressão decrescente. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 33, p. 1535-1545, 2009.
- SILVA, A. P.; KAY, B. D.; PERFECT, E. Characterization of the least limiting water range. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 58, p. 1775-1781, 1994.
- SILVEIRA, L. R.; BRITO, A.S.; MOTA.; J.C.A.; MORAES.; S.O.; LIBARDI, P.L. Sistema de aquisição de dados para equipamento de medida da permeabilidade intrínseca do solo ao ar. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 35, p. 429-436, 2011.
- SILVEIRA JUNIOR, S.D.; SILVA, A.P.; FIGUEIREDO, G.C.; TORMENA, C.A.; GIAROLA, N.F.B. Qualidade física de um Latossolo Vermelho sob plantio direto submetido à descompactação mecânica e biológica. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v.36, p. 1854-1867, 2012.
- SOUSA, C.A.F.; SODEK, L. The metabolic response of plant oxygen deficiency. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, [s.l.], v.14(2), p.83-94, 2002.
- SOUZA, G, M.; BARBOSA, A, M. Fatores de estresse no milho são diversos e exigem monitoramento constante. **Visão Agrícola**, Piracicaba, n.13, p. 30-34, 2015.

SOUZA, R.F.S.; SANTOS, D.; PEREIRA, W.E.; MACEDO, F.L.; VENDRUSCOLO, J. Gas exchange and photochemical efficiency in lima bean Genotypes grown in compacted soils. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 31, p. 306 - 314, 2018.

SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P.C.; LINO, L.O.; PEREIRA, J.P.; CASTRO, E, M.; SIDNEY N. PARENTONI, S. N. Morfofisiologia de milho sob alagamento intermitente do solo em sucessivos ciclos de seleção. **XXVIII Congresso Nacional de Milho e Sorgo**, 2010, Goiânia: Associação Brasileira de Milho e Sorgo.

STREIT, N.M.; CANTERLE, L.P.; CONTO, M.W.; HECKTHEUER, L.H.H. As Clorofilas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.35, n.3, p.748-755, 2005.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. 2.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, p.431, 2013
STEFFENS, D.; HÜTSCH, B, W.; ESCHHOLZ, T.; LOŠÁK, T.; SCHUBERT, S. Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. **Plant Soil Environ** [s.l.], v.51, p.545-552, 2005.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013.

TAYLOR, H. M.; BRAR, G. S. Effect of soil compaction on root development. **Soil & Tillage Research** [s.l.], Amsterdam, v. 19, p. 111-119, 1991.

TAVARES FILHO, J.; BARBOSA, G. M. C.; GUIMARÃES, M. F.; FONSECA, I. C. B. Resistência do solo à penetração e desenvolvimento do sistema radicular do milho (*zea mays*) sob diferentes sistemas de manejo em um Latossolo roxo. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 25, p.725-730, 2001.

TOPP, G. C. GALGANOV, Y.T.; WIRES, K.C.; CULLEY, J.L.B. **Non-limiting water range (NLWR)**: An approach for assessing soil structure. Ottawa: Agriculture and Agri-Food Ottawa, 1994.

TORMENA, C.A.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GONÇALVES, A.C.A.; ARAÚJO, M.A. Influência de diferentes sistemas de preparo do solo nas propriedades físicas de um Latossolo Vermelho distrófico. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v.8, p.65-71, 2004.

TORMENA, C. A.; MAURO CEZAR BARBOSA.M.C.; COSTA, A.C.S.; GONÇALVES, A.C.A. Densidade, porosidade e resistência à penetração em Latossolo cultivado sob diferentes sistemas de preparo do solo. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 59, n. 4, p. 795-801, 2002.

TORMENA, C. A.; SILVA, A. P.; LIBARDI, P. L. Caracterização do intervalo hídrico ótimo de um latossolo roxo sob plantio direto. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 22, n. 4, p. 573-581, 1998.

TUBEILEH, A.; RENAUD, V.G.; PLANTUREUX, S.; GUCKERT, A. Effect of soil compaction on photosynthesis and carbon partitioning within a maize-soil system. **Soil & Tillage Research**, [s.l.], v.71, p.151-161, 2003.

TIAN, L.; LI, J.; BI, W.; ZUO, S.; LI, L.; LI, W.; SUN, L. Effects of waterlogging stress at different growth stages on the photosynthetic characteristics and grain yield of spring maize (*Zea mays* L.) Under field conditions. **Agricultural Water Management**, [s.l.], v. 218, p.250–258, 2019.

UNITED STATES. Department of Agriculture. Soil Survey Laboratory Methods and procedures for collecting soil samples: soil survey investigations. Washington, 1972.

VALICHESKI, R. R.; GROSSKLUS, F. SIDINEI L. K.; ANTONIO. L. T.; ELENA S. A. S. BAADE. Desenvolvimento de plantas de cobertura e produtividade da soja conforme atributos físicos em solo compactado. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 16, n. 9, p. 969-977, 2012.

VALICHESKI, R. R.; MARCIANO, C. R; PEÇANHA. A. L; BERNARDES, R.S; MONNERAT, P.H. Estado nutricional do coqueiro cultivado em solos submetidos a diferentes níveis de compactação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 15, p. 1152-1160, 2011.

VAN GENUCHTEN, M. T. A closed-form equation for predicting the conductivity of unsaturated soils. **Soil Science Society of America Journal**, Madison, v. 44, p. 892-897, 1980.

VIEIRA M.L; KLEIN, V.A. Propriedades físico-hídricas de um Latossolo vermelho submetido a diferentes sistemas de manejo. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 31, p.1271-1280, 2007.

VOESENEK, L.A.C.V.; COLMER, T.D.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F.F.; PEETERS, A.J.M. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist**, [s.l.], v.170, p.213-226, 2006.

VODNIK, D.; STRAJNAR, P.; JEMC, S.; MACEK. Respiratory potencial of maize (*Zea mays* L.) roots exposed hypoxia. **Environmental and Experimental Botany**. [s.l.], v.65, p.17-110, 2009.

YIN, D.; CHEN, S.; CHEN, F.; GUAN, Z.; FANG, W. Morphological and physiological responses of two chrysanthemum cultivars differing in their tolerance to waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, [s.l.], v. 67, n. 1, p. 87-93, 2009.

WATANABE, S. H.; TORMENA, C. A.; ARAUJO, M.A.; GONÇALVES, A.C.A.; SILVA, A. P.; PINTRO, J.C.; COSTA, A.C.S.; P.S. Resistência do solo à penetração e porosidade de aeração de um Latossolo vermelho distrófico sob plantio direto por dois anos. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 22, n. 4, p. 1055-1060, 2000.

WEISMANN, M. Fases de desenvolvimento da cultura do milho. Tecnologia e produção: Milho safrinha e culturas de Inverno, EMBRAPA. [s.n.], p.31-38, 2008.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 144, p.307-314, 1994. WILHELM, C.; SELMAR, D. Energy dissipation is an essential mechanism to sustain the viability of plant: The

physiological limits of improved photosynthesis. **Journal of plant physiology**, [s.l.], v.168, p.79-87, 2011.

ZAIDI, P. H. Stress-adaptive changes in tropical maize (*Zea mays* L.) under excessive soil moisture estress. **Maydica**, Bergano, v. 52, p. 159-171, 2007.

ZAINOL, E.; LAL, R.; TAOIVAN, T.; COLUMBUS, N.F. Soil compaction and water table effects on soil aeration and corn growth in a greenhouse study. **Soil technology**, Cremlingen, v. 4, p.329-342, 1991.

**APÊNDICE A- SIGNIFICÂNCIA DAS ANÁLISES DE VARIÂNCIA PARA AS
VARIÁVEIS ANALISADAS**

Tabela 13 - Significância da análise de variância para a fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e concentração interna de CO₂ (Ci), eficiência efetiva do fotossistema II (ϕ PSII), taxa de transporte de elétrons (ETR), eficiência instantânea do uso da água (A/E), eficiência de carboxilação (A/Ci) índice SPAD e tores de clorofilas a: Clfa; b: Clfb; total: Clftotal; e carotenoides para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades nas três avaliações realizadas.

Variáveis	18 DAE				32 DAE				49 DAE			
	Fonte de variação			CV (%)	Fonte de variação			CV (%)	Fonte de variação			CV (%)
	DS	PA	DS*PA		DS	PA	DS*PA		DS	PA	DS*PA	
A	ns	**	ns	7,60	*	ns	ns	7,00	**	*	ns	5,50
gs	ns ^t	* ^t	ns ^t	16,3	**	*	ns	11,8	**	*	ns	8,70
E	ns	**	ns	10,2	ns	ns	ns	9,70	ns	ns	ns	10,3
CI	**	ns	ns	10,1	ns	*	**	9,70	**	ns	ns	13,0
PSII	ns	ns	ns	6,10	*	ns	ns	12,4	ns	ns	ns	9,10
ETR	ns	ns	ns	6,10	*	ns	ns	12,4	ns	ns	ns	9,10
A/E	ns	ns	ns	9,70	ns	ns	ns	8,20	**	ns	ns	8,67
A/CI	**	*	**	12,5	ns	ns	ns	11,8	**	ns	ns	17,2
SPAD	ns	ns	ns	6,20	ns	ns	ns	14,1	**	**	ns	7,90
Clfa	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	10,5
Clfb	-	-	-	-	-	-	-	-	**	ns	ns	21,0
Clftotal	-	-	-	-	-	-	-	-	**	ns	ns	14,0
Carate.	-	-	-	-	-	-	-	-	**	ns	ns	13,2

^{ns} não significativo; * e ** significativo a 5% e 1%, respectivamente, pelo teste F. ^t=Variável transformada por $x^{1.5}$.

Tabela 14 - Significância da análise de variância para altura de plantas (AP), diâmetro do colmo (DC), número folhas (NF) para as plantas de milho submetidas a diferentes porosidades de aeração e densidades nas três avaliações realizadas.

Variáveis	18 DAE				32 DAE				49 DAE			
	Fonte de variação			CV (%)	Fonte de variação			CV (%)	Fonte de variação			CV (%)
	DS	PA	DS*PA		DS	PA	DS*PA		DS	PA	DS*PA	
AP	ns	ns	ns	11,9	**	ns	ns	5,6	ns	*	ns	7,41
DC	**	ns	ns	7,5	**	ns	ns	4,4	**	ns	ns	4,38
NF	ns	ns	ns	6,5	ns	ns	ns	5,2	ns	ns	ns	6,03

^{ns} não significativo; * e ** significativo a 5% e 1%, respectivamente, pelo teste F.

Tabela 15 - Significância da análise de variância para AF: área foliar; MF: massa das folhas; MC: massa do colmo; MSTa: Massa da parte aérea; MSRA: massa das raízes adventícias; MSR: Massa das raízes; RMF: razão de massa foliar; RMC: razão de massa caulinar; RMRA: razão de massa de raízes adventícias; RMR: razão de massa radicular

F. V	AF	MF	MC	MSTa	MSRA	MSR	RMF	RMC	RMRA	RMR
DS	**	*	**	**	**	*	ns	**	ns	ns
PA	ns	ns	ns	*	**	**	ns	ns	**	**
DS*PA	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CV	7,74	8,72	7,32	5,45	18,00	9,15	8,40	4,68	17,8	8,18

^{ns} não significativo; * e ** significativo a 5% e 1%, respectivamente, pelo teste F.

Tabela 16 - Significância da análise de variância para os teores de nutrientes na parte aérea de plantas de milho.

F. V	P	N	K	Ca	Mg	S	Fe	Cu ^t	Zn ^{t*}	Mn
DS	*	*	**	**	ns	ns	ns	**	**	**
PA	**	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
DS*PA	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
CV	10,45	6,31	7,23	17,36	9,82	9,82	15,54	2,77	16,50	8,76

^{ns}: não significativo; * e ** significativo a 5% e 1%, respectivamente, pelo teste F. t=variável transformada por $x^{0,1}$; t*=variável transformada por $1/x$