1° edição

Alasse Oliveira da Silva
Gustavo Ferreira da Silva
Dioclea Almeida Seabra Silva
Iracema Alves Manoel Degaspari

Organizadores

ECOFISIOLOGIA E MANEJO DE PLANTAS CULTIVADAS



TERRIED

1° edição

Alasse Oliveira da Silva
Gustavo Ferreira da Silva
Dioclea Almeida Seabra Silva
Iracema Alves Manoel Degaspari

Organizadores

ECOFISIOLOGIA E MANEJO DE PLANTAS CULTIVADAS



TERRIED

1.ª Edição - Copyrights do texto - Autores e Autoras
Direitos de Edição Reservados à Editora Terried
É permitida a reprodução parcial ou total desta obra, desde que citada a fonte.



O conteúdo dos capítulos apresentados nesta obra são de inteira responsabilidade d@s autor@s, não representando necessariamente a opinião da Editora.
Permitimos a reprodução parcial ou total desta obra, considerado que seja citada a fonte e a autoria, além de respeitar a Licença Creative Commons indicada.

Conselho Editorial

Adilson Cristiano Habowski - ***Currículo Lattes***

Adilson Tadeu Basquerote Silva - ***Currículo Lattes***

Alexandre Carvalho de Andrade - ***Currículo Lattes***

Alasse Oliveira da Silva

Anísio Batista Pereira - ***Currículo Lattes***

Celso Gabatz - ***Currículo Lattes***

Cristiano Cunha Costa - ***Currículo Lattes***

Denise Santos Da Cruz - ***Currículo Lattes***

Emily Verônica Rosa da Silva Feijó - ***Currículo Lattes***

Fabiano Custódio de Oliveira - ***Currículo Lattes***

Fernanda Monteiro Barreto Camargo - ***Currículo Lattes***

Fredi dos Santos Bento - ***Currículo Lattes***

Guilherme Mendes Tomaz dos Santos - ***Currículo Lattes***

Humberto Costa - ***Currículo Lattes***

Leandro Antônio dos Santos - ***Currículo Lattes***

Lourenço Resende da Costa - ***Currículo Lattes***

Marcos Pereira dos Santos - ***Currículo Lattes***

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

ECOFISIOLOGIA E MANEJO DE PLANTAS CULTIVADAS. Alasse Oliveira da Silva; Gustavo Ferreira da Silva; Dioclea Almeida Seabra Silva; Iracema Alves Manoel Degaspari (Organizadores) -- Alegrete, RS : Editora Terried, 2026.

PDF
ISBN. 978-65-83367-99-0
1. Ensino

24-225451 CDD-918.17

Índices para catálogo sistemático:

1. Ciências da Natureza 90.14
2. Ensino 90.9

TERRIED

www.terried.com

contato@terried.com

CARTA DE APRESENTAÇÃO

É com grande satisfação que apresento o livro "Ecofisiologia e Manejo de Plantas Cultivadas", uma obra construída com o propósito de reunir conhecimentos técnicos e científicos relacionados às principais culturas de importância agrícola, integrando os fundamentos da ecofisiologia vegetal às práticas de manejo utilizadas nos sistemas de produção.

A agricultura está em constante transformação e, cada vez mais, compreender como as plantas respondem às condições ambientais e às diferentes práticas de manejo é fundamental para alcançar sistemas produtivos mais eficientes e sustentáveis. Nesse contexto, a ecofisiologia permite entender as relações entre a planta e o ambiente, considerando fatores como água, luz, temperatura, nutrientes e demais condições que interferem diretamente no crescimento, desenvolvimento e produtividade das culturas.

A proposta deste livro é justamente aproximar esses conhecimentos da realidade do campo. Ao longo dos capítulos, são abordadas importantes culturas da agricultura brasileira, como soja, milho, cana-de-açúcar, café, algodão, arroz, feijão, laranja, mandioca e trigo, buscando apresentar suas principais características ecofisiológicas e relacioná-las às estratégias de manejo adotadas durante o ciclo produtivo.

A obra foi pensada para contribuir com estudantes, professores, pesquisadores, engenheiros agrônomos, técnicos, produtores e demais profissionais ligados às Ciências Agrárias, oferecendo um material que possa ser utilizado tanto como fonte de consulta quanto como apoio ao ensino, à pesquisa e à atuação profissional.

Mais do que apresentar conceitos isolados, este livro busca integrar fisiologia vegetal, ambiente, manejo e produção agrícola, demonstrando que conhecer o funcionamento da planta é essencial para compreender suas necessidades e tomar decisões mais assertivas no campo.

Espero que esta obra possa contribuir para a formação e atualização dos profissionais das Ciências Agrárias e, principalmente, estimular a construção e a disseminação do conhecimento aplicado à agricultura. Desejo a todos uma excelente leitura.

Alasse Oliveira da Silva
Organizador

PREFÁCIO

A agricultura é uma atividade dinâmica, influenciada constantemente pelas condições ambientais, pelos avanços científicos e tecnológicos e pela necessidade de produzir de forma cada vez mais eficiente e sustentável. Nesse cenário, compreender como as plantas crescem, se desenvolvem e respondem aos diferentes fatores do ambiente é fundamental para o planejamento e o manejo adequado das culturas agrícolas.

Foi a partir dessa perspectiva que surgiu a proposta do livro "Ecofisiologia e Manejo de Plantas Cultivadas". Esta obra busca reunir conhecimentos relacionados à ecofisiologia vegetal e conectá-los diretamente às práticas de manejo adotadas no campo, aproximando os fundamentos científicos da realidade dos sistemas de produção.

Ao longo dos capítulos são abordadas dez importantes culturas: soja, milho, cana-de-açúcar, café, algodão, arroz, feijão, laranja, mandioca e trigo. Cada uma apresenta características próprias de crescimento, desenvolvimento e adaptação ao ambiente, tornando essencial compreender suas particularidades para definir estratégias de manejo mais adequadas.

A ecofisiologia permite compreender justamente essa interação entre planta, ambiente e manejo. Disponibilidade hídrica, radiação solar, temperatura, nutrição mineral, características do solo e ocorrência de estresses são alguns dos fatores que interferem nos processos fisiológicos e, consequentemente, no potencial produtivo das culturas. Quando esses conhecimentos são associados às práticas agronômicas, tornam-se importantes ferramentas para a tomada de decisão.

Por isso, este livro foi pensado não apenas como uma reunião de informações, mas como uma contribuição para estudantes, professores, pesquisadores, engenheiros agrônomos, técnicos, produtores e demais profissionais das Ciências Agrárias que buscam compreender melhor as plantas cultivadas e os fatores envolvidos na construção da produtividade. *Boa leitura!*

Alasse Oliveira da Silva
Organizador

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1.....10

SOJA: ECOFISIOLOGIA, CRESCIMENTO, DESENVOLVIMENTO E MANEJO DA CULTURA

Wendel Vanderley Torres dos Santos; Daiane Antonello Taetti; Gustavo Ferreira da Silva; Eduardo de Castro Mattos; Mário Jorge Amoras Alves Filho; Rogério Zanarde Barbosa; Guilherme Falvo Monteiro de Melo; Juliana Joice Pereira Lima; Dimas Luiz da Silva Cappovilla; Najela Kawanne de Matos Dutra; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 2.....24

INOCULAÇÃO, COINOCULAÇÃO E NUTRIÇÃO DA FIXAÇÃO BIOLÓGICA DO NITROGÊNIO NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DA SOJA

Najela Kawanne de Matos Dutra; Joab Freitas de Oliveira; Thamires Coba; Bianca Cristina Vergolino Bastos; Dimas Luiz da Silva Cappovilla; Marcos Fernandes dos Santos Farias; Maria Clara Machado Toledo; Welica Zaiana Bastos Rocha; Marcia Letícia Monteiro Gomes; Thaís Alves de Carvalho; Beatriz Maria Alves Ferreira

CAPÍTULO 3.....33

MILHO: BASES ECOFISIOLÓGICAS DA FORMAÇÃO DA PRODUTIVIDADE E ESTRATÉGIAS DE MANEJO

Bianca Cristina Vergolino Bastos; Rogério Zanarde Barbosa; Marcos Fernandes dos Santos Farias; Wendel Vanderley Torres dos Santos; Ingrid Melissa do Amaral Araújo; Gustavo Ferreira da Silva; Françoa Costa de Souza; Daniel Brito Caldas; Lusiane de Sousa Ferreira; Marcia Letícia Monteiro Gomes; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 4.....49

TEMPERATURA, RADIAÇÃO SOLAR E BIOINSUMOS NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DO MILHO

Jéssica de Lucena Marinho Costalonga; Guilherme Falvo Monteiro de Melo; Juliana Joice Pereira Lima; Marlene Evangelista Vieira; Cristina Batista de Lima; Joab Freitas de Oliveira; Diana Gissell Barreto Ramos; Mariana Trevisan Florencio; Dioclea Almeida Seabra Silva; Júlio César Altizani Júnior

CAPÍTULO 5.....57

CANA-DE-AÇÚCAR: BASES ECOFISIOLÓGICAS DO CRESCIMENTO, ACÚMULO DE SACAROSE E MANEJO DA CULTURA

Allan Mayron Rodrigues Costa; Marlene Evangelista Vieira; Bianca Cristina Vergolino Bastos; Gustavo Ferreira da Silva; Jamile do Nascimento Santos; Iracema Alves Manoel Degaspari; Eduardo de Castro Mattos; Antonio Carlos Inforçato Rodrigues; Dioclea Almeida Seabra Silva; Alane Oliveira da Silva

CAPÍTULO 6.....73
CAFÉ: ECOFISIOLOGIA DO CRESCIMENTO, FLORESCIMENTO, FRUTIFICAÇÃO E ESTRATÉGIAS DE MANEJO
Bianca Cristina Vergolino Bastos; Ingrid Melissa do Amaral Araújo; Juliana Joice Pereira Lima; Wendel Vanderley Torres dos Santos; Marlene Evangelista Vieira; Luis Fillipe Ferreira da Silva; Edinalva da Silva Gomes; Williane Ribeiro de Oliveira; Amanda Bernuci; Gessica Kaylane Pereira Carlos; Rebeca Vitória Costa de Oliveira; Elena Luiza Lima Silva

CAPÍTULO 7.....89
INTERAÇÕES MICROBIOLÓGICAS E NUTRIÇÃO MINERAL NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DO CAFEEIRO
Bianca Cristina Vergolino Bastos; Alane Oliveira da Silva; Marlene Evangelista Vieira; Welica Zaiana Bastos Rocha; Marcos Fernandes dos Santos Farias; Gustavo Ferreira da Silva; Nayara Patricia de Jesus Reis; Thamires Coba; Mariana Trevisan Florencio; Paula Oliveira Marques

CAPÍTULO 8.....95
ALGODÃO: ECOFISIOLOGIA DO CRESCIMENTO, FORMAÇÃO DA FIBRA E MANEJO DA PRODUTIVIDADE
Bianca Cristina Vergolino Bastos; Marlene Evangelista Vieira; Gustavo Ferreira da Silva; Iracema Alves Manoel Degaspari; Gabriela Alcantara; Edinalva da Silva Gomes; Juliana Joice Pereira Lima; Alane Oliveira da Silva; Jorge Augusto Viana de Araujo; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 9.....104
ARROZ IRRIGADO E DE SEQUEIRO: BASES ECOFISIOLÓGICAS DA PRODUTIVIDADE E MANEJO DA CULTURA
Alane Oliveira da Silva; Gustavo Ferreira da Silva; Marlene Evangelista Vieira; Juliana Joice Pereira Lima; Allan Mayron Rodrigues Costa; Marcos Fernandes dos Santos Farias; Ingrid Melissa do Amaral Araújo; Iracema Alves Manoel Degaspari; Bianca Cristina Vergolino Bastos; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 10.....111
FEIJÃO: BASES ECOFISIOLÓGICAS DA PRODUTIVIDADE E MANEJO DA CULTURA
Bianca Cristina Vergolino Bastos; Gustavo Ferreira da Silva; Juliana Joice Pereira Lima; Marlene Evangelista Vieira; Marcos Fernandes dos Santos Farias; Iracema Alves Manoel Degaspari; Júlio César Altizani Júnior; Maik Jorge Viana Costa; Francisco Fernando Monteiro dos Passos; Júlia Ribeiro Barbosa Soares; Cristina Batista de Lima; Alane Oliveira da Silva; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 11.....119
LARANJA: ECOFISIOLOGIA DA PRODUÇÃO, QUALIDADE DOS FRUTOS E MANEJO DA CULTURA
Jamile do Nascimento Santos; Gabrielle Siqueira de Souza; Lucas Gainon; Antonio Maricélio Borges de Souza; Júlio César Altizani Júnior; Amanda Bernuci; Alane Oliveira da Silva; Felipe Valadares Ribeiro Avelar; Cristina Batista de Lima; Paula Oliveira Marques; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 12.....127
TEMPERATURA, RADIAÇÃO SOLAR E BIOINSUMOS NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DA LARANJEIRA
Marlene Evangelista Vieira; Gustavo Ferreira da Silva; Gabriela Alcantara; Derik Murilo da Silva; Ingrid Melissa do Amaral Araújo; Marcos Fernandes dos Santos Farias; Harleson Sidney Almeida Monteiro; Sinara de Nazaré Santana Brito; David Lucas de Oliveira Silva; Meirevalda do Socorro Ferreira Redig; Natanael Lucena Ferreira; Bianca Cristina Vergolino Bastos

CAPÍTULO 13.....137
MANDIOCA: ECOFISIOLOGIA DA FORMAÇÃO DAS RAÍZES DE RESERVA E MANEJO DA PRODUTIVIDADE
Marlene Evangelista Vieira; Gustavo Ferreira da Silva; Juliana Joice Pereira Lima; Manoele Keidman Serrão de Oliveira; Françoa Costa de Souza; Elivelton Martins Pinto; Meirevalda do Socorro Ferreira Redig; Nayara Patricia de Jesus Reis; Alane Oliveira da Silva; Dioclea Almeida Seabra Silva; Marcos Fernandes dos Santos Farias

CAPÍTULO 14.....145
TRIGO: ECOFISIOLOGIA DA FORMAÇÃO DA PRODUTIVIDADE E QUALIDADE DOS GRÃOS
Júlio César Altizani Júnior; Bianca Cristina Vergolino Bastos; Marlene Evangelista Vieira; Gustavo Ferreira da Silva; Iracema Alves Manoel Degaspari; Karen Nascimento Campos; Jéssica de Lucena Marinho Costalonga; Felipe Valadares Ribeiro Avelar; Cristina Batista de Lima; Dioclea Almeida Seabra Silva

CAPÍTULO 1

SOJA: ECOFISIOLOGIA, CRESCIMENTO, DESENVOLVIMENTO E MANEJO DA CULTURA

Wendel Vanderley Torres dos Santos
Daiane Antonello Taetti
Gustavo Ferreira da Silva
Eduardo de Castro Mattos
Mário Jorge Amoras Alves Filho
Rogério Zanarde Barbosa
Guilherme Falvo Monteiro de Melo
Juliana Joice Pereira Lima
Dimas Luiz da Silva Cappovilla
Najela Kawanne de Matos Dutra
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: A soja (*Glycine max* (L.) Merr.) apresenta elevada plasticidade fenotípica, porém seu crescimento, desenvolvimento e produtividade resultam de interações complexas entre genótipo, fotoperíodo, temperatura, disponibilidade hídrica, radiação solar, nutrição mineral, fixação biológica de nitrogênio e práticas de manejo. A compreensão dessas relações constitui a base ecofisiológica para definição de época de semeadura, escolha de grupo de maturidade, população de plantas, arquitetura do dossel e estratégias destinadas à redução dos efeitos de estresses abióticos. O desenvolvimento fenológico da soja é particularmente regulado pela interação entre fotoperíodo e temperatura, enquanto a produção de biomassa depende da quantidade de radiação interceptada pelo dossel e da eficiência de conversão dessa energia em matéria seca. Durante o período reprodutivo, a definição do número de vagens e sementes e o posterior enchimento dos grãos dependem da integração entre atividade fotossintética, disponibilidade de fotoassimilados, capacidade dos drenos e condições ambientais. Paralelamente, a elevada demanda de nitrogênio da cultura é atendida predominantemente pela fixação biológica de nitrogênio, processo estreitamente relacionado ao suprimento de carbono proveniente da fotossíntese e altamente sensível ao déficit hídrico. Esta revisão discute os principais mecanismos ecofisiológicos relacionados à produção de soja e suas implicações para o manejo da cultura, enfatizando fenologia, fotoperíodo, temperatura, interceptação de radiação, fotossíntese, relações fonte-dreno, disponibilidade hídrica, fixação biológica de nitrogênio, formação dos componentes de rendimento e estratégias agronômicas destinadas à expressão do potencial produtivo.

Palavras-chave: *Glycine max*; fotoperíodo; fotossíntese; déficit hídrico; fixação biológica de nitrogênio; produtividade.

INTRODUÇÃO

A produtividade da soja resulta da integração entre processos fisiológicos que ocorrem em diferentes escalas, desde a percepção de sinais ambientais e regulação do florescimento até a interceptação da radiação pelo dossel, assimilação de carbono, aquisição de água e nutrientes e distribuição de fotoassimilados entre órgãos vegetativos, nódulos e estruturas reprodutivas. Essa integração explica por que o potencial produtivo não constitui característica determinada exclusivamente pelo genótipo, mas expressão fenotípica condicionada pela interação entre genética, ambiente e manejo ao longo do ciclo da cultura (Fang et al., 2024). Consequentemente, alterações relativamente pequenas na época de semeadura ou na adaptação do grupo de maturidade ao ambiente podem modificar substancialmente a quantidade de recursos ambientais disponíveis durante períodos críticos da cultura (Sobko et al., 2023; Fang et al., 2024).

Do ponto de vista ecofisiológico, a produtividade pode ser compreendida pela capacidade da cultura de estabelecer rapidamente área foliar, interceptar radiação fotossinteticamente ativa, converter essa energia em biomassa e posteriormente direcionar carbono e nitrogênio para estruturas reprodutivas. Entretanto, elevada área foliar ou elevada taxa fotossintética isoladamente não asseguram maior produtividade. A arquitetura do dossel, a distribuição vertical da radiação e a capacidade de formação e manutenção de drenos reprodutivos também condicionam a conversão do crescimento vegetativo em rendimento de sementes (Hou et al., 2022; Tagliapietra et al., 2023).

A relação entre carbono e nitrogênio assume importância particular na soja. A cultura apresenta elevada concentração proteica nas sementes e, consequentemente, grande demanda por N. Parte expressiva dessa necessidade pode ser atendida pela fixação biológica de nitrogênio (FBN), estabelecendo uma relação fisiológica direta entre fotossíntese e nutrição nitrogenada: os nódulos fornecem N reduzido à planta, enquanto dependem do carbono assimilado pelas folhas para sustentar energeticamente a redução do N_2 atmosférico (Ciampitti et al., 2021; Hungria; Nogueira, 2022). A intensidade da resposta depende do genótipo, estádio fenológico, duração do estresse e capacidade de recuperação

após restabelecimento da disponibilidade hídrica (Tavares et al., 2022; Lumactud et al., 2023; Xu et al., 2023).

Dessa forma, este capítulo discute a ecofisiologia da soja com ênfase na aplicação desses conhecimentos ao manejo da cultura. São abordados crescimento e desenvolvimento, fenologia, fotoperíodo e temperatura, formação e funcionamento do dossel, fotossíntese e eficiência de uso da radiação, relações fonte-dreno, relações hídricas, FBN, formação dos componentes de rendimento e práticas de manejo capazes de modificar a expressão desses processos fisiológicos.

DESENVOLVIMENTO

Crescimento, desenvolvimento e fenologia da soja

O desenvolvimento da soja é caracterizado por sucessivas mudanças morfológicas e fisiológicas que determinam a capacidade da planta de explorar recursos ambientais e formar estruturas reprodutivas. Durante a fase vegetativa ocorre expansão progressiva do sistema radicular e da área foliar, emissão de nós e ramificações e estabelecimento da capacidade fotossintética do dossel. A transição para o período reprodutivo modifica progressivamente a prioridade de alocação de assimilados, inicialmente direcionados ao crescimento vegetativo e posteriormente compartilhados com flores, vagens e sementes (Fang et al., 2024).

O florescimento representa uma das transições mais importantes do ciclo da soja e é fortemente regulado por mecanismos de percepção fotoperiódica. A soja é tradicionalmente classificada como espécie de dias curtos, embora a sensibilidade ao comprimento do dia varie entre genótipos. Essa diversidade genética permitiu a expansão da cultura para diferentes latitudes, pois cultivares adaptadas apresentam combinações específicas de genes relacionados ao florescimento e à maturidade que modificam sua resposta ao ambiente luminoso (Sobko et al., 2023; Fang et al., 2024).

A temperatura interage com o fotoperíodo na determinação da velocidade de desenvolvimento. Temperaturas dentro de faixas adequadas aceleram processos metabólicos e o acúmulo térmico, enquanto temperaturas extremas podem comprometer crescimento, fertilidade e retenção de estruturas reprodutivas. No et al. (2021) demonstraram que temperaturas elevadas podem alterar a expressão

de genes pertencentes à via fotoperiódica e antecipar o florescimento da soja, evidenciando que temperatura e fotoperíodo não atuam como controles completamente independentes.

Figura 1. Estádios fenológicos da cultura da soja.

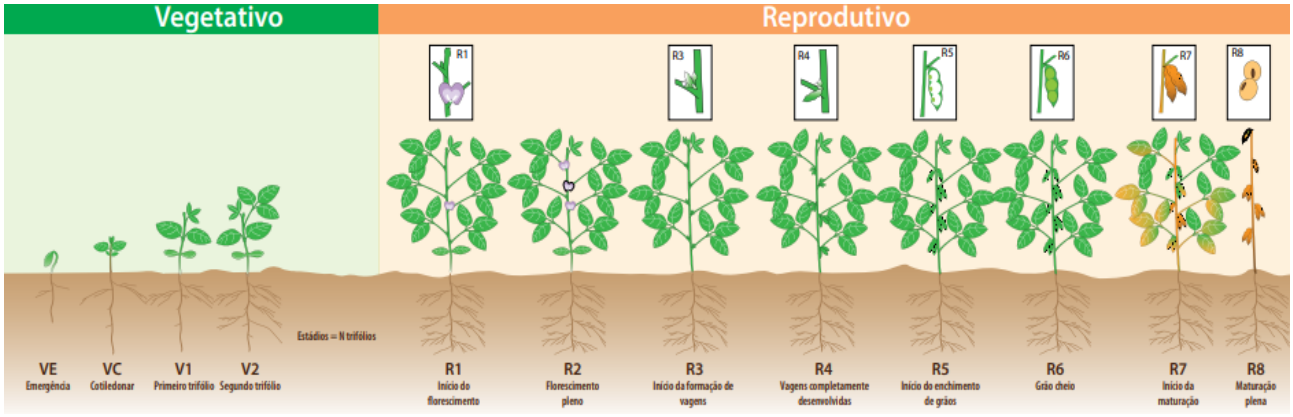


Tabela 1. Estádios vegetativos e reprodutivos da soja[1].

Estádios vegetativos	Estádios reprodutivos
VE - Emergência	R_1 - Início do florescimento
VC - Cotilédone	R_2 - Pleno florescimento
V_1 - Primeiro nó	R_3 - Início da formação das vagens
V_2 - Segundo nó	R_4 - Plena formação das vagens
V_3 - Terceiro nó	R_5 - Início do enchimento das sementes
•	R_6 - Pleno enchimento das vagens
•	R_7 - Início da maturação
V(n) - enésimo nó	R_8 - Maturação plena

[1] Este sistema identifica exatamente os estádios da planta de soja. Porém, nem todas as plantas em um dado campo estarão no mesmo estádio ao mesmo tempo. Quando se divide em estádios um campo de soja, cada estádio específico V ou R é definido somente quando 50% ou mais das plantas no campo estão nele ou entre aquele estádio.

Fonte: IPNI (2021).

Essa interação possui implicação direta para o manejo da época de semeadura. Alterar a data de implantação significa modificar simultaneamente as condições de fotoperíodo, temperatura, radiação e disponibilidade hídrica às quais cada fase fenológica será submetida. Portanto, época de semeadura e grupo de maturidade precisam ser analisados conjuntamente, pois a combinação inadequada pode reduzir duração do crescimento vegetativo, formação de nós e desenvolvimento do dossel antes do florescimento (Sampaio et al., 2021).

Fotoperíodo, temperatura e adaptação ambiental

A adaptação geográfica da soja está diretamente relacionada à resposta fotoperiódica. A duração do dia funciona como sinal ambiental que sincroniza o desenvolvimento reprodutivo com condições sazonais potencialmente favoráveis. Genótipos excessivamente sensíveis podem florescer precocemente quando cultivados em ambientes de menor latitude, reduzindo crescimento vegetativo e formação de nós, enquanto materiais pouco adaptados podem prolongar excessivamente o ciclo em determinadas condições de latitude (Sobko et al., 2023; Fang et al., 2024).

A introdução de características genéticas associadas ao período juvenil longo foi fundamental para expansão da soja em regiões tropicais. Do ponto de vista ecofisiológico, o prolongamento da fase juvenil reduz a indução excessivamente precoce do florescimento em condições de dias relativamente curtos, permitindo maior crescimento vegetativo, formação de área foliar e estabelecimento de número adequado de nós antes do período reprodutivo. Assim, a adaptação tropical depende da compatibilidade entre resposta fotoperiódica do genótipo e ambiente de produção (Fang et al., 2024). A temperatura influencia germinação, emergência, expansão foliar, desenvolvimento radicular, florescimento, estabelecimento das estruturas reprodutivas e enchimento das sementes. Entretanto, seus efeitos precisam ser interpretados em interação com disponibilidade hídrica e radiação. Temperaturas elevadas aumentam a demanda evaporativa da atmosfera e podem intensificar o déficit hídrico, enquanto temperaturas excessivamente baixas reduzem velocidade das reações metabólicas e desenvolvimento da cultura (Sobko et al., 2023).

A ocorrência simultânea de temperaturas elevadas e deficiência hídrica representa condição particularmente prejudicial. Sob altas temperaturas, a manutenção da transpiração contribui para o resfriamento foliar, enquanto o déficit hídrico induz fechamento estomático para conservação de água. Esse conflito fisiológico pode elevar a temperatura do dossel, reduzir a entrada de CO_2 e intensificar danos ao aparato fotossintético, evidenciando que respostas a estresses combinados não correspondem simplesmente à soma das respostas observadas quando cada fator ocorre isoladamente (Sánchez et al., 2026).

Arquitetura do dossel e interceptação da radiação solar

O estabelecimento do dossel determina a quantidade de radiação solar interceptada pela cultura. A radiação fotossinteticamente ativa absorvida constitui a principal fonte energética para produção de biomassa e, portanto, a dinâmica do índice de área foliar ao longo do ciclo influencia diretamente o crescimento. Dosséis que atingem cobertura adequada rapidamente reduzem a quantidade de radiação que alcança o solo e aumentam a fração utilizada pelo aparato fotossintético (Hou et al., 2022; Tagliapietra et al., 2023).

Entretanto, a maximização da área foliar não deve ser interpretada como objetivo isolado. Dosséis excessivamente densos aumentam o sombreamento das folhas inferiores, modificam a relação entre radiação vermelha e vermelho-distante e alteram sinais fotomorfogênicos associados à arquitetura da planta. Tagliapietra et al. (2023) verificaram que modificações da área foliar durante o estabelecimento de vagens alteraram o ambiente luminoso dentro do dossel e modificaram o número de nós de ramificações, vagens e a produtividade, indicando que a distribuição da luz possui função regulatória além de sua contribuição energética à fotossíntese.

Esses resultados questionam uma interpretação exclusivamente baseada na maximização da fonte de assimilados. A redução controlada da área foliar estudada por Tagliapietra et al. (2023) diminuiu a taxa de crescimento da cultura, mas simultaneamente aumentou o número de vagens e o rendimento. Esse comportamento sustenta a hipótese de que, em determinados ambientes de alto potencial, a soja pode apresentar limitação pela capacidade dos drenos reprodutivos e não exclusivamente pela disponibilidade de assimilados. A eficiência de uso da radiação (EUR) representa a quantidade de biomassa acumulada por unidade de radiação absorvida e constitui parâmetro importante para compreender diferenças de crescimento entre ambientes e genótipos. Tagliapietra et al. (2023) e estudos recentes sobre cultivos de alto rendimento demonstram que a eficiência fotossintética do dossel não depende apenas da quantidade de N foliar, mas também de sua distribuição, idade das folhas, arquitetura do dossel e fase ontogenética da cultura.

Fotossíntese, produção de biomassa e eficiência fisiológica

A fotossíntese constitui a principal via de incorporação de carbono à biomassa vegetal e sustenta tanto o crescimento da soja quanto a formação de sementes e o fornecimento energético aos nódulos. A capacidade fotossintética é determinada pela área foliar funcional, concentração e distribuição de N, atividade bioquímica, condutância estomática, disponibilidade de CO_2 e condições ambientais de radiação, temperatura e água (Hou et al., 2022). Hou et al. (2022) destacaram que o aumento da eficiência fotossintética da soja precisa ser interpretado conjuntamente com o transporte e a distribuição dos fotoassimilados. Incrementar a assimilação de carbono possui efeito limitado quando não ocorre expansão correspondente da capacidade dos drenos. Dessa forma, estratégias de aumento da produtividade devem considerar simultaneamente produção, transporte e utilização dos carboidratos. A relação entre N foliar e eficiência de uso da radiação também apresenta dinâmica ontogenética. Tagliapietra et al. (2023) demonstraram que alterações na eficiência de uso da radiação ao longo do ciclo não podem ser explicadas simplesmente pela concentração específica de N nas folhas. Isso indica que a produtividade fisiológica do dossel depende de características adicionais, incluindo distribuição vertical do N, idade foliar, ambiente luminoso e mudanças na demanda por assimilados durante a transição reprodutiva.

O aumento da concentração atmosférica de CO_2 pode elevar a taxa de assimilação de carbono em espécies C3 como a soja, mas a resposta produtiva não é uniforme entre genótipos. Estudos recentes mostram que diferenças na acumulação e remobilização de carboidratos não estruturais durante o enchimento das sementes ajudam a explicar a variabilidade da resposta do rendimento ao CO_2 elevado. Portanto, novamente, o benefício de uma maior fonte fotossintética depende da capacidade de utilização e redistribuição do carbono produzido (Wang et al., 2024).

Relações fonte-dreno e formação da produtividade

A produtividade de sementes resulta da interação entre a capacidade da fonte de produzir assimilados e a capacidade dos drenos de estabelecer estruturas reprodutivas, importar carbono e acumular matéria seca. Folhas maduras consti-

tuem as principais fontes, enquanto flores, vagens, sementes, tecidos em crescimento e nódulos atuam como drenos com intensidade variável ao longo do ciclo (Hou et al., 2022). Durante o florescimento e estabelecimento das vagens, ocorre elevada competição entre estruturas reprodutivas. A soja produz número de flores superior ao número final de vagens, e parte expressiva dessas estruturas pode ser abortada. A disponibilidade de assimilados influencia esse processo, mas alterações no ambiente luminoso do dossel também afetam sinais morfogênicos e estabelecimento dos drenos, demonstrando que a definição do número de vagens é fisiologicamente mais complexa do que uma simples relação entre fotossíntese total e disponibilidade de carbono (Tagliapietra et al., 2023).

Após o estabelecimento das sementes, a capacidade individual dos drenos e a duração do período de enchimento tornam-se componentes centrais da produtividade. Os carboidratos utilizados podem ser provenientes da fotossíntese contemporânea ou de reservas acumuladas anteriormente e posteriormente remobilizadas. A manutenção de folhas fisiologicamente ativas durante esse período favorece o fornecimento de carbono, enquanto senescência antecipada, seca ou estresse térmico podem reduzir a duração efetiva do enchimento (Hou et al., 2022; Wang et al., 2024). Du et al. (2024) demonstraram que o déficit hídrico pode comprometer simultaneamente a função de fonte das folhas associadas às vagens e a função transitória do pericarpo no transporte de assimilados para as sementes. A redução da massa das sementes sob seca, portanto, não decorre exclusivamente da diminuição da fotossíntese, mas também de alterações no transporte e na utilização do carbono dentro do sistema fonte-dreno.

Relações hídricas e resposta ao déficit hídrico

A água interfere praticamente em todos os processos fisiológicos envolvidos na produtividade da soja. Além de constituir substrato metabólico, a disponibilidade hídrica determina potencial hídrico dos tecidos, expansão celular, abertura estomática, transporte de nutrientes, resfriamento por transpiração, crescimento radicular, fotossíntese e atividade dos nódulos. Por isso, déficits em diferentes fases do ciclo podem produzir respostas fisiológicas e produtivas distintas (Tavares et al., 2022; Xu et al., 2023). Uma das primeiras respostas ao declínio

da disponibilidade de água é a redução da condutância estomática. O fechamento dos estômatos reduz transpiração e retarda a perda de água, porém simultaneamente restringe a difusão de CO_2 para os tecidos fotossintéticos. Com a intensificação do estresse, limitações não estomáticas também podem ocorrer, afetando atividade bioquímica, transporte de elétrons e integridade das membranas, com redução progressiva da assimilação líquida de carbono (Tavares et al., 2022; Xu et al., 2023).

A resposta ao déficit hídrico apresenta forte componente genotípico. Em condições de Cerrado brasileiro, Tavares et al. (2022) observaram diferenças entre cultivares quanto às trocas gasosas, eficiência de uso da água, índices espectrais, produtividade e composição dos grãos. Essa variabilidade demonstra a possibilidade de selecionar genótipos com maior estabilidade fisiológica sob restrição hídrica e reforça a necessidade de compatibilizar cultivar e ambiente de produção. O momento de ocorrência do déficit é tão importante quanto sua intensidade. Estresses durante florescimento, estabelecimento das vagens e enchimento das sementes podem reduzir número e massa dos grãos. Durante o período vegetativo, a cultura pode apresentar alguma capacidade de compensação após restabelecimento da disponibilidade de água, enquanto déficits reprodutivos podem produzir efeitos menos reversíveis porque interferem diretamente na definição ou no crescimento dos órgãos que constituem o rendimento econômico (Sobko et al., 2023).

Fixação biológica de nitrogênio e integração carbono-nitrogênio

A elevada concentração de proteína nas sementes faz da soja uma cultura com grande exigência de N. A FBN constitui mecanismo central para suprir essa demanda e depende da associação simbiótica entre a planta e bactérias fixadoras de N, particularmente estirpes de *Bradyrhizobium*. O N_2 atmosférico é reduzido pela nitrogenase nos nódulos, produzindo formas nitrogenadas posteriormente incorporadas ao metabolismo vegetal (Ciampitti et al., 2021; Hungria; Nogueira, 2022). A FBN deve ser interpretada como componente integrado do metabolismo da planta. A redução do N_2 possui elevado custo energético e depende do fornecimento de fotoassimilados aos nódulos. Dessa forma, o sistema estabelece

interdependência entre metabolismo do carbono e do nitrogênio: a fotossíntese sustenta energeticamente os nódulos, enquanto o N fixado participa da síntese de proteínas, enzimas, clorofila e componentes necessários à própria manutenção da capacidade fotossintética (Ciampitti et al., 2021).

A contribuição relativa da FBN para o N acumulado pela cultura não é constante durante todo o ciclo. Ciampitti et al. (2021) demonstraram que a dinâmica da fixação varia temporalmente e responde às condições ambientais e à disponibilidade de N proveniente do solo. Portanto, compreender apenas a quantidade de total de N fixado ao final do ciclo pode ocultar períodos nos quais a oferta de N não acompanha adequadamente a velocidade de crescimento e formação dos drenos. O déficit hídrico representa um dos principais fatores ambientais limitantes da FBN. Lumactud et al. (2023) verificaram que a restrição hídrica precoce reduziu número e massa de nódulos, biomassa da parte aérea e quantidade total de N fixado. Hungria e Nogueira (2022) destacam que estratégias de tolerância precisam integrar genótipos vegetais, estirpes microbianas, nutrição e manejo do solo, pois a estabilidade da simbiose resulta da interação entre hospedeiro, bactéria e ambiente.

A sensibilidade da FBN à seca cria um mecanismo de retroalimentação capaz de ampliar as perdas produtivas. A restrição hídrica reduz fotossíntese e fornecimento de carbono aos nódulos; simultaneamente, a redução da atividade simbiótica limita o fornecimento de N necessário à manutenção do aparato fotossintético e à formação das sementes. Assim, estresses prolongados podem comprometer conjuntamente os metabolismos de C e N (Hungria; Nogueira, 2022; Lumactud et al., 2023).

Formação dos componentes de rendimento

A produtividade da soja pode ser decomposta em número de plantas por área, número de estruturas reprodutivas por planta, número de sementes por vagem e massa individual das sementes. Entretanto, esses componentes não são independentes. A elevada plasticidade fenotípica permite compensações entre população, ramificação, número de nós, vagens e sementes, fazendo com que alterações em um componente possam ser parcialmente compensadas por outro

(Sampaio et al., 2021). O número de vagens e sementes apresenta forte relação com o ambiente fisiológico estabelecido durante o período reprodutivo inicial. Radiação, água, temperatura, disponibilidade de assimilados e arquitetura do dossel influenciam florescimento, retenção das flores e estabelecimento das vagens. Os resultados de Tagliapietra et al. (2023) reforçam que o número de vagens também responde à qualidade do ambiente luminoso no interior do dossel, demonstrando participação de mecanismos fotomorfogênicos na definição dos componentes do rendimento.

A massa final das sementes depende da taxa e duração do enchimento. A manutenção da assimilação de carbono e da atividade foliar durante essa fase é importante, mas reservas formadas anteriormente também podem ser remobilizadas. Wang et al. (2024) observaram que diferenças genotípicas na dinâmica de carboidratos não estruturais antes e durante o enchimento ajudam a explicar respostas distintas da produtividade, destacando a importância fisiológica da integração temporal entre assimilação e remobilização.

Manejo ecofisiológico da cultura

O manejo da soja pode ser compreendido como a utilização de práticas agronômicas destinadas a posicionar os períodos fisiologicamente mais sensíveis da cultura em condições ambientais favoráveis. Sob essa perspectiva, época de semeadura, cultivar, grupo de maturidade, população de plantas, espaçamento, fertilidade, inoculação e manejo hídrico não são decisões independentes, mas componentes de uma estratégia para otimizar captura e utilização dos recursos ambientais (Sampaio et al., 2021; Fang et al., 2024).

A escolha da época de semeadura é uma das decisões de maior impacto ecofisiológico porque modifica o ambiente experimentado pela cultura durante praticamente todas as fases subsequentes. A semeadura determina a combinação de fotoperíodo e temperatura durante o crescimento vegetativo e o florescimento, bem como a disponibilidade provável de água e radiação durante estabelecimento das vagens e enchimento das sementes. Modelagens realizadas por Sampaio et al. (2021) demonstram que grupos de maturidade e datas de semeadura apresentam respostas específicas em ambientes de baixa latitude. A população de plantas

deve ser definida considerando arquitetura do cultivar e capacidade de compensação. Populações maiores promovem fechamento mais rápido do dossel, porém aumentam competição intraespecífica e podem intensificar sombreamento das folhas inferiores. Populações menores ampliam a disponibilidade de recursos por indivíduo e podem estimular ramificação, mas fechamento tardio das entrelinhas pode reduzir interceptação de radiação no início do ciclo. Assim, a população ótima corresponde a um equilíbrio entre interceptação eficiente, arquitetura adequada e manutenção da capacidade reprodutiva do dossel (Sampaio et al., 2021; Tagliapietra et al., 2023).

A inoculação deve ser considerada parte do manejo ecofisiológico porque a disponibilidade de N modifica área foliar, conteúdo de clorofila, atividade fotossintética e formação de proteínas nas sementes. O estabelecimento precoce e eficiente da simbiose permite que a FBN acompanhe o aumento da demanda nitrogenada, enquanto condições desfavoráveis à nodulação podem produzir limitações fisiológicas que se tornam mais expressivas durante o crescimento reprodutivo (Ciampitti et al., 2021; Hungria; Nogueira, 2022).

O manejo da água deve priorizar a manutenção da funcionalidade fisiológica nos períodos de maior sensibilidade. Quando irrigação é disponível, seu planejamento deve considerar demanda atmosférica, estádio fenológico e disponibilidade de água no solo, e não apenas intervalos fixos de aplicação. Em sistemas de sequeiro, conservação de água no perfil, melhoria do sistema radicular, cobertura do solo, correção de limitações químicas e escolha adequada da época de semeadura constituem mecanismos indiretos para aumentar a resiliência da cultura ao déficit hídrico (Tavares et al., 2022; Xu et al., 2023). A integração dessas práticas demonstra que produtividade elevada não decorre da maximização isolada de um processo. Aumentar área foliar, fotossíntese, disponibilidade de N ou população de plantas pode não resultar em incremento de rendimento quando outro componente se torna limitante. O manejo ecofisiológico deve buscar equilíbrio entre capacidade da fonte, estabelecimento dos drenos, disponibilidade de recursos e duração das fases críticas, respeitando a plasticidade e as características específicas do genótipo utilizado (Hou et al., 2022; Tagliapietra et al., 2023; Fang et al., 2024).

CONCLUSÕES

A produtividade da soja é resultado da integração entre desenvolvimento fenológico, captura de radiação, fotossíntese, disponibilidade hídrica, aquisição de nitrogênio, formação dos drenos e distribuição dos fotoassimilados. Esses processos são regulados pelo genótipo e continuamente modificados pelo ambiente e pelo manejo, razão pela qual a ecofisiologia constitui base para interpretar a resposta produtiva da cultura (Hou et al., 2022; Fang et al., 2024).

Fotoperíodo e temperatura regulam a duração das fases de desenvolvimento e condicionam a adaptação dos grupos de maturidade às diferentes regiões e épocas de semeadura. A escolha inadequada dessa combinação pode limitar crescimento vegetativo, formação de nós, estabelecimento do dossel e posicionamento das fases reprodutivas em relação à disponibilidade de água e radiação (Sampaio et al., 2021; Sobko et al., 2023).

REFERÊNCIAS

Ciampitti, I. A.; Reis, A. F. B.; Córdova, S. C.; Castellano, M. J.; Archontoulis, S. V.; Correndo, A. A.; Almeida, L. F. A.; Rosso, L. H. M. Revisiting biological nitrogen fixation dynamics in soybeans. *Frontiers in Plant Science*, v. 12, 727021, 2021. DOI: 10.3389/fpls.2021.727021.

Du, X.; Zhang, X.; Chen, X.; Jin, W.; Huang, Z.; Kong, L. Drought stress reduces the photosynthetic source of subtending leaves and the transit sink function of podshells, leading to reduced seed weight in soybean plants. *Frontiers in Plant Science*, v. 15, 1337544, 2024. DOI: 10.3389/fpls.2024.1337544.

Fang, C.; Du, H.; Wang, L.; Liu, B.; Kong, F. Mechanisms underlying key agronomic traits and implications for molecular breeding in soybean. *Journal of Genetics and Genomics*, v. 51, n. 4, p. 379-393, 2024. DOI: 10.1016/j.jgg.2023.09.004.

Hou, W. et al. Insights into soybean with high photosynthetic efficiency. *Advances in Botanical Research*, v. 102, p. 121-151, 2022. DOI: 10.1016/bs.abr.2022.02.019.

Hungria, M.; Nogueira, M. A. Strategies to deal with drought-stress in biological nitrogen fixation in soybean. *Applied Soil Ecology*, v. 172, 104352, 2022. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.104352.

Lumactud, R. A.; Dollete, D.; Liyanage, D. K.; Szczyglowski, K.; Hill, B.; Thilakarathna, M. S. The effect of drought stress on nodulation, plant growth, and nitrogen fixation in soybean during early plant growth. *Journal of Agronomy and Crop Science*, v. 209, p. 345-354, 2023. DOI: 10.1111/jac.12627.

No, D. H. et al. High-temperature conditions promote soybean flowering through the transcriptional reprograming of flowering genes in the photoperiod pathway. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 22, n. 3, 1314, 2021. DOI: 10.3390/ijms22031314.

Sampaio, L. S.; Battisti, R.; Lana, M. A.; Boote, K. J. Assessment of sowing dates and plant densities using CSM-CROPGRO-Soybean for soybean maturity groups in low latitude. *The Journal of Agricultural Science*, 2021.

Sobko, O. et al. Responses of soybean to selected abiotic stresses—photoperiod, temperature and water. *Agriculture*, v. 13, n. 1, 146, 2023. DOI: 10.3390/agriculture13010146.

Tagliapietra, E. L. et al. Leaf area reduction during the pod set period changes the photomorphogenic light balance and increases the pod number and yield in soybean canopies. *Field Crops Research*, v. 303, 109148, 2023. DOI: 10.1016/j.fcr.2023.109148.

Tavares, C. J.; Ribeiro Junior, W. Q.; Ramos, M. L. G.; Pereira, L. F.; Casari, R. A. C. N.; Pereira, A. F.; Sousa, C. A. F.; Silva, A. R.; Silva Neto, S. P.; Mertz-Henning, L. M. Water stress alters morphophysiological, grain quality and vegetation indices of soybean cultivars. *Plants*, v. 11, n. 4, 559, 2022. DOI: 10.3390/plants11040559.

Wang, et al. Variability in soybean yield responses to elevated atmospheric CO_2: insights from non-structural carbohydrate remobilisation during seed filling. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 213, 108802, 2024. DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108802.

Xu, Y.; Song, D.; Qi, X.; Asad, M.; Wang, S.; Tong, X.; Jiang, Y.; Wang, S. Physiological responses and transcriptome analysis of soybean under gradual water deficit. *Frontiers in Plant Science*, v. 14, 1269884, 2023. DOI: 10.3389/fpls.2023.1269884.

CAPÍTULO 2

INOCULAÇÃO, COINOCULAÇÃO E NUTRIÇÃO DA FIXAÇÃO BIOLÓGICA DO NITROGÊNIO NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DA SOJA

Najela Kawanne de Matos Dutra
Joab Freitas de Oliveira
Thamires Coba
Bianca Cristina Vergolino Bastos
Dimas Luiz da Silva Cappovilla
Marcos Fernandes dos Santos Farias
Maria Clara Machado Toledo
Welica Zaiana Bastos Rocha
Marcia Letícia Monteiro Gomes
Thaís Alves de Carvalho
Beatriz Maria Alves Ferreira

Resumo: A soja (*Glycine max* (L.) Merr.) apresenta elevada demanda de nitrogênio (N), principalmente devido ao alto teor proteico dos grãos. No Brasil, grande parte dessa necessidade é atendida pela fixação biológica do nitrogênio (FBN), estabelecida pela simbiose entre a planta e bactérias do gênero *Bradyrhizobium*. Entre as estirpes recomendadas destacam-se SEMIA 5079, SEMIA 5080, SEMIA 587 e SEMIA 5019. A coinoculação com *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 pode ampliar o crescimento radicular, a nodulação e a produtividade. A eficiência da FBN também depende do ambiente nutricional, com destaque para molibdênio (Mo), cobalto (Co), níquel (Ni), ferro (Fe), enxofre (S) e boro (B). O manejo integrado desses nutrientes, associado à inoculação de qualidade e às condições adequadas de solo, constitui estratégia fundamental para maximizar a eficiência fisiológica e produtiva da soja.

Palavras-chave: *Glycine max*; *Bradyrhizobium*; *Azospirillum brasilense*; Ab-V5; Ab-V6; fixação biológica do nitrogênio; micronutrientes; coinoculação.

INTRODUÇÃO

O nitrogênio é o nutriente requerido em maior quantidade pela soja e participa diretamente da formação de aminoácidos, proteínas, enzimas, clorofila e diferentes compostos envolvidos no metabolismo vegetal. A elevada exigência

da cultura torna a fixação biológica do nitrogênio um dos processos fisiológicos e microbiológicos mais importantes para a sustentabilidade da produção brasileira de soja (Hungria; Campo; Mendes, 2007; Santos et al., 2026).

A FBN ocorre pela associação simbiótica entre a soja e bactérias do gênero *Bradyrhizobium*, responsáveis pela formação dos nódulos radiculares. No interior dessas estruturas, o N_2 atmosférico é reduzido pela nitrogenase a formas nitrogenadas posteriormente incorporadas ao metabolismo vegetal, permitindo que sistemas eficientes de inoculação atendam grande parte da elevada demanda de N da cultura (Hungria; Nogueira; Araujo, 2026).

O aprimoramento dessa tecnologia envolve inoculação anual, coinoculação com microrganismos promotores de crescimento e adequado estado nutricional da planta. Entre as estratégias de maior interesse está a associação de *Bradyrhizobium* spp. com *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6, além do manejo de nutrientes diretamente ou indiretamente envolvidos na nodulação, nitrogenase e metabolismo do N (Prando et al., 2024; Deak et al., 2025).

DESENVOLVIMENTO

Fixação biológica do nitrogênio na soja

A FBN inicia-se pela comunicação química entre a raiz e bactérias compatíveis presentes na rizosfera. Compostos liberados pelas raízes estimulam os rizóbios, que produzem fatores Nod reconhecidos pela planta. O reconhecimento promove alterações nos pelos radiculares, formação do fio de infecção e divisão das células do córtex, culminando na formação do nódulo (Santos et al., 2026).

Após a formação do nódulo, as bactérias diferenciam-se em bacteroides e passam a realizar intensamente a FBN. A enzima nitrogenase converte o N_2 atmosférico em amônia, utilizando grande quantidade de energia fornecida pela planta na forma de fotoassimilados. A leghemoglobina mantém baixa concentração de oxigênio no interior do nódulo, protegendo a nitrogenase e, simultaneamente, permitindo a respiração necessária à geração de energia (Santos et al., 2026).

O N fixado é incorporado ao metabolismo da planta e transportado principalmente na forma de ureídeos em cultivares tropicais de soja. Assim, a eficiência da FBN depende simultaneamente da atividade bacteriana, funcionamento dos nódulos, fotossíntese, disponibilidade de carboidratos e estado nutricional da planta (Santos et al., 2026).

Inoculação com *Bradyrhizobium*

No Brasil, os inoculantes comerciais para soja devem utilizar estirpes oficialmente recomendadas. Entre elas estão *Bradyrhizobium japonicum* SEMIA 5079 (CPAC 15), *Bradyrhizobium diazoefficiens* SEMIA 5080 (CPAC 7) e *Bradyrhizobium elkanii* SEMIA 587 e SEMIA 5019, utilizadas em combinações que apresentem elevada capacidade de nodulação e FBN (Embrapa, 2023).

A inoculação deve fornecer elevada quantidade de células viáveis próximas às raízes no início do desenvolvimento. Como referência técnica, recomenda-se atingir pelo menos $1{,}2 \times 10^6$ células viáveis de *Bradyrhizobium* por semente, utilizando inoculante registrado e dentro das especificações de concentração e validade. Em áreas de primeiro cultivo de soja, a dose deve ser aumentada, devido à ausência ou baixa população de rizóbios compatíveis estabelecidos no solo (Embrapa, 2023).

Mesmo em áreas com histórico de cultivo, a reinoculação anual é recomendável. A introdução de elevada população de estirpes selecionadas aumenta sua possibilidade de competir com populações naturalizadas pelos sítios de infecção e contribui para manter elevada eficiência da FBN ao longo das safras (Embrapa, 2023).

Coinoculação com *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6

A coinoculação associa *Bradyrhizobium* às estirpes Ab-V5 e Ab-V6 de *Azospirillum brasilense*. Diferentemente do *Bradyrhizobium*, cuja principal função na soja é estabelecer a simbiose responsável pela FBN, *A. brasilense* atua principalmente como bactéria promotora do crescimento vegetal, modificando arquitetura radicular, formação de pelos radiculares e exploração de água e nutrientes (Prando et al., 2024).

O maior desenvolvimento do sistema radicular proporciona também maior superfície potencial para infecção pelo *Bradyrhizobium*. Uma meta-análise brasileira mostrou que a coinoculação aumentou massa radicular, número e massa de nódulos, concentração de N e produtividade em relação à inoculação exclusiva com *Bradyrhizobium*, evidenciando complementaridade entre os microrganismos (Barbosa et al., 2021).

Resultados obtidos em larga escala no Brasil confirmam esse efeito. Em 273 unidades técnicas acompanhadas durante cinco safras, a coinoculação com *Bradyrhizobium* spp. e *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 aumentou a nodulação, em média, em 35% e a produtividade em aproximadamente 8%, equivalente a 273 kg ha^{-1} de grãos (Prando et al., 2024).

Outros microrganismos no manejo da soja

Além de *Azospirillum*, diferentes bactérias promotoras de crescimento, espécies de *Bacillus*, *Pseudomonas* e fungos micorrízicos apresentam potencial para compor estratégias microbiológicas na soja. Esses microrganismos podem atuar sobre crescimento radicular, solubilização de nutrientes, aquisição de fósforo, relações hídricas e tolerância aos estresses, embora a resposta dependa da estirpe, cultivar, ambiente e compatibilidade com o *Bradyrhizobium* (Santos et al., 2026).

A inclusão de novos microrganismos não deve comprometer a tecnologia central da FBN. Portanto, produtos destinados à coinoculação ou inoculação múltipla precisam apresentar compatibilidade biológica e agronômica com as estirpes de *Bradyrhizobium*, pois a manutenção de elevada população de bactérias viáveis durante a semeadura é fundamental para o estabelecimento precoce da nodulação (Santos et al., 2026).

Molibdênio e cobalto

O molibdênio apresenta relação direta com a FBN por integrar o cofator Fe-Mo da nitrogenase, enzima responsável pela redução do N_2 atmosférico. Também participa da nitrato redutase, tornando sua disponibilidade importante tanto para o N proveniente da FBN quanto para o metabolismo de formas minerais absorvidas pelas raízes (Campo; Lantmann, 1998).

O cobalto participa do metabolismo dos microrganismos simbióticos e está associado à síntese de vitamina B12 e ao funcionamento adequado da simbiose. Deficiências de Co podem limitar desenvolvimento dos nódulos e atividade fixadora, justificando sua inclusão no manejo nutricional direcionado à FBN (Campo; Lantmann, 1998).

Como posicionamento técnico, podem ser utilizados 12 a 25 g ha^{-1} de Mo e 2 a 3 g ha^{-1} de Co. Quando a inoculação é realizada nas sementes, a aplicação foliar de Co e Mo, preferencialmente entre V3 e V5, reduz o contato direto dos sais e demais produtos químicos com as bactérias inoculadas e pode favorecer sua sobrevivência (Prando et al., 2023).

Níquel

O níquel é micronutriente essencial e componente estrutural da urease, enzima responsável pela hidrólise da ureia no metabolismo vegetal. Sua deficiência pode prejudicar o metabolismo nitrogenado e provocar acúmulo de ureia nos tecidos, estabelecendo relação entre o suprimento de Ni e a eficiência de utilização do N pela soja (Lavres et al., 2016).

Estudos recentes também demonstram interação entre Ni, Co e Mo e a eficiência da coinoculação. A suplementação conjunta desses micronutrientes em soja coinoculada com *A. brasilense* e *Bradyrhizobium diazoefficiens* aumentou crescimento, eficiência fotossintética e expressão do gene *nifH*, associado à nitrogenase, reforçando a integração entre nutrição mineral e FBN (Santos et al., 2025).

Diferentemente de Co e Mo, não é adequado estabelecer uma dose universal de Ni para todas as lavouras de soja. O posicionamento deve considerar análise de solo e tecido, histórico da área, fonte utilizada e concentração do produto, evitando aplicações indiscriminadas devido à pequena faixa entre necessidade e excesso para alguns micronutrientes (Santos et al., 2025).

Ferro e enxofre

O ferro participa diretamente da FBN porque está presente na nitrogenase, ferredoxinas e proteínas relacionadas ao transporte de elétrons. Também está relacionado à síntese e funcionamento da leghemoglobina nos nódulos. Dessa

forma, deficiência de Fe pode limitar processos essenciais para a atividade do nódulo, mesmo quando existe população adequada de *Bradyrhizobium* (Naamala; Jaiswal; Dakora, 2022).

O enxofre apresenta importância particular devido à presença de aminoácidos sulfurados e proteínas Fe-S envolvidas no transporte de elétrons para a nitrogenase. Em estudo recente com soja, a associação da inoculação/coinoculação com adubação sulfurada favoreceu nodulação, crescimento, produtividade e qualidade dos grãos (Deak et al., 2025).

Experimentalmente, doses de 20 a 40 kg ha^{-1} de S apresentaram respostas positivas quando associadas à inoculação e coinoculação. Entretanto, essa faixa não deve ser interpretada como recomendação universal: a dose agronômica deve considerar análise de solo, teor de matéria orgânica, textura, produtividade esperada, histórico de adubação e contribuição de outras fontes contendo S (Deak et al., 2025).

Boro e formação do sistema radicular

O boro participa da formação e estabilidade da parede celular, crescimento de tecidos meristemáticos e desenvolvimento radicular. Como a nodulação depende da formação de raízes e pelos radiculares metabolicamente ativos, o adequado suprimento de B contribui indiretamente para o estabelecimento da simbiose entre soja e *Bradyrhizobium* (Campo; Lantmann, 1998).

Entretanto, o B apresenta estreita faixa entre deficiência e toxicidade. Por isso, não se recomenda uma dose fixa de B exclusivamente para aumentar a FBN. A adubação deve ser definida conforme análise de solo e tecido, textura do solo, histórico da área e recomendação regional para a cultura, evitando aplicação indiscriminada diretamente junto ao inoculante (Campo; Lantmann, 1998).

Passo a passo do posicionamento técnico

O manejo deve começar pela correção da acidez e construção da fertilidade do solo, pois condições inadequadas de pH, disponibilidade de P, K, S e micronutrientes prejudicam crescimento radicular e nodulação. A etapa seguin-

te é selecionar inoculante registrado contendo estirpes recomendadas de *Bradyrhizobium* e assegurar quantidade adequada de células viáveis, aumentando a dose em áreas de primeiro cultivo de soja (Embrapa, 2023).

Na semeadura, o *Bradyrhizobium* deve receber prioridade e ser protegido do contato prolongado com produtos químicos incompatíveis. Para coinoculação, adiciona-se *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 conforme a concentração e dose registrada do inoculante comercial. A semente inoculada deve ser protegida de calor e radiação solar e semeada em solo com umidade adequada, evitando a implantação em solo excessivamente seco (Embrapa, 2023; Prando et al., 2023).

O manejo nutricional deve acompanhar a inoculação. Como referência, podem ser utilizados 12–25 g ha^{-1} de Mo + 2–3 g ha^{-1} de Co, preferencialmente via foliar entre V3 e V5 quando houver risco de incompatibilidade no tratamento de sementes. Ni, Fe e B devem ser posicionados conforme diagnóstico nutricional, enquanto o S pode ser manejado de acordo com análise do sistema, havendo evidências experimentais favoráveis para faixas de 20–40 kg ha^{-1} de S em condições responsivas (Prando et al., 2023; Deak et al., 2025).

Por fim, a eficiência da tecnologia deve ser verificada no campo pela avaliação das raízes. A presença de nódulos abundantes e internamente róseos indica atividade da leghemoglobina e funcionamento da simbiose. Problemas de nodulação devem ser identificados precocemente, considerando qualidade do inoculante, tratamento de sementes, umidade, acidez, nutrição e histórico microbiológico da área (Hungria; Nogueira; Araujo, 2026).

Posicionamento integrado da FBN

A inoculação com *Bradyrhizobium* constitui a tecnologia central para o suprimento biológico de N na soja. A coinoculação com *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 deve ser entendida como tecnologia complementar, principalmente por favorecer desenvolvimento radicular, nodulação e eficiência de utilização de água e nutrientes (Prando et al., 2024).

A resposta biológica, entretanto, depende de um ambiente nutricional adequado. Mo, Co, Fe e S apresentam relações diretas com componentes bioquímicos da FBN, enquanto Ni participa intensamente do metabolismo nitrogenado e

B contribui para desenvolvimento dos tecidos radiculares. Portanto, inoculação e nutrição não devem ser manejadas isoladamente (Naamala; Jaiswal; Dakora, 2022; Deak et al., 2025).

O posicionamento mais eficiente integra solo corrigido + fertilidade equilibrada + *Bradyrhizobium* de qualidade + reinoculação anual + coinoculação com Ab-V5 e Ab-V6 + manejo criterioso de Co, Mo e demais nutrientes + avaliação da nodulação. Essa integração permite explorar o potencial da FBN sem substituir desnecessariamente o processo biológico por fertilização nitrogenada mineral (Prando et al., 2024; Santos et al., 2026).

CONCLUSÕES

A fixação biológica do nitrogênio é fundamental para atender à elevada demanda de N da soja. Sua eficiência depende da inoculação adequada com estirpes selecionadas de *Bradyrhizobium* e de condições favoráveis ao estabelecimento e funcionamento dos nódulos.

A coinoculação com *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 pode ampliar o crescimento radicular, a nodulação e a produtividade. O manejo adequado de Mo, Co, Ni, Fe, S e B complementa a estratégia por favorecer processos relacionados à FBN e ao metabolismo do nitrogênio.

A máxima eficiência deve ser buscada pela integração entre inoculação, coinoculação, nutrição equilibrada, qualidade do solo e avaliação da nodulação durante o desenvolvimento da cultura.

REFERÊNCIAS

Barbosa, J. Z.; Hungria, M.; Sena, J. V. S.; Poggere, G.; Reis, A. R.; Corrêa, R. S. Meta-analysis reveals benefits of co-inoculation of soybean with *Azospirillum brasilense* and *Bradyrhizobium* spp. in Brazil. *Applied Soil Ecology*, v. 163, 103913, 2021.

Campo, R. J.; Lantmann, A. F. Efeitos de micronutrientes na fixação biológica do nitrogênio e produtividade da soja. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 33, n. 8, p. 1245–1253, 1998.

Deak, E. A.; Martin, T. N.; Stecca, J. D. L.; et al. Sulfur fertilization and inoculation of soybean with *Azospirillum brasilense* and *Bradyrhizobium* spp. can improve grain yield and quality. *Brazilian Journal of Microbiology*, v. 56, p. 573–588, 2025. DOI: 10.1007/s42770-024-01585-7.

Embrapa. *Indicações técnicas para a cultura da soja no Rio Grande do Sul e em Santa Catarina: safras 2022/2023 e 2023/2024*. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2023.

Hungria, M.; Campo, R. J.; Mendes, I. C. *A importância do processo de fixação biológica do nitrogênio para a cultura da soja: componente essencial para a competitividade do produto brasileiro*. Londrina: Embrapa Soja, 2007.

Naamala, J.; Jaiswal, S. K.; Dakora, F. D. Soybean-nodulating rhizobia: ecology, characterization, diversity, and growth promoting functions. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, v. 6, 824444, 2022.

Prando, A. M.; Barbosa, J. Z.; Oliveira, A. B.; Nogueira, M. A.; Possamai, E. J.; Hungria, M. Benefits of soybean co-inoculation with *Bradyrhizobium* spp. and *Azospirillum brasilense*: large-scale validation with farmers in Brazil. *European Journal of Agronomy*, v. 155, 127112, 2024.

Santos, et al. Supplementation with Mo, Co, and Ni enhances the effectiveness of co-inoculation with the rhizobacteria *Azospirillum brasilense* and *Bradyrhizobium diazoefficiens* in soybean. 2025.

Santos, et al. Biological nitrogen fixation in soybean: mechanisms, benefits, sustainability, and future prospects. *Agronomy*, v. 16, n. 10, 946, 2026.

CAPÍTULO 3

MILHO: BASES ECOFISIOLÓGICAS DA FORMAÇÃO DA PRODUTIVIDADE E ESTRATÉGIAS DE MANEJO

Bianca Cristina Vergolino Bastos
Rogério Zanarde Barbosa
Marcos Fernandes dos Santos Farias
Wendel Vanderley Torres dos Santos
Ingrid Melissa do Amaral Araújo
Gustavo Ferreira da Silva
Françoa Costa de Souza
Daniel Brito Caldas
Lusiane de Sousa Ferreira
Marcia Letícia Monteiro Gomes
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: O milho (*Zea mays* L.) é uma espécie de metabolismo fotossintético C4, caracterizada por elevada capacidade de produção de biomassa e forte resposta à disponibilidade de radiação, água, temperatura e nitrogênio (N). A expressão do potencial produtivo, entretanto, depende da coordenação entre crescimento vegetativo, formação e funcionamento do dossel, diferenciação das estruturas reprodutivas, florescimento, estabelecimento do número de grãos e enchimento. O rendimento é determinado pela interação entre a capacidade fotossintética das fontes, a dimensão dos drenos reprodutivos e a eficiência de transporte e utilização dos fotoassimilados. Nesse contexto, a população de plantas modifica o índice de área foliar, a interceptação e distribuição vertical da radiação, a fotossíntese do dossel e a intensidade da competição intraespecífica. A disponibilidade de N, por sua vez, interfere na expansão foliar, atividade fotossintética, desenvolvimento radicular, eficiência de uso da radiação e estabelecimento dos componentes do rendimento. O período próximo ao florescimento constitui uma das fases de maior vulnerabilidade ao déficit hídrico e ao estresse térmico, pois alterações na emissão e crescimento dos estigmas, polinização, fecundação e desenvolvimento inicial dos grãos podem reduzir substancialmente o número final de grãos por espiga. Após essa fase, a produtividade passa a depender da manutenção da área foliar funcional, produção e remobilização de assimilados, força dos drenos e duração e taxa de enchimento. Este capítulo apresenta as bases ecofisiológicas do crescimento, desenvolvimento e formação da produtividade do milho e relaciona esses processos às estratégias de manejo da população de plantas, arquitetura do dossel, água e N, enfatizando a interação entre genótipo, ambiente e manejo.

Palavras-chave: *Zea mays*; fotossíntese C4; radiação solar; déficit hídrico; nitrogênio; população de plantas; rendimento de grãos.

INTRODUÇÃO

O elevado potencial produtivo do milho está relacionado a características morfológicas e fisiológicas que favorecem a captura e a conversão dos recursos ambientais em biomassa e grãos. Por apresentar metabolismo C4, a cultura possui mecanismo de concentração de CO_2 que reduz a fotorrespiração e favorece elevada eficiência fotossintética em condições de alta irradiância e temperatura. Essa vantagem metabólica, contudo, não elimina a dependência da cultura em relação à água, ao N, à radiação e ao regime térmico, especialmente nos períodos em que são definidos os principais componentes do rendimento (Djalovic et al., 2024).

A construção da produtividade ocorre de forma sequencial. Inicialmente, o crescimento vegetativo estabelece raízes e área foliar; posteriormente, a expansão do dossel determina a capacidade de interceptação da radiação; próximo ao florescimento, o crescimento da cultura influencia diretamente o número potencial de grãos; e, depois da antese, a manutenção da atividade fotossintética participa do suprimento de assimilados necessário ao enchimento. Dessa maneira, limitações ambientais ou de manejo ocorridas em diferentes estádios podem atingir componentes distintos da produtividade, produzindo respostas compensatórias ou perdas de difícil recuperação (Liu et al., 2022).

Nesse sistema, a arquitetura do dossel exerce função decisiva. O cultivo em populações elevadas somente é eficiente quando o dossel intercepta grande quantidade de radiação sem provocar sombreamento excessivo e perda precoce da atividade fotossintética das folhas inferiores. Híbridos com arquitetura mais compacta e distribuição vertical favorável da área foliar tendem a apresentar maior adaptação ao adensamento, uma vez que permitem melhor penetração da radiação e maior participação dos diferentes estratos foliares na fotossíntese da comunidade vegetal (Li et al., 2021; Yan et al., 2024). O N está intimamente relacionado ao funcionamento desse aparato fotossintético. O nutriente participa da constituição de clorofila, aminoácidos, proteínas e enzimas envolvidas na assimilação de carbono e influencia expansão foliar, crescimento radicular, arquitetura da planta e duração da atividade fotossintética. Entretanto, o aumento da dose de N não implica necessariamente incremento proporcional do rendimento, pois a

resposta depende da capacidade de absorção da planta, da demanda fisiológica, da distribuição temporal do fertilizante, da disponibilidade de água e das características do genótipo (Su et al., 2020; Wani et al., 2021; Liu et al., 2023).

A água constitui outro recurso determinante. Sua deficiência reduz expansão foliar, condutância estomática, fotossíntese e crescimento e apresenta consequências particularmente graves quando coincide com o florescimento. Nessa fase, o estresse pode alterar a sincronização entre liberação de pólen e exposição dos estigmas, prejudicando polinização, fecundação e estabelecimento dos grãos. Quando o déficit hídrico ocorre simultaneamente a temperaturas elevadas, os efeitos podem ser intensificados, evidenciando a necessidade de interpretar a resposta do milho pela interação entre diferentes fatores ambientais (Liu et al., 2020; Djalovic et al., 2024).

Compreender esses mecanismos permite interpretar as práticas agronômicas sob uma perspectiva ecofisiológica. A escolha do híbrido, época de semeadura, população, disponibilidade hídrica e manejo do N modificam diretamente os processos responsáveis pela construção do rendimento. Assim, este capítulo discute crescimento e desenvolvimento, fotossíntese, arquitetura e funcionamento do dossel, relações fonte-dreno, florescimento, formação e enchimento dos grãos, relações hídricas, estresse térmico e nutrição nitrogenada, relacionando-os às estratégias de manejo da cultura.

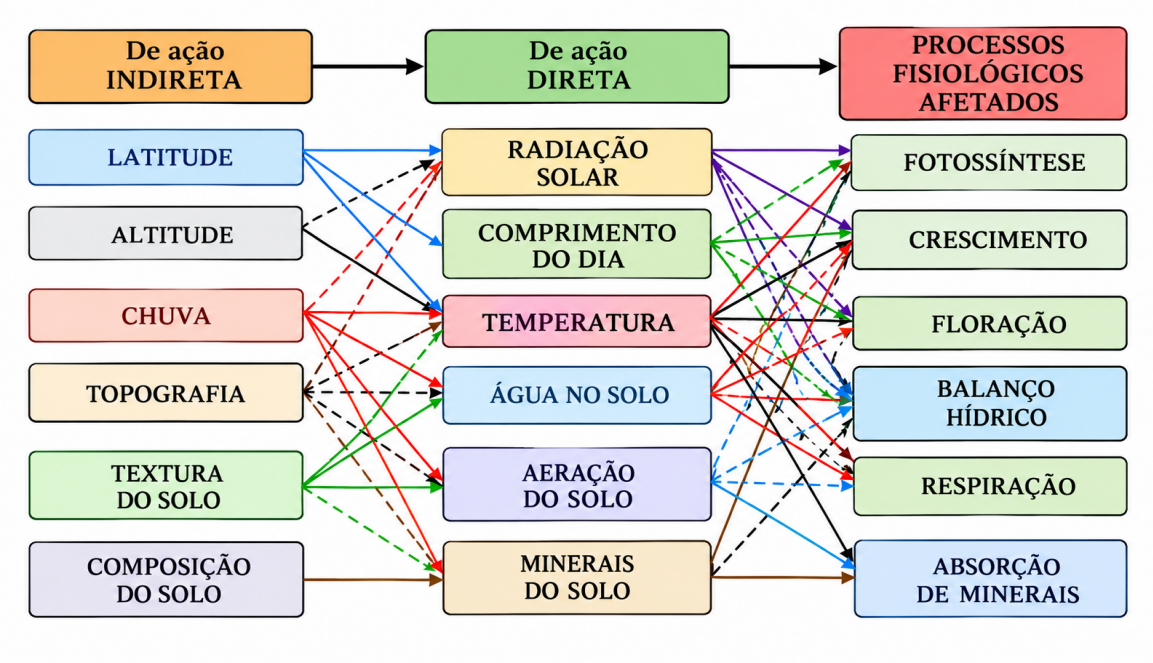
DESENVOLVIMENTO

Crescimento, desenvolvimento e formação do aparato vegetativo

Ao longo da fase vegetativa, o milho aumenta progressivamente sua capacidade de explorar o ambiente. A emissão e expansão das folhas ampliam o índice de área foliar e a interceptação da radiação, enquanto o sistema radicular se desenvolve lateralmente e em profundidade, aumentando o volume de solo explorado para aquisição de água e nutrientes. O crescimento observado acima do solo, portanto, está fisiologicamente associado ao desenvolvimento de estruturas responsáveis pela aquisição dos principais recursos necessários à produção de biomassa (Su et al., 2020). A produção de matéria seca está diretamente relacionada à radiação fotossinteticamente ativa interceptada e à eficiência com

que a cultura transforma essa energia em biomassa. Uma rápida expansão foliar pode favorecer a captura de radiação no início do ciclo, mas a quantidade de folhas não é o único componente relevante. A disposição espacial dessas folhas deve favorecer a distribuição da radiação entre os estratos do dossel, uma vez que área foliar excessivamente concentrada nas camadas superiores aumenta o autossombreamento e reduz a contribuição das folhas inferiores (Li et al., 2021; Yan et al., 2024).

Figura 2. Tabela de Alvim com a complexa relação entre os fatores que influenciam os processos fisiológicos das plantas.



Fonte: Sigrist (2018).

A disponibilidade de N modifica profundamente esse processo. Liu et al. (2023), comparando genótipos com diferentes respostas ao nutriente, observaram diferenças na velocidade de expansão da área foliar, arquitetura das plantas e eficiência de uso da radiação. O genótipo de maior resposta ao N apresentou crescimento foliar mais rápido e arquitetura relativamente mais compacta sob elevada disponibilidade do nutriente, condições relacionadas à maior conversão da radiação interceptada em biomassa e rendimento. Por esse motivo, a avaliação do crescimento vegetativo não deve se restringir à quantidade de biomassa produzida. Ângulo e posição das folhas, longevidade foliar, distribuição do N no dossel e atividade fotossintética determinam a qualidade funcional da estrutura

vegetativa. Plantas com produção semelhante de matéria seca podem, portanto, apresentar diferenças importantes na capacidade de converter os recursos capturados em rendimento de grãos (Liu et al., 2023; Yan et al., 2024).

Metabolismo C4 e fotossíntese

A via fotossintética C4 é uma característica central da ecofisiologia do milho. A concentração de CO_2 nas células da bainha vascular e a separação espacial entre a fixação inicial do carbono e o ciclo de Calvin diminuem a atividade oxigenase da Rubisco e reduzem as perdas associadas à fotorrespiração. Como consequência, o milho apresenta elevada eficiência fotossintética em ambientes caracterizados por alta irradiância e temperaturas relativamente elevadas (Djalovic et al., 2024).

Essa eficiência depende, entretanto, da integridade fisiológica das folhas. Temperaturas excessivamente altas podem afetar fotossistemas, atividade enzimática, estabilidade das membranas e equilíbrio entre produção e utilização de energia. Quando o calor está associado à deficiência hídrica, a redução da condutância estomática e da transpiração pode comprometer simultaneamente a assimilação de CO_2 e a capacidade de resfriamento dos tecidos foliares (Djalovic et al., 2024).

Em uma cultura agrícola, a fotossíntese precisa ser interpretada na escala do dossel. Folhas superiores, medianas e inferiores estão expostas a diferentes intensidades luminosas e, consequentemente, contribuem de maneira distinta para a assimilação total de carbono. Yan et al. (2024) demonstraram que a capacidade fotossintética e o transporte de assimilados das folhas situadas nos estratos inferiores possuem contribuição relevante para a produtividade, particularmente quando o milho é cultivado sob elevada densidade. A eficiência do sistema fotossintético resulta, portanto, da integração entre arquitetura, distribuição da radiação, teor de clorofila, disponibilidade de N, idade foliar e capacidade de exportação dos fotoassimilados. Do ponto de vista agronômico, o objetivo não é maximizar isoladamente a taxa fotossintética das folhas superiores, mas manter um dossel funcional que aproveite eficientemente a radiação disponível durante a formação e o enchimento dos grãos (Li et al., 2021; Yan et al., 2024).

Arquitetura do dossel e interceptação da radiação

A maneira como as folhas ocupam o espaço determina a distribuição da radiação dentro da população vegetal. Índice de área foliar, ângulo das folhas, altura de inserção, orientação das lâminas e distribuição vertical da área foliar interferem diretamente na quantidade de energia recebida por cada estrato. Dosséis excessivamente planófilos tendem a concentrar a interceptação luminosa na porção superior e a aumentar o sombreamento das folhas localizadas abaixo (Li et al., 2021). Ao analisarem sistemas de elevado rendimento, Li et al. (2021) verificaram associação entre produtividade superior e características de dossel capazes de favorecer a interceptação e a distribuição da radiação. Esses resultados indicam que a evolução do potencial produtivo do milho está relacionada não somente ao aumento da área foliar, mas também à construção de tipos de planta mais adequados ao cultivo adensado.

Resultados semelhantes foram observados por Yan et al. (2024). O aumento da densidade promoveu maior biomassa e produtividade por unidade de área, apesar da redução do desempenho individual das plantas. Entretanto, a maior competição diminuiu a transmissão da radiação para os estratos inferiores e reduziu clorofila, fotossíntese e biomassa individual. Híbridos mais adaptados ao adensamento conseguiram manter melhor funcionamento das folhas inferiores e maior capacidade de transportar assimilados. O manejo deve, portanto, buscar um dossel capaz de fechar rapidamente as entrelinhas e interceptar elevada proporção da radiação sem criar competição excessiva entre indivíduos. O ponto de equilíbrio depende do híbrido, população, disponibilidade de água, fertilidade e potencial produtivo do ambiente, razão pela qual não existe uma única densidade ótima aplicável a todas as condições de cultivo (Zhang et al., 2021; Yan et al., 2024).

População de plantas e competição intraespecífica

Diferentemente de espécies com elevada capacidade de compensação por ramificações reprodutivas, o milho apresenta menor plasticidade para compensar reduções expressivas no número de indivíduos por área. Assim, a população

constitui importante determinante do rendimento. O aumento do número de plantas pode elevar a interceptação da radiação e o número potencial de espigas por área, mas também intensifica a competição por água, luz e nutrientes (Zhang et al., 2021).

Em estudo conduzido durante vários anos sob condições de sequeiro, Zhang et al. (2021) observaram que o aumento da densidade elevou o índice de área foliar e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa interceptada, favorecendo a produtividade até determinada população. A ausência de resposta linear contínua demonstrou, contudo, que existe uma faixa ótima condicionada pelas características do ambiente e do genótipo. Essa resposta é fortemente influenciada pela disponibilidade de recursos. Ambientes com maior oferta de água e nutrientes podem sustentar populações superiores, enquanto condições restritivas intensificam a competição e podem aumentar a esterilidade ou reduzir o número de grãos por espiga. A população deve, portanto, ser ajustada ao potencial produtivo e à capacidade do ambiente de sustentar a demanda coletiva das plantas (Zhang et al., 2021).

A interação com N foi demonstrada por Du et al. (2021). Nas condições experimentais avaliadas, o aumento de 30% na densidade associado à redução de 15% na dose basal de N aumentou tanto a produtividade quanto a produtividade parcial do nutriente. O efeito esteve associado ao maior número de grãos por área, maior biomassa e maior interceptação da radiação fotossinteticamente ativa, demonstrando que densidade e nutrição nitrogenada devem ser interpretadas conjuntamente.

Relações fonte-dreno e determinação da produtividade

A produção de grãos depende do equilíbrio entre os tecidos responsáveis pela síntese de fotoassimilados e aqueles responsáveis por sua utilização. As folhas constituem a principal fonte de carbono, enquanto espigas e grãos representam os principais drenos durante o período reprodutivo. Antes dessa fase, raízes, folhas e colmos também competem pelos assimilados, mas a prioridade de alocação é progressivamente modificada após a transição reprodutiva (Liu et al., 2022). A dimensão do dreno depende principalmente do número de grãos esta-

belecidos e do potencial de crescimento de cada grão. O primeiro componente é fortemente influenciado pelas condições existentes próximo ao florescimento; posteriormente, a massa individual passa a depender da taxa e duração do enchimento. Dessa forma, limitações em diferentes momentos do ciclo afetam componentes distintos da produtividade (Liu et al., 2022).

Em quatro anos de experimentação de campo, Liu et al. (2022) verificaram que sistemas capazes de superar 22,5 Mg ha^{-1} combinaram elevada produção de biomassa com grande capacidade de dreno. Maior número de grãos por área, maior massa de mil grãos, início rápido do enchimento, elevada taxa máxima de enchimento e duração adequada do período de maturação estiveram associados aos maiores rendimentos. A relação fonte-dreno explica por que aumentos isolados da fotossíntese não garantem incremento produtivo quando a capacidade reprodutiva é insuficiente. O inverso também ocorre: um grande número potencial de grãos não resulta em elevado rendimento quando a planta não consegue fornecer assimilados suficientes para sustentá-los. Altas produtividades dependem da coordenação entre capacidade da fonte e força do dreno (Liu et al., 2022).

Florescimento e estabelecimento do número de grãos

A fase de florescimento é particularmente crítica para a produtividade. O milho é uma espécie monoica, com inflorescência masculina representada pelo pendão e feminina pela espiga. O estabelecimento de elevado número de grãos exige sincronização adequada entre liberação de pólen, exposição dos estigmas, polinização, fecundação e desenvolvimento inicial das estruturas reprodutivas (Liu et al., 2020). O intervalo entre antese e emissão dos estigmas fornece uma indicação importante da resposta fisiológica ao estresse. Em condições adequadas, os dois processos apresentam elevada sincronização. Sob deficiência hídrica, entretanto, o crescimento dos estigmas pode ser mais afetado que o desenvolvimento da inflorescência masculina, aumentando o intervalo e o risco de falhas no estabelecimento dos grãos (Liu et al., 2020).

Ao estudarem seca e calor isoladamente e em combinação durante o período próximo ao florescimento, Liu et al. (2020) observaram expressiva redução do estabelecimento dos grãos. O abortamento participou de forma importante dessa

resposta, e alterações no metabolismo de açúcares e amido também foram identificadas durante o período crítico. Essa sensibilidade explica a importância de posicionar o florescimento em condições ambientais favoráveis. A escolha do híbrido e da época de semeadura interfere no momento em que a cultura atravessa essa fase e, consequentemente, na probabilidade de exposição a déficit hídrico ou temperaturas elevadas. Essas decisões de manejo possuem, portanto, fundamento diretamente ecofisiológico (Liu et al., 2020; Niu et al., 2024).

Enchimento de grãos e manutenção da fonte fotossintética

Depois da fecundação, o rendimento depende da manutenção dos grãos estabelecidos e da capacidade de acumular matéria seca. O carbono utilizado durante o enchimento provém tanto da fotossíntese realizada no período reprodutivo quanto da remobilização de reservas acumuladas anteriormente em tecidos vegetativos. A duração da atividade foliar e a eficiência de transporte dos assimilados tornam-se, assim, determinantes da massa final dos grãos (Liu et al., 2022).

Liu et al. (2022) observaram que sistemas e genótipos de alto rendimento apresentaram maior produção de biomassa após o florescimento e características favoráveis ao enchimento. O desempenho superior ocorreu quando um grande número de grãos foi acompanhado por capacidade suficiente da planta para sustentar a demanda desses drenos durante o período reprodutivo. A participação das folhas inferiores não deve ser desconsiderada. Yan et al. (2024) demonstraram que diferenças entre híbridos quanto à fotossíntese e à exportação de assimilados das folhas localizadas abaixo da espiga estiveram associadas ao rendimento sob altas populações. Quando esses tecidos permanecem verdes e metabolicamente ativos, continuam contribuindo para o suprimento de carbono aos grãos. Por outro lado, senescência antecipada reduz a duração da fonte e aumenta a dependência das reservas acumuladas antes do enchimento. Deficiência de N, restrição hídrica, temperaturas elevadas e competição intensa podem acelerar a perda da área foliar funcional. A manutenção equilibrada do aparato fotossintético durante a fase reprodutiva favorece, portanto, maior suprimento de assimilados aos grãos (Liu et al., 2022; Yan et al., 2024).

Relações hídricas e déficit de água

A água está envolvida na expansão celular, transporte de nutrientes, regulação térmica e atividade fotossintética. À medida que a disponibilidade hídrica diminui, o potencial hídrico dos tecidos é reduzido e mecanismos de conservação de água são ativados. Entre eles estão a diminuição da expansão foliar e o fechamento estomático, respostas que reduzem a transpiração, mas também limitam a entrada de CO_2 e a assimilação de carbono (Djalovic et al., 2024).

A consequência produtiva do déficit depende fortemente do momento de ocorrência. Restrições moderadas durante o crescimento vegetativo podem diminuir área foliar e biomassa, mas existe alguma possibilidade de recuperação quando as condições posteriores se tornam favoráveis. Próximo ao florescimento, entretanto, a deficiência hídrica pode atingir diretamente a formação do número de grãos e produzir perdas pouco compensáveis nas fases seguintes (Liu et al., 2020). A disponibilidade de água também determina a resposta ao adensamento. Populações maiores promovem cobertura mais rápida do solo e maior interceptação luminosa, porém elevam a demanda coletiva por água. Em ambiente semiárido de sequeiro, Zhang et al. (2021) observaram que densidades intermediárias proporcionaram melhor equilíbrio entre rendimento, eficiência no uso dos recursos e estabilidade, enquanto populações excessivas não produziram benefícios adicionais consistentes. A densidade fisiologicamente adequada precisa, portanto, respeitar a capacidade do ambiente de sustentar a demanda hídrica. A simples maximização do número de plantas pode aumentar a competição justamente durante o período em que a cultura apresenta maior sensibilidade à deficiência de água (Zhang et al., 2021).

Estresse térmico

O calor excessivo interfere em processos que abrangem desde o metabolismo fotossintético até a reprodução. Temperaturas elevadas podem aumentar a respiração, comprometer membranas e enzimas, acelerar a senescência e diminuir o crescimento. Durante a reprodução, também podem prejudicar viabilidade do pólen, desenvolvimento dos estigmas, fecundação e crescimento inicial dos grãos (Djalovic et al., 2024).

Uma meta-análise conduzida por Niu et al. (2024), baseada em 575 observações provenientes de 34 estudos, mostrou redução significativa da produtividade do milho sob altas temperaturas. A região temporal envolvendo emissão dos estigmas e desenvolvimento inicial dos grãos apresentou elevada sensibilidade, e a intensidade do estresse esteve relacionada à magnitude das perdas observadas. A duração do evento térmico também é relevante. Eventos intensos e curtos podem atingir processos reprodutivos específicos, enquanto exposições prolongadas elevam os custos respiratórios e podem reduzir a duração do ciclo e do enchimento. Niu et al. (2024) demonstraram que intensidade e duração precisam ser consideradas para interpretar o efeito do calor sobre o rendimento.

Quando calor e seca ocorrem simultaneamente, a situação torna-se particularmente restritiva. O fechamento estomático induzido pela deficiência hídrica reduz a transpiração justamente quando temperaturas elevadas aumentam a necessidade de resfriamento evaporativo. Como consequência, balanço hídrico, temperatura dos tecidos, fotossíntese e reprodução podem ser comprometidos simultaneamente (Liu et al., 2020; Djalovic et al., 2024).

Nitrogênio e funcionamento fisiológico

O N integra aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos, clorofila e diversas enzimas relacionadas ao metabolismo fotossintético. Sua disponibilidade, portanto, interfere diretamente em expansão foliar, concentração de clorofila, fotossíntese, desenvolvimento radicular, produção de matéria seca e estabelecimento dos componentes do rendimento (Wani et al., 2021). A eficiência de uso do nutriente envolve tanto sua aquisição quanto sua utilização interna. Inicialmente, o sistema radicular precisa absorver o N disponível; posteriormente, a planta deve convertê-lo em crescimento e rendimento. A variabilidade genética na arquitetura das raízes, transporte, assimilação e remobilização do N contribui para diferenças entre híbridos quanto à resposta à fertilização (Wani et al., 2021).

Em experimento de campo realizado durante quatro anos, Su et al. (2020) verificaram que a fertilização nitrogenada modificou rendimento, absorção de N, eficiência de uso da radiação e da água, atividade fotossintética e distribuição das raízes. Esses resultados demonstram que o efeito do N não está restrito ao meta-

bolismo nitrogenado, pois sua disponibilidade modifica a capacidade da cultura de capturar e utilizar outros recursos.

Liu et al. (2023) também identificaram interação entre genótipo e oferta de N. Os materiais de maior resposta apresentaram maior expansão da área foliar e arquitetura mais compacta sob elevada disponibilidade, características associadas a maior eficiência de conversão da radiação interceptada em biomassa. A resposta ao fertilizante depende, portanto, da capacidade do genótipo de transformar o N absorvido em estruturas funcionalmente eficientes.

Eficiência de uso do nitrogênio e manejo da adubação

Quando o N é limitante, a fertilização pode aumentar expressivamente a produtividade. À medida que a oferta se aproxima da demanda máxima da cultura, contudo, os incrementos marginais tendem a diminuir. Aplicações acima dessa faixa reduzem a eficiência de recuperação do fertilizante e ampliam a quantidade de N sujeita a perdas no ambiente (Kitchen et al., 2022). Quan et al. (2021) analisaram globalmente 366 observações provenientes de experimentos de campo com ^15N publicados em 74 trabalhos e demonstraram que o destino do N aplicado ao milho varia em função do ambiente e das práticas agronômicas. Ajustes na dose, método de aplicação e tecnologias relacionadas às transformações do nutriente podem aumentar sua recuperação pela cultura e reduzir perdas.

O momento de aplicação também precisa acompanhar a evolução da demanda. Gheith et al. (2022) encontraram respostas tanto à quantidade de N quanto à época de fornecimento. Fisiologicamente, o princípio consiste em disponibilizar o nutriente de maneira compatível com o aumento da absorção pela cultura, evitando manter grandes quantidades de N no solo quando a capacidade de absorção das plantas ainda é reduzida.

Kitchen et al. (2022) ressaltam que a eficiência deve ser avaliada também pela resposta incremental ao fertilizante. Doses superiores à faixa economicamente ótima podem resultar em pequenos ganhos produtivos acompanhados de redução expressiva da eficiência. O manejo deve, portanto, combinar alto rendimento com recuperação eficiente do nutriente, em vez de utilizar a maximização da dose como objetivo.

Integração entre densidade e nitrogênio

População e disponibilidade de N interagem porque ambas modificam a expansão foliar, interceptação de radiação e competição intraespecífica. A elevação da densidade aumenta a demanda de N por área, mas também pode favorecer a captura de radiação e elevar o rendimento quando os demais recursos não se tornam limitantes (Du et al., 2021; Tian et al., 2022). No estudo de Du et al. (2021), o aumento da densidade acompanhado por redução moderada da dose basal de N elevou simultaneamente a produtividade e a produtividade parcial do nutriente. O aumento da radiação interceptada constituiu um dos mecanismos associados ao melhor desempenho da população. Tian et al. (2022) demonstraram que densidade e N modificaram conjuntamente índice de área foliar, distribuição vertical da radiação, distribuição do N no dossel e eficiência de recuperação. Nas condições específicas daquele experimento, 180 kg ha^{-1} de N combinados com 82.500 plantas ha^{-1} proporcionaram elevada produtividade e eficiência de recuperação, enquanto populações ainda maiores reduziram a radiação disponível para as folhas inferiores.

Esses valores não constituem recomendações universais. O resultado transferível para outros sistemas é o princípio de que densidade e nutrição devem ser ajustadas conjuntamente. Aumento da população exige oferta compatível de recursos, enquanto doses elevadas de N não compensam limitações impostas por deficiência hídrica, arquitetura inadequada ou competição excessiva (Du et al., 2021; Tian et al., 2022).

Manejo ecofisiológico da cultura

A aplicação da ecofisiologia ao manejo consiste em sincronizar desenvolvimento do dossel, disponibilidade de recursos e formação das estruturas reprodutivas. A população deve proporcionar elevada interceptação de radiação sem competição excessiva; a oferta de N precisa acompanhar a demanda; e o sistema radicular deve explorar volume de solo suficiente para sustentar a aquisição de água e nutrientes durante os períodos de maior necessidade (Su et al., 2020; Zhang et al., 2021). A escolha do híbrido interfere em todos esses processos. Materiais

genéticos diferem quanto à arquitetura foliar, tolerância ao adensamento, desenvolvimento radicular, resposta ao N, duração do ciclo, manutenção da área foliar e tolerância a estresses. Liu et al. (2023) demonstraram diferenças genotípicas na resposta fisiológica ao N, enquanto Yan et al. (2024) identificaram diferenças na manutenção da fotossíntese e no transporte de assimilados sob altas densidades.

Outro componente estratégico é a época de semeadura, que determina o ambiente experimentado durante o florescimento e o estabelecimento dos grãos. Como essas fases apresentam grande sensibilidade à deficiência hídrica e ao calor, o posicionamento do ciclo pode alterar substancialmente o risco produtivo. Uma vez reduzido o número de grãos durante esse período, melhores condições ambientais durante o enchimento apresentam capacidade limitada de compensar a perda previamente estabelecida (Liu et al., 2020; Niu et al., 2024). A construção de altos rendimentos exige, portanto, uma população equilibrada. Dossel, sistema radicular, oferta de N, disponibilidade hídrica, número de grãos e capacidade de enchimento precisam operar de maneira coordenada. Maximizar isoladamente um desses componentes pode apenas transferir a limitação para outro processo, diminuindo a eficiência global do sistema produtivo (Liu et al., 2022; Yan et al., 2024).

CONCLUSÕES

A formação da produtividade do milho depende da integração entre captura dos recursos ambientais, crescimento vegetativo, desenvolvimento reprodutivo e relações fonte-dreno. Embora o metabolismo C4 confira elevada capacidade de assimilação de carbono, sua expressão produtiva exige disponibilidade adequada de radiação, água, temperatura e nutrientes, sobretudo nos períodos de definição e crescimento dos grãos (Djalovic et al., 2024).

A arquitetura do dossel determina parte importante dessa eficiência. O adensamento pode aumentar área foliar, interceptação luminosa e produtividade por unidade de área, mas populações excessivas intensificam a competição e diminuem a radiação disponível nos estratos inferiores. Consequentemente, a densidade ótima varia conforme híbrido, ambiente e disponibilidade de água e nutrientes (Zhang et al., 2021; Yan et al., 2024).

REFERÊNCIAS

Djalovic, I.; Kundu, S.; Bahuguna, R. N.; Pareek, A. Maize and heat stress: physiological, genetic, and molecular insights. *The Plant Genome*, v. 17, n. 1, e20378, 2024. DOI: 10.1002/tpg2.20378.

Du, X.; Wang, Z.; Lei, W.; Kong, L. Increased planting density combined with reduced nitrogen rate to achieve high yield in maize. *Scientific Reports*, v. 11, 358, 2021. DOI: 10.1038/s41598-020-79633-z.

Gheith, E. M. S.; El-Badry, O. Z.; Lamlom, S. F.; Ali, H. M.; Siddiqui, M. H.; Ghareeb, R. Y.; El-Sheikh, M. H.; Jebril, J.; Abdelsalam, N. R.; Kandil, E. E. Maize (*Zea mays* L.) productivity and nitrogen use efficiency in response to nitrogen application levels and time. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 941343, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.941343.

Kitchen, N. R.; Ransom, C. J.; Schepers, J. S.; Hatfield, J. L.; Massey, R.; Drummond, S. T. A new perspective when examining maize fertilizer nitrogen use efficiency, incrementally. *PLoS ONE*, v. 17, n. 5, e0267215, 2022. DOI: 10.1371/journal.pone.0267215.

Li, S. et al. Improving the yield potential in maize by constructing the ideal plant type and optimizing the maize canopy structure. *Food and Energy Security*, v. 10, n. 4, e312, 2021. DOI: 10.1002/fes3.312.

Liu, G.; Yang, Y.; Guo, X.; Liu, W.; Xie, R.; Ming, B.; Xue, J.; Wang, K.; Li, S.; Hou, P. Coordinating maize source and sink relationship to achieve yield potential of 22.5 Mg ha^{-1}. *Field Crops Research*, v. 283, 108544, 2022. DOI: 10.1016/j.fcr.2022.108544.

Liu, X.; Wang, X.; Wang, X.; Gao, J.; Luo, N.; Meng, Q.; Wang, P. Dissecting the critical stage in the response of maize kernel set to individual and combined drought and heat stress around flowering. *Environmental and Experimental Botany*, v. 179, 104213, 2020. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104213.

Liu, Z.; Gao, J.; Zhao, S.; Sha, Y.; Huang, Y.; Hao, Z.; Ke, L.; Chen, F.; Yuan, L.; Mi, G. Nitrogen responsiveness of leaf growth, radiation use efficiency and grain yield of maize (*Zea mays* L.) in Northeast China. *Field Crops Research*, v. 291, 108806, 2023. DOI: 10.1016/j.fcr.2022.108806.

Niu, S.; Yu, L.; Li, J.; Qu, L.; Wang, Z.; Li, G.; Guo, J.; Lu, D. Effect of high temperature on maize yield and grain components: a meta-analysis. *Science of the Total Environment*, v. 952, 175898, 2024. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.175898.

Quan, Z.; Zhang, X.; Fang, Y.; Davidson, E. A. Fates and use efficiency of nitrogen fertilizer in maize cropping systems and their responses to technologies and management practices: a global analysis on field 15N tracer studies. *Earth's Future*, v. 9, n. 5, e2020EF001514, 2021. DOI: 10.1029/2020EF001514.

Su, W.; Ahmad, S.; Ahmad, I.; Han, Q. Nitrogen fertilization affects maize grain yield through regulating nitrogen uptake, radiation and water use efficiency, photosynthesis and root distribution. *PeerJ*, v. 8, e10291, 2020. DOI: 10.7717/peerj.10291.

Tian, P.; Liu, J.; Zhao, Y.; Huang, Y.; Lian, Y.; Wang, Y.; Ye, Y. Nitrogen rates and plant density interactions enhance radiation interception, yield, and nitrogen use efficiencies of maize. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 974714, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.974714.

Wani, S. H.; Vijayan, R.; Choudhary, M.; Kumar, A.; Zaid, A.; Singh, V.; Kumar, P.; Yasin, J. K. Nitrogen use efficiency (NUE): elucidated mechanisms, mapped genes and gene networks in maize (*Zea mays* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, v. 27, n. 12, p. 2875–2891, 2021. DOI: 10.1007/s12298-021-01113-z.

Yan, Y.; Duan, F.; Li, X.; Zhao, R.; Hou, P.; Zhao, M.; Li, S.; Wang, Y.; Dai, T.; Zhou, W. Photosynthetic capacity and assimilate transport of the lower canopy influence maize yield under high planting density. *Plant Physiology*, v. 195, n. 4, p. 2652–2667, 2024. DOI: 10.1093/plphys/kiae204.

Zhang, Y.; Xu, Z.; Li, J.; Wang, R. Optimum planting density improves resource use efficiency and yield stability of rainfed maize in semiarid climate. *Frontiers in Plant Science*, v. 12, 752606, 2021. DOI: 10.3389/fpls.2021.752606.

CAPÍTULO 4

TEMPERATURA, RADIAÇÃO SOLAR E BIOINSUMOS NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DO MILHO

Jéssica de Lucena Marinho Costalonga
Guilherme Falvo Monteiro de Melo
Juliana Joice Pereira Lima
Marlene Evangelista Vieira
Cristina Batista de Lima
Joab Freitas de Oliveira
Diana Gissell Barreto Ramos
Mariana Trevisan Florencio
Dioclea Almeida Seabra Silva
Júlio César Altizani Júnior

Resumo: O milho (*Zea mays* L.) apresenta elevada capacidade produtiva, porém seu desempenho depende da interação entre temperatura, radiação solar, disponibilidade hídrica, nutrição e funcionamento fisiológico das plantas. Temperaturas elevadas associadas ao déficit hídrico podem reduzir a fotossíntese, alterar as relações hídricas e comprometer principalmente os estádios reprodutivos e o enchimento dos grãos. Nesse contexto, o uso de microrganismos promotores de crescimento constitui uma estratégia complementar para aumentar a eficiência fisiológica e a tolerância aos estresses abióticos. A inoculação com *Azospirillum brasilense*, especialmente com as estirpes Ab-V5 e Ab-V6, favorece o desenvolvimento radicular, a aquisição de nutrientes e a produtividade do milho. A coinoculação com outros microrganismos, como *Bacillus aryabhattai*, amplia as possibilidades de manejo, principalmente sob restrição hídrica. Fungos micorrízicos arbusculares e bioestimulantes também podem contribuir para nutrição, relações hídricas e proteção antioxidante. A integração dessas tecnologias ao manejo da cultura apresenta potencial para aumentar a eficiência no uso dos recursos e a resiliência do milho às condições ambientais adversas.

Palavras-chave: *Zea mays; Azospirillum brasilense;* Ab-V5; Ab-V6; *Bacillus aryabhattai*; coinoculação; estresse abiótico; bioinsumos.

INTRODUÇÃO

O milho apresenta metabolismo fotossintético C4 e elevada capacidade de utilização da radiação solar, porém sua produtividade depende da manutenção da atividade fotossintética e das condições ambientais durante o desenvolvimento.

Temperaturas elevadas, déficit hídrico e alterações na disponibilidade de radiação podem comprometer crescimento, fotossíntese e formação dos componentes da produtividade, com maior sensibilidade durante o período reprodutivo e início do enchimento dos grãos (Djalovic et al., 2024).

O manejo ecofisiológico da cultura pode incorporar microrganismos capazes de favorecer o desenvolvimento radicular, nutrição e tolerância aos estresses. Entre as tecnologias disponíveis, destaca-se a inoculação com *Azospirillum brasilense*, especialmente com as estirpes Ab-V5 e Ab-V6, amplamente estudadas no Brasil e associadas ao aumento do crescimento radicular, concentração de N nos tecidos e produtividade do milho (Barbosa et al., 2022; Hungria; Nogueira, 2022).

Além da inoculação individual, a associação de diferentes microrganismos amplia as possibilidades de manejo biológico. A coinoculação de *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 com *Bacillus aryabhattai*, assim como o uso de fungos micorrízicos e outros bioestimulantes, apresenta interesse principalmente para ambientes sujeitos à restrição hídrica. O objetivo deste capítulo é discutir essas estratégias e relacioná-las às respostas ecofisiológicas do milho aos principais estresses ambientais (Sousa et al., 2023; Silva et al., 2026).

DESENVOLVIMENTO

Temperatura, radiação solar e funcionamento fisiológico

A radiação solar fornece a energia utilizada na fotossíntese e, consequentemente, determina grande parte da produção de biomassa da cultura. Por apresentar metabolismo C4, o milho possui elevada eficiência fotossintética em condições de alta irradiância e temperatura relativamente elevada, porém condições térmicas excessivas podem superar a capacidade de aclimatação da planta e comprometer processos metabólicos relacionados à assimilação de carbono e ao crescimento (Djalovic et al., 2024).

O estresse térmico provoca alterações bioquímicas, fisiológicas e metabólicas e pode afetar membranas celulares, funcionamento do fotossistema II, atividade enzimática e equilíbrio entre produção e remoção de espécies reativas de oxigênio. A resposta envolve mecanismos complexos de regulação gênica e

metabólica destinados à proteção celular e à manutenção da fotossíntese sob temperaturas elevadas (Ruan et al., 2024).

A fase reprodutiva apresenta elevada sensibilidade ao calor. Temperaturas excessivas próximas ao florescimento podem comprometer desenvolvimento das estruturas reprodutivas, sincronização entre florescimentos masculino e feminino, fecundação e estabelecimento dos grãos. O início do enchimento também constitui período crítico, pois limitações à fotossíntese reduzem a disponibilidade de fotoassimilados para os grãos em formação (Djalovic et al., 2024).

Déficit hídrico e interação com altas temperaturas

O déficit hídrico reduz a expansão foliar, altera a condutância estomática e limita a assimilação de CO_2. Quando associado a temperaturas elevadas e alta demanda atmosférica, o estresse pode ser intensificado, comprometendo simultaneamente crescimento radicular, funcionamento das folhas e formação da produtividade (Djalovic et al., 2024; Sousa et al., 2023).

A manutenção das trocas gasosas constitui componente importante da tolerância. Estratégias capazes de favorecer o crescimento das raízes, conservação da água e funcionamento fotossintético apresentam interesse principalmente em ambientes de maior risco climático, estabelecendo uma relação direta entre ecofisiologia e utilização de microrganismos promotores de crescimento (Sousa et al., 2023).

Azospirillum brasilense Ab-V5 e Ab-V6

A inoculação com *Azospirillum brasilense* constitui uma das principais tecnologias microbiológicas empregadas no milho no Brasil. As estirpes Ab-V5 e Ab-V6 apresentam capacidade de promover crescimento vegetal por mecanismos que ultrapassam a fixação biológica de nitrogênio, incluindo alterações no sistema radicular e maior capacidade da planta de explorar água e nutrientes no solo (Barbosa et al., 2022; Hungria; Nogueira, 2022).

Uma meta-análise envolvendo 60 estudos, 103 experimentos de campo e 54 localidades brasileiras demonstrou que a inoculação do milho com *A. brasi-*

lense promove crescimento do sistema radicular, aumenta a concentração de N nas folhas e nos grãos e apresenta resposta positiva sobre a produtividade em diferentes condições edafoclimáticas. Os resultados também indicaram maior eficiência da inoculação via sementes em relação à aplicação foliar (Barbosa et al., 2022).

O posicionamento das estirpes Ab-V5 e Ab-V6 deve, portanto, considerar sua atuação como promotoras do crescimento e da eficiência de utilização dos recursos. Maior desenvolvimento radicular pode favorecer a exploração do perfil do solo e contribuir para a aquisição de água e nutrientes, característica particularmente importante quando a cultura enfrenta períodos de restrição hídrica (Barbosa et al., 2022; Hungria; Nogueira, 2022).

Bacillus aryabhattai no milho

Bacillus aryabhattai apresenta potencial como bactéria promotora de crescimento e agente de mitigação dos efeitos provocados pelos estresses abióticos. Em milho submetido a diferentes disponibilidades de água e salinidade, a inoculação com a bactéria favoreceu as trocas gasosas, aumentando assimilação de CO_2, condutância estomática e concentração interna de CO_2 sob condições de estresse (Sousa et al., 2023).

Além dos efeitos fisiológicos, a cepa CMAA 1363 de *B. aryabhattai* apresenta evidências específicas de promoção do crescimento do milho. Estudos brasileiros avaliaram essa bactéria inclusive em comparação com inoculante comercial contendo *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6, demonstrando seu potencial para integrar programas de manejo microbiológico da cultura (Fuga et al., 2023).

Os efeitos de *B. aryabhattai* tornam-se particularmente interessantes em condições de déficit hídrico. Evidências recentes indicam respostas envolvendo conservação de água, atividade antioxidante, proteção do aparato fotossintético e desenvolvimento radicular, demonstrando que a utilização da bactéria pode atuar diretamente sobre mecanismos ecofisiológicos relacionados à tolerância do milho ao estresse (Sousa et al., 2023).

Coinoculação de *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 com *Bacillus aryabhattai*

A coinoculação permite associar microrganismos com diferentes mecanismos de promoção de crescimento. No milho, a combinação de *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 com *B. aryabhattai* apresenta interesse técnico por integrar os efeitos do *Azospirillum* sobre crescimento radicular e nutrição aos mecanismos de *Bacillus* relacionados à promoção do crescimento e mitigação de estresses abióticos (Barbosa et al., 2022; Sousa et al., 2023).

Em estudo recente conduzido em condições de campo e déficit hídrico, foi avaliada diretamente a coinoculação de *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 com *B. aryabhattai* CCT8087 em milho. O experimento utilizou as estirpes de *A. brasilense* associadas a *B. aryabhattai* para investigar possíveis efeitos complementares sobre o desempenho da cultura sob diferentes disponibilidades de água, reforçando o interesse dessa associação para ambientes sujeitos à restrição hídrica (Silva et al., 2026).

Do ponto de vista técnico, a coinoculação deve ser compreendida como ferramenta complementar ao manejo da fertilidade e da água, e não como substituição automática da adubação ou de outras práticas agronômicas. A magnitude das respostas depende do híbrido, ambiente, fertilidade do solo, disponibilidade hídrica, tratamento de sementes, compatibilidade entre produtos e capacidade de estabelecimento dos microrganismos (Barbosa et al., 2022; Silva et al., 2026).

Fungos micorrízicos arbusculares

Os fungos micorrízicos arbusculares ampliam a interface entre raízes e solo por meio das hifas extrarradiculares, favorecendo principalmente a aquisição de nutrientes de menor mobilidade e modificando as relações hídricas da planta. No milho, a associação micorrízica apresenta potencial para aumentar a eficiência de uso da água e contribuir para a tolerância ao déficit hídrico (Gong et al., 2023).

Os efeitos da micorrização variam ao longo do desenvolvimento da cultura. Evidências recentes demonstram que a funcionalidade dos fungos micorrízicos sob déficit hídrico depende do estádio de crescimento, podendo modificar ab-

sorção de nutrientes, atividade antioxidante, eficiência de uso da água e produtividade, com importância da colonização estabelecida desde as fases iniciais da cultura (Li et al., 2024).

A associação entre fungos micorrízicos e bactérias promotoras de crescimento também apresenta potencial. Em condições de solo mais seco, a coinoculação de micorrizas e rizobactérias favoreceu respostas fisiológicas das raízes e folhas e aumentou a tolerância do milho ao déficit hídrico, demonstrando a possibilidade de integrar diferentes grupos de microrganismos no manejo biológico da cultura (Khan et al., 2024).

Bioestimulantes e extratos vegetais

Bioestimulantes podem complementar o manejo microbiológico ao atuar sobre metabolismo, ajuste osmótico e sistema antioxidante. Em milho submetido à seca, aplicações de extratos vegetais e produtos bioestimulantes têm demonstrado capacidade de modificar crescimento, estado hídrico e mecanismos antioxidantes, reduzindo parte dos efeitos provocados pela deficiência de água (Hassan et al., 2024).

Extratos de algas apresentam interesse por conter compostos capazes de modular processos fisiológicos e respostas aos estresses. Entretanto, os efeitos dependem da espécie utilizada, composição do extrato, concentração, estádio da cultura e condições ambientais, sendo necessário posicionar esses produtos como ferramentas complementares ao manejo, e não como tecnologias isoladas capazes de eliminar os efeitos do estresse ambiental (Hassan et al., 2024).

Posicionamento técnico dos bioinsumos no milho

O posicionamento dos bioinsumos deve considerar a função de cada tecnologia. *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 apresenta base científica consolidada para promoção do crescimento radicular, nutrição e produtividade; *B. aryabhattai* amplia o interesse para condições de estresse hídrico e salino; enquanto os fungos micorrízicos atuam principalmente sobre a interface solo–raiz, aquisição de nutrientes e relações hídricas (Barbosa et al., 2022; Sousa et al., 2023; Li et al., 2024).

A coinoculação de *A. brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 com *B. aryabhattai* representa uma estratégia particularmente interessante para ambientes sujeitos à restrição hídrica, pois permite combinar diferentes mecanismos biológicos dentro do mesmo manejo. Entretanto, a resposta deve ser interpretada em conjunto com disponibilidade de água, fertilidade, híbrido, população de plantas e manejo nutricional (Silva et al., 2026).

Assim, a construção de um sistema mais resiliente depende da integração entre genética, ambiente, nutrição e manejo biológico. A utilização racional de inoculantes, coinoculantes, micorrizas e bioestimulantes pode contribuir para manter crescimento radicular, relações hídricas e atividade fotossintética, principalmente em condições nas quais temperatura elevada e déficit hídrico limitam o potencial produtivo do milho (Djalovic et al., 2024; Sousa et al., 2023; Khan et al., 2024).

CONCLUSÕES

Temperaturas elevadas e déficit hídrico podem comprometer a fotossíntese, o desenvolvimento reprodutivo e a produtividade do milho.

A inoculação com *Azospirillum brasilense* Ab-V5 e Ab-V6 apresenta base científica consistente para promoção do crescimento e melhoria da eficiência de utilização dos recursos pela cultura. A associação com *Bacillus aryabhattai* amplia o potencial do manejo biológico, especialmente em condições de restrição hídrica.

A integração entre coinoculação, fungos micorrízicos, bioestimulantes, nutrição e manejo hídrico constitui uma estratégia promissora para aumentar a eficiência fisiológica e a resiliência do milho aos estresses ambientais.

REFERÊNCIAS

Barbosa, J. Z.; Hungria, M.; Sena, J. V. S.; Poggere, G.; Reis, A. R.; Corrêa, R. S. Meta-analysis of maize responses to *Azospirillum brasilense* inoculation in Brazil: benefits and lessons to improve inoculation efficiency. *Applied Soil Ecology*, v. 170, 104276, 2022. DOI: 10.1016/j.apsoil.2021.104276.

Djalovic, I.; et al. Maize and heat stress: physiological, genetic, and molecular insights. *The Plant Genome*, v. 17, e20378, 2024. DOI: 10.1002/tpg2.20378.

Fuga, C. A. G.; Caixeta, G. A. N.; Caixeta, C. F.; Melo, I. S. Promoção de crescimento no milho (*Zea mays* L.) por *Bacillus aryabhattai* cepa CMAA 1363. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, v. 18, n. 3, 2023. DOI: 10.5039/agraria.v18i3a3340.

Gong, M.; Bai, N.; Wang, P.; Su, J.; Chang, Q.; Zhang, Q. Co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes under drought stress: synergistic or competitive effects on maize growth, photosynthesis, root hydraulic properties and aquaporins? *Plants*, v. 12, n. 14, 2596, 2023. DOI: 10.3390/plants12142596.

Hungria, M.; Nogueira, M. A. Inoculação do milho com as estirpes Ab-V5 e Ab-V6 de *Azospirillum brasilense*: redução na adubação nitrogenada e mitigação na emissão de gases de efeito estufa. Londrina: Embrapa Soja, 2022. 36 p. (Documentos, 450).

Khan, W.; Zhu, Y.; Khan, A.; Zhao, L.; Yang, Y. M.; Wang, N.; Hao, M.; Ma, Y.; Nepal, J.; Ullah, F.; et al. Above- and below-ground feedback loop of maize is jointly enhanced by plant growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi in drier soil. *Science of the Total Environment*, v. 917, 170417, 2024. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.170417.

Li, et al. Functionality of arbuscular mycorrhizal fungi varies across different growth stages of maize under drought conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 213, 108839, 2024. DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108839.

Ruan, M.; Zhao, H.; Wen, Y.; Chen, H.; He, F.; Hou, X.; Song, X.; Jiang, H.; Ruan, Y. L.; Wu, L.; et al. The complex transcriptional regulation of heat stress response in maize. *Stress Biology*, v. 4, 24, 2024.

Sousa, H. C.; Sousa, G. G.; Viana, T. V. A.; Pereira, A. P. A.; Lessa, C. I. N.; Souza, M. V. P.; Guilherme, J. M. S.; Goes, G. F.; Alves, F. G. S.; Silva, F. D. B. *Bacillus aryabhattai* mitigates the effects of salt and water stress on the agronomic performance of maize under an agroecological system. *Agriculture*, v. 13, n. 6, 1150, 2023. DOI: 10.3390/agriculture13061150.

CAPÍTULO 5

CANA-DE-AÇÚCAR: BASES ECOFISIOLÓGICAS DO CRESCIMENTO, ACÚMULO DE SACAROSE E MANEJO DA CULTURA

Allan Mayron Rodrigues Costa
Marlene Evangelista Vieira
Bianca Cristina Vergolino Bastos
Gustavo Ferreira da Silva
Jamile do Nascimento Santos
Iracema Alves Manoel Degaspari
Eduardo de Castro Mattos
Antonio Carlos Inforçato Rodrigues
Dioclea Almeida Seabra Silva
Alane Oliveira da Silva

Resumo: A cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.) é uma gramínea de metabolismo fotossintético C4 cuja produtividade resulta da integração entre estabelecimento da cultura, perfilhamento, formação do dossel, interceptação da radiação solar, fotossíntese, disponibilidade hídrica e nutricional, crescimento dos colmos e partição de carbono para armazenamento de sacarose. Diferentemente das culturas em que o produto econômico corresponde a sementes ou frutos, a cana acumula elevada concentração de sacarose no parênquima dos colmos, estabelecendo uma relação fonte–dreno particular entre folhas fotossinteticamente ativas e tecidos de crescimento e armazenamento. Durante o estabelecimento, a dinâmica de emissão, competição e mortalidade dos perfilhos determina o número de colmos industrializáveis e modifica precocemente a relação entre oferta e demanda de fotoassimilados. Posteriormente, a elongação dos colmos constitui importante dreno de carbono, enquanto a progressiva redução da demanda por crescimento favorece o armazenamento de sacarose durante a maturação. A disponibilidade hídrica exerce forte controle sobre expansão foliar, perfilhamento, crescimento dos colmos, fotossíntese e produtividade, sendo a fase de elongação particularmente sensível à seca. Nitrogênio, potássio e manejo dos resíduos culturais também interferem no funcionamento fisiológico e na longevidade produtiva do canavial. Este capítulo discute as bases ecofisiológicas da formação da produtividade da cana-de-açúcar e relaciona perfilhamento, arquitetura do dossel, relações hídricas, crescimento dos colmos, relações fonte–dreno, acúmulo de sacarose, maturação e manejo de soqueiras à expressão do potencial produtivo da cultura.

Palavras-chave: *Saccharum* spp.; fotossíntese C4; perfilhamento; relações fonte–dreno; sacarose; déficit hídrico; maturação.

INTRODUÇÃO

A cana-de-açúcar apresenta elevada capacidade de produção de biomassa e armazenamento de carbono nos colmos, característica que sustenta sua utilização para produção de açúcar, etanol e biomassa destinada à geração de energia. A produtividade agrícola e tecnológica da cultura depende, entretanto, de processos fisiológicos distintos: a formação de biomassa determina a quantidade potencial de colmos produzida por unidade de área, enquanto a partição e o armazenamento de carbono na forma de sacarose determinam grande parte da qualidade tecnológica da matéria-prima (Saez; Mariotti; Vega, 2019; Mehdi et al., 2024).

Por apresentar metabolismo C4, a cana possui mecanismo bioquímico de concentração de CO_2 associado à elevada eficiência fotossintética em condições favoráveis de radiação e temperatura. Entretanto, elevada capacidade fotossintética foliar não determina isoladamente o rendimento de açúcar. O carbono assimilado precisa ser exportado pelas folhas, transportado pelo floema e utilizado pelos tecidos em crescimento ou armazenado no parênquima dos colmos, fazendo com que a produtividade dependa da coordenação entre órgãos fonte e dreno (Saez; Mariotti; Vega, 2019; Mehdi et al., 2024). O estabelecimento do dossel constitui outro componente central da ecofisiologia da cultura. Diferenças varietais em tamanho e número de folhas verdes, perfilhamento, emergência dos colmos e coeficiente de extinção da luz modificam a velocidade de fechamento do dossel e a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa interceptada. Em estudo conduzido com 27 variedades brasileiras, Dias et al. (2020) demonstraram ampla variação genética em características associadas ao desenvolvimento do dossel e à interceptação luminosa, evidenciando a importância da interação genótipo × ambiente × manejo.

O perfilhamento possui papel particularmente importante porque define grande parte da população de colmos. Durante o desenvolvimento inicial ocorre emissão de elevado número de perfilhos, seguida por competição e mortalidade de parte desses indivíduos. Saez, Mariotti e Vega (2019) demonstraram que a dinâmica de perfilhamento esteve fortemente associada à precocidade do acú-

mulo de sacarose, evidenciando que processos ocorridos no início do ciclo podem influenciar características tecnológicas observadas meses depois. A água também exerce controle determinante sobre o crescimento da cultura. O déficit hídrico reduz crescimento, fotossíntese e produção de açúcar, mas a magnitude das respostas depende do genótipo, estádio de desenvolvimento e capacidade fisiológica de aclimatação. Garcia et al. (2020) demonstraram diferenças entre genótipos contrastantes quanto à resposta fotossintética e ao metabolismo de açúcares sob deficiência hídrica e após reidratação, enquanto Qin et al. (2023) identificaram a fase de elongação dos colmos como período particularmente vulnerável à seca.

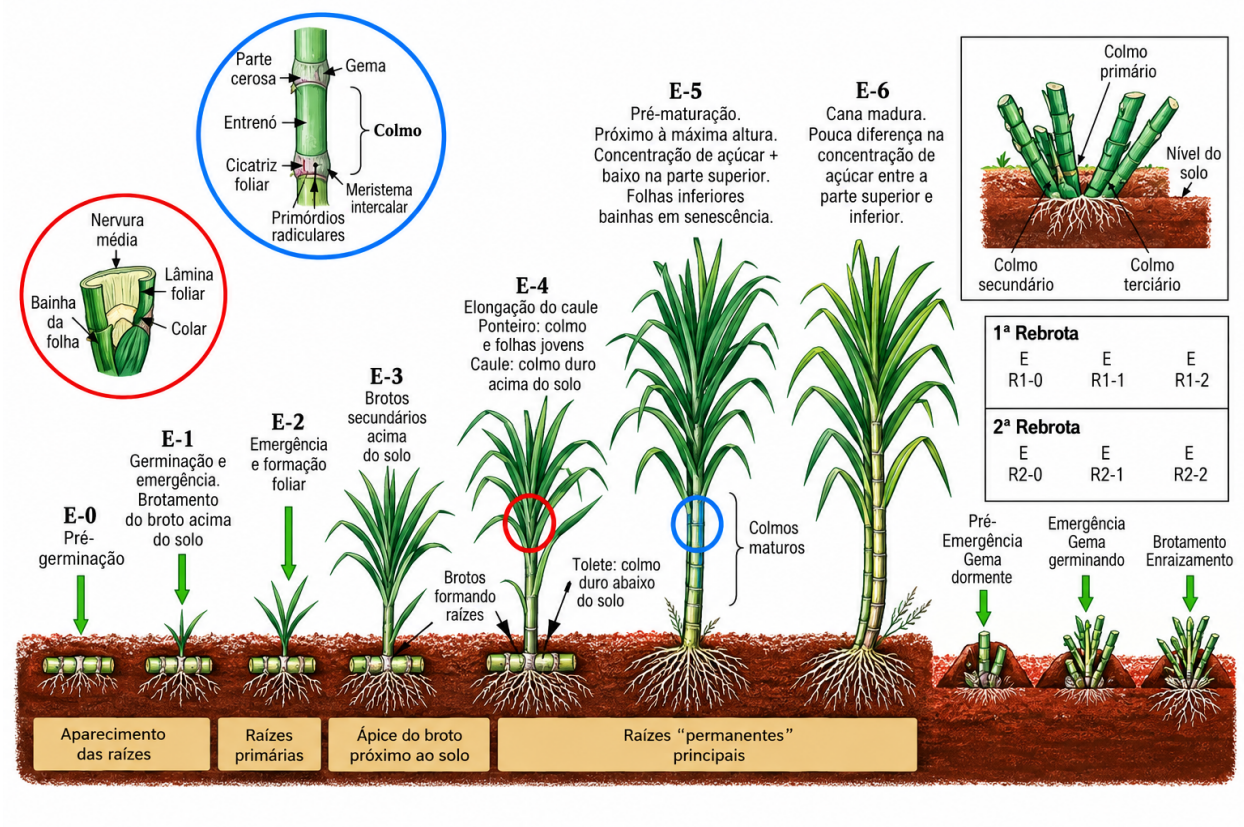
A produtividade da cana deve, portanto, ser interpretada como resultado de processos fisiológicos que se sucedem e interagem durante um ciclo relativamente longo. Estabelecimento, perfilhamento, fechamento do dossel, elongação dos colmos, acúmulo de biomassa, armazenamento de sacarose e maturação apresentam exigências ambientais e fisiológicas distintas. Este capítulo discute esses processos e suas relações com o manejo da cultura, enfatizando a integração entre genótipo, ambiente, água, nutrição e sistema de produção (Dias et al., 2020; Saez; Mariotti; Vega, 2019).

DESENVOLVIMENTO

Crescimento, desenvolvimento e estabelecimento da cultura

O ciclo da cana-de-açúcar pode ser compreendido fisiologicamente pela sucessão entre estabelecimento, perfilhamento, crescimento intenso dos colmos e maturação. Essas fases não possuem limites completamente rígidos, mas apresentam predominância de processos específicos. Inicialmente, a cultura investe recursos no estabelecimento de folhas, raízes e perfilhos; posteriormente, aumenta a interceptação da radiação e a produção de biomassa; e, em fases mais avançadas, uma parcela crescente do carbono pode ser direcionada ao armazenamento de sacarose nos colmos (Saez; Mariotti; Vega, 2019; Botha et al., 2023).

Figura 3. Estádios fenológicos de desenvolvimento da cultura da cana-de-açúcar.



Fonte: Nakano (2011).

O estabelecimento adequado da área foliar é essencial porque determina a capacidade inicial de captura da radiação. Dias et al. (2020), avaliando variedades brasileiras sob condições tropicais não limitantes, observaram diferenças genéticas em características como tamanho das folhas, número de folhas verdes, perfilhamento, emergência dos colmos e coeficiente de extinção luminosa. Essas diferenças modificaram a velocidade de fechamento do dossel e demonstraram que cultivares distintas podem explorar a radiação de maneira diferente.

A velocidade de estabelecimento também possui implicações para o manejo. Variedades que fecham rapidamente o dossel podem interceptar maior proporção da radiação nas fases iniciais, enquanto materiais de desenvolvimento mais lento permanecem por mais tempo com parte da radiação atingindo a superfície do solo. Entretanto, a superioridade de determinado padrão depende das condições ambientais e do sistema de cultivo, razão pela qual Dias et al. (2020) destacam a necessidade de incorporar características varietais na interpretação das interações genótipo × ambiente × manejo.

Perfilhamento e formação da população de colmos

O perfilhamento determina a formação inicial da população de colmos. Após o estabelecimento, gemas basais originam novos perfilhos, aumentando rapidamente o número de indivíduos por unidade de área. Entretanto, nem todos sobrevivem até a colheita. À medida que a cultura cresce, intensifica-se a competição por radiação, água e nutrientes, ocorrendo mortalidade de parte dos perfilhos e estabilização progressiva da população de colmos industrializáveis (Saez; Mariotti; Vega, 2019). Saez, Mariotti e Vega (2019) demonstraram que a dinâmica de aparecimento e mortalidade dos perfilhos possui relação estreita com o acúmulo posterior de sacarose. Em cinco genótipos comerciais acompanhados durante três anos, a dinâmica do perfilhamento explicou 68% da variação total observada na dinâmica de acúmulo de sacarose. Genótipos precoces apresentaram menor tempo térmico até o final da mortalidade de perfilhos e maior concentração de açúcar nesse momento.

Esses resultados mostram que perfilhamento não deve ser interpretado apenas como mecanismo de formação do número de colmos. Cada perfilho constitui um dreno em crescimento e, portanto, modifica a demanda coletiva por carbono. Uma população muito elevada durante as fases iniciais aumenta a quantidade de tecidos consumidores de assimilados; posteriormente, a mortalidade dos perfilhos modifica novamente o equilíbrio entre capacidade fotossintética e demanda por crescimento (Saez; Mariotti; Vega, 2019). A capacidade de perfilhamento também apresenta componente genético. Dias et al. (2020) identificaram diferenças entre variedades brasileiras para características relacionadas à emissão e ao estabelecimento dos colmos. Consequentemente, espaçamento, população inicial e escolha varietal devem ser analisados de maneira integrada, pois modificam a velocidade de ocupação do espaço e a estrutura final do dossel.

Arquitetura do dossel e interceptação da radiação

A produção de biomassa depende da quantidade de radiação fotossinteticamente ativa interceptada e da eficiência com que essa energia é convertida em matéria seca. Durante o desenvolvimento inicial, o aumento do índice de

área foliar eleva progressivamente a interceptação da radiação até que o dossel se aproxime do fechamento. A velocidade desse processo depende de emissão e expansão das folhas, perfilhamento, população de colmos e arquitetura varietal (Dias et al., 2020). A distribuição da radiação dentro do dossel é influenciada pelo coeficiente de extinção luminosa. Variedades com arquitetura foliar distinta podem apresentar diferentes padrões de penetração da luz mesmo quando possuem área foliar semelhante. Dias et al. (2020) determinaram parâmetros específicos para 27 variedades brasileiras e demonstraram que diferenças em características do dossel permitiram distinguir a dinâmica de interceptação da radiação entre materiais genéticos.

A arquitetura adequada precisa equilibrar interceptação e distribuição da luz. O fechamento rápido do dossel aumenta a proporção de radiação capturada pela cultura, mas o sombreamento intenso pode reduzir a contribuição fotossintética das folhas inferiores. A eficiência do sistema depende, portanto, não apenas da quantidade total de folhas, mas de sua disposição espacial, longevidade e capacidade de manter atividade fotossintética ao longo do ciclo (Dias et al., 2020). Essas características também possuem importância para modelagem e planejamento do manejo. Ao incorporar parâmetros varietais de dossel ao APSIM-Sugar, Dias et al. (2020) conseguiram representar diferenças entre variedades na interceptação da radiação, criando base fisiológica para estudar respostas relacionadas à época de plantio, idade de colheita, irrigação e outras práticas de manejo.

Fotossíntese e produção de biomassa

A cana-de-açúcar utiliza a via fotossintética C4 e possui elevada capacidade de assimilação de carbono quando água, radiação, temperatura e nutrientes estão disponíveis em níveis adequados. As folhas completamente expandidas funcionam como principais órgãos fonte, assimilando CO_2 e exportando fotoassimilados para folhas jovens, raízes, perfilhos e colmos em crescimento ou armazenamento (Mehdi et al., 2024). Entretanto, a taxa fotossintética não permanece constante durante todo o ciclo. Mudanças na idade das folhas, disponibilidade hídrica, estado nutricional e demanda dos drenos alteram a assimilação de carbo-

no. O acúmulo de açúcares nos tecidos fonte também participa de mecanismos de sinalização capazes de regular a fotossíntese, demonstrando que a atividade foliar responde não apenas ao ambiente externo, mas também à demanda metabólica da planta (Mehdi et al., 2024).

O déficit hídrico exemplifica essa interação. Garcia et al. (2020) observaram redução do desempenho fisiológico em genótipos de cana submetidos à restrição de água, além de diferenças entre materiais tolerantes e suscetíveis. Os autores identificaram relações entre açúcares redutores, dissipação não fotoquímica de energia e capacidade de ajuste fisiológico, indicando participação do metabolismo de carboidratos na aclimatação ao estresse. A manutenção da atividade fotossintética também é importante nas soqueiras. Práticas que preservam fertilidade, cobertura do solo e funcionamento do sistema radicular podem favorecer manutenção da área foliar e produção de biomassa nos ciclos subsequentes. Shukla et al. (2022) observaram que estratégias envolvendo manejo da palhada e *Trichoderma harzianum* modificaram fotossíntese, atributos do solo e produtividade da cana-soca, evidenciando a interação entre manejo do solo e funcionamento fisiológico da parte aérea.

Relações fonte-dreno

A relação fonte-dreno constitui um dos conceitos centrais para compreender a produtividade da cana. As folhas maduras constituem as principais fontes de carbono, enquanto folhas jovens, raízes, perfilhos e regiões de elongação dos colmos funcionam como drenos de crescimento. À medida que os entrenós amadurecem, o colmo passa também a atuar como importante dreno de armazenamento de sacarose (Saez; Mariotti; Vega, 2019; Mehdi et al., 2024). Essa característica diferencia a cana de culturas nas quais o carbono é armazenado predominantemente em sementes ou frutos. Na cana, o próprio órgão vegetativo que cresce longitudinalmente transforma-se progressivamente em compartimento de armazenamento. Consequentemente, crescimento estrutural e acúmulo de sacarose competem e se complementam ao longo do desenvolvimento dos entrenós (Botha et al., 2023).

Botha et al. (2023) demonstraram experimentalmente a importância do tamanho e da elongação dos entrenós para a força do dreno. A redução da elonga-

ção por interferência na biossíntese de giberelinas modificou o crescimento dos entrenós e a utilização dos açúcares, mostrando que a força do dreno depende da capacidade física e metabólica dos tecidos em crescimento. Saez, Mariotti e Vega (2019) complementam essa interpretação ao demonstrarem que relações fonte-dreno estabelecidas ainda durante o perfilhamento estão associadas à precocidade de acúmulo de sacarose. Portanto, a capacidade de armazenar açúcar no final do ciclo não depende exclusivamente de processos iniciados durante a maturação; ela é parcialmente condicionada pela trajetória de crescimento e pela dinâmica dos drenos estabelecida anteriormente.

Crescimento e elongação dos colmos

O crescimento dos colmos representa uma das fases de maior acumulação de biomassa da cultura. A elongação ocorre predominantemente nos entrenós superiores em desenvolvimento, nos quais divisão e expansão celular aumentam rapidamente o comprimento e a massa dos tecidos. Esses entrenós funcionam como drenos intensos para carboidratos, água e nutrientes (Botha et al., 2023). Botha et al. (2023) mostraram que a elongação dos entrenós superiores está intimamente associada à força do dreno. Quando o crescimento foi restringido experimentalmente, ocorreu alteração na utilização dos açúcares, reforçando que tecidos em elongação competem pelo carbono que, em outras circunstâncias, poderia ser direcionado ao armazenamento.

A disponibilidade hídrica é especialmente importante durante essa fase. Qin et al. (2023), ao analisarem a relação entre demanda hídrica, seca e produtividade, identificaram a fase de elongação dos colmos como a mais vulnerável ao déficit hídrico. Nesse período também ocorreu a maior demanda de água da cultura, evidenciando a associação entre intenso crescimento estrutural e elevada necessidade hídrica. A restrição de água durante a elongação reduz expansão celular e crescimento dos colmos, diminuindo o potencial de produção de biomassa. Embora restrições moderadas em fases posteriores possam favorecer a redução do crescimento vegetativo e contribuir para a maturação, déficits severos durante a fase de formação da biomassa comprometem a quantidade de colmo disponível para posterior armazenamento de sacarose (Garcia et al., 2020; Qin et al., 2023).

Acúmulo e metabolismo da sacarose

A sacarose produzida nas folhas é transportada pelo floema até os tecidos dreno. Nos colmos, seu destino depende do estádio de desenvolvimento dos entrenós. Tecidos jovens apresentam elevada demanda por carbono para respiração, síntese estrutural e crescimento, enquanto entrenós mais maduros reduzem progressivamente a utilização dos carboidratos para expansão e aumentam a capacidade de armazenamento (Botha et al., 2023; Mehdi et al., 2024). O acúmulo de sacarose é regulado por uma rede de processos que envolve síntese, degradação, transporte e compartimentalização. Enzimas como sacarose-fosfato sintase, sacarose sintase e invertases participam do metabolismo dos açúcares, enquanto transportadores de membrana controlam etapas da movimentação e armazenamento. Mehdi et al. (2024) destacam que mecanismos de regulação gênica e pós-transcricional também participam do controle da acumulação de sacarose.

O teor final de açúcar, portanto, não resulta apenas da capacidade fotossintética das folhas. A força dos drenos, transporte de sacarose, metabolismo dos entrenós e capacidade de armazenamento participam da determinação do resultado final. Essa interpretação ajuda a explicar por que genótipos com elevada fotossíntese não necessariamente apresentam maior concentração de sacarose nos colmos (Saez; Mariotti; Vega, 2019; Mehdi et al., 2024). A dinâmica temporal também é relevante. Saez, Mariotti e Vega (2019) verificaram que diferenças genotípicas na concentração final e na precocidade de maturação estavam associadas à dinâmica anterior de perfilhamento e às relações fonte-dreno. O resultado reforça que o processo de formação da qualidade tecnológica deve ser interpretado durante todo o desenvolvimento e não somente nas semanas que antecedem a colheita.

Maturação

A maturação corresponde a uma fase em que a taxa de crescimento vegetativo diminui relativamente à capacidade de armazenamento de sacarose. A redução da elongação dos entrenós diminui parte da demanda por carbono destinada à formação estrutural, permitindo maior retenção de sacarose nos tecidos maduros do colmo. Assim, crescimento e maturação representam processos fi-

siologicamente interligados (Botha et al., 2023; Mehdi et al., 2024). A maturação não significa simples interrupção do crescimento. O conteúdo de açúcar resulta do balanço entre assimilação, transporte, utilização metabólica, armazenamento e eventual remobilização. Mehdi et al. (2024) demonstram que transportadores, enzimas do metabolismo da sacarose e mecanismos regulatórios participam ativamente da determinação desse balanço.

O genótipo modifica a velocidade com que esse processo ocorre. Saez, Mariotti e Vega (2019) encontraram diferenças expressivas no tempo térmico necessário para atingir a máxima concentração de sacarose entre os materiais avaliados. Genótipos classificados como precoces atingiram o máximo teor em menor tempo térmico, demonstrando que maturação possui forte componente genético.

Do ponto de vista de manejo, a colheita deve coincidir com uma condição em que produtividade de colmos e concentração de açúcares resultem em elevada produtividade de açúcar por área. Colher excessivamente cedo pode limitar o acúmulo de sacarose, enquanto prolongar excessivamente o ciclo pode não produzir ganhos proporcionais e ainda expor o canavial a condições ambientais desfavoráveis. A definição do momento de colheita deve, portanto, considerar variedade, ambiente e dinâmica de maturação (Saez; Mariotti; Vega, 2019).

Relações Hídricas e Déficit Hídrico

A elevada produção de biomassa da cana está associada a grande demanda de água ao longo do ciclo. A água mantém turgor celular, expansão foliar e dos entrenós, abertura estomática, transporte de nutrientes e resfriamento das folhas pela transpiração. Quando a disponibilidade diminui, a cultura reduz crescimento e modifica seu metabolismo para conservar água e manter a integridade celular (Garcia et al., 2020). Garcia et al. (2020) compararam genótipos tolerante e suscetível submetidos a condições irrigadas, déficit hídrico e reidratação. As respostas incluíram alterações na fotossíntese, transporte de elétrons, dissipação de energia e concentração de açúcares foliares. A análise multivariada indicou que açúcares redutores e dissipação não fotoquímica estiveram associados aos mecanismos de ajuste do material tolerante.

Esses resultados demonstram que os açúcares não atuam apenas como produtos da fotossíntese. Sob estresse, compostos solúveis podem participar do ajuste osmótico e de mecanismos relacionados à manutenção da homeostase celular. A capacidade de reorganizar o metabolismo durante a restrição e recuperar o funcionamento após a reidratação constitui, portanto, característica importante da tolerância fisiológica (Garcia et al., 2020). Em escala de produção, o efeito da seca depende do momento em que ocorre. Qin et al. (2023) identificaram maior vulnerabilidade durante a elongação dos colmos, fase caracterizada simultaneamente por elevada demanda hídrica. Eventos severos e prolongados durante esse período apresentaram forte relação com redução do rendimento, demonstrando que o manejo da água deve priorizar os estádios de maior crescimento.

Nutrição nitrogenada

O N participa da formação de proteínas, enzimas, ácidos nucleicos, clorofila e tecidos vegetativos, exercendo forte influência sobre área foliar, perfilhamento e produção de biomassa. Contudo, a resposta da cana à fertilização depende do ciclo, ambiente, solo, variedade, histórico de manejo e disponibilidade de N proveniente da matéria orgânica e de resíduos culturais (Tenelli et al., 2021). A fertilização nitrogenada não deve ser interpretada apenas pela resposta imediata de uma safra. Tenelli et al. (2021), em experimentos conduzidos durante quatro ciclos de soqueira em solos de diferentes texturas, observaram que o histórico com planta de cobertura leguminosa modificou a resposta posterior da cultura ao N mineral. A *Crotalaria spectabilis* aumentou o rendimento médio da cana em comparação ao pousio sem exigir N adicional na mesma magnitude.

O trabalho também demonstra a importância da ciclagem de nutrientes. A planta de cobertura aumentou o estoque de N e o carbono da biomassa microbiana e reduziu a dependência do fertilizante nitrogenado nos ciclos seguintes. Dessa forma, a eficiência nutricional da cana precisa ser interpretada na escala do sistema de produção e não apenas pela dose aplicada diretamente em uma única soqueira (Tenelli et al., 2021). Em estudo de longa duração envolvendo cana-planta e soqueiras, diferentes níveis de N também modificaram características de crescimento, produtividade e qualidade em cultivares de cana, evidenciando

interação entre genótipo e disponibilidade nutricional. Doses excessivas, entretanto, podem favorecer crescimento vegetativo sem incremento proporcional da produção de açúcar, reforçando a necessidade de equilibrar produção de biomassa e maturação (Liu et al., 2020).

Potássio e regulação fisiológica

O potássio participa da regulação osmótica, abertura e fechamento estomático, ativação enzimática e transporte de fotoassimilados, sendo particularmente relevante para uma cultura que transporta e armazena grandes quantidades de sacarose. Sua disponibilidade influencia crescimento, fotossíntese e relações hídricas e pode modificar a capacidade da planta de responder ao déficit de água (Silva et al., 2020). Silva et al. (2020) demonstraram que a suplementação com K favoreceu ajuste osmótico e eficiência de uso da água em cana submetida à deficiência hídrica. Esses resultados reforçam que o estado nutricional interfere na resposta fisiológica ao ambiente e que tolerância ao estresse não deve ser interpretada exclusivamente como característica genética.

Em cana-soca, Srivastava et al. (2023) observaram incremento no perfilhamento e na taxa fotossintética com fornecimento de K. Os resultados relacionaram a nutrição potássica a melhorias em características de crescimento, produção de colmos e açúcar, evidenciando que o nutriente participa tanto do estabelecimento da população quanto do funcionamento fisiológico das folhas. O manejo de K deve, entretanto, considerar disponibilidade no solo, exportação pela colheita, textura, capacidade de troca catiônica e produtividade esperada. A elevada remoção de biomassa em sucessivos cortes pode aumentar a importância da reposição do nutriente, especialmente em ambientes de menor capacidade de retenção (Srivastava et al., 2023).

Cana-soca e longevidade do canavial

Após a colheita, a brotação das gemas remanescentes origina a soqueira. Diferentemente da cana-planta, esse ciclo inicia com sistema radicular e estruturas subterrâneas previamente estabelecidos, mas sua capacidade produtiva depende da sobrevivência das gemas, condições físicas e químicas do solo, disponibilidade hídrica, nutrição e sanidade das plantas (Tenelli et al., 2021).

A manutenção dos resíduos culturais modifica o microambiente do solo e a ciclagem de nutrientes. Shukla et al. (2022) demonstraram que diferentes formas de manejo da palhada, combinadas com *Trichoderma harzianum*, influenciaram atividade fotossintética, carbono do solo, microbiota e produtividade da soqueira. Em determinadas combinações, a produtividade de açúcar foi superior à condição em que os resíduos foram removidos. Esses resultados evidenciam que o manejo da soqueira precisa considerar processos que ocorrem simultaneamente acima e abaixo do solo. Cobertura, decomposição dos resíduos, atividade microbiana, disponibilidade de nutrientes, desenvolvimento radicular e funcionamento fotossintético formam um sistema integrado que determina a capacidade de rebrota e a persistência produtiva do canavial (Shukla et al., 2022; Tenelli et al., 2021).

A redução progressiva da produtividade ao longo dos cortes não decorre de um único mecanismo. Compactação, falhas na população, restrições radiculares, desequilíbrios nutricionais, condições hídricas e alterações fisiológicas podem atuar simultaneamente. Portanto, a decisão sobre manutenção ou renovação do canavial deve considerar a evolução da produtividade e as causas agronômicas responsáveis pela perda de desempenho (Tenelli et al., 2021).

Integração ecofisiológica do manejo

O manejo ecofisiológico da cana-de-açúcar deve buscar a formação rápida de um dossel eficiente, estabelecimento de população adequada de colmos, manutenção da atividade fotossintética e do crescimento durante a fase de maior produção de biomassa e posterior transição para maior armazenamento de sacarose. Cada variedade pode apresentar dinâmica própria de perfilhamento, interceptação luminosa, crescimento e maturação, tornando indispensável considerar o componente genético nas decisões de manejo (Dias et al., 2020; Saez; Mariotti; Vega, 2019).

Água e nutrientes precisam acompanhar essa dinâmica. Durante estabelecimento, perfilhamento e elongação, limitações severas reduzem formação da estrutura produtiva; posteriormente, a redução do crescimento vegetativo participa da mudança na relação entre crescimento e armazenamento. Isso não significa que estresses intensos sejam desejáveis durante a maturação,

mas que a exigência fisiológica da cultura muda ao longo do ciclo (Garcia et al., 2020; Qin et al., 2023).

A produtividade de açúcar por área resulta, portanto, da combinação entre quantidade de colmos e concentração de sacarose. Estratégias que aumentam excessivamente o crescimento sem favorecer maturação podem produzir grande biomassa com qualidade tecnológica inferior, enquanto práticas que antecipam excessivamente a restrição ao crescimento podem limitar a quantidade de colmo formada. O manejo deve equilibrar esses dois componentes (Saez; Mariotti; Vega, 2019; Botha et al., 2023). Essa interpretação demonstra por que a ecofisiologia constitui ferramenta prática para o manejo da cultura. Variedade, ambiente de produção, água, nutrição, manejo da palhada, idade do canavial e época de colheita precisam ser analisados como componentes interdependentes de um sistema destinado a converter radiação, água e nutrientes em biomassa e, finalmente, em açúcar recuperável por unidade de área (Dias et al., 2020; Mehdi et al., 2024).

CONCLUSÕES

A produtividade da cana-de-açúcar resulta da integração entre estabelecimento, perfilhamento, interceptação da radiação, fotossíntese, crescimento dos colmos e armazenamento de sacarose. A característica distintiva da cultura é a utilização do colmo simultaneamente como órgão estrutural e importante dreno de armazenamento, tornando as relações fonte-dreno fundamentais para compreender a formação do rendimento agrícola e tecnológico.

O perfilhamento possui importância maior do que a simples definição do número de colmos. Sua dinâmica modifica a demanda por fotoassimilados durante o estabelecimento e apresenta relação com a precocidade do acúmulo de sacarose. Da mesma forma, características varietais do dossel determinam diferenças na velocidade de fechamento e na interceptação da radiação, demonstrando que perfilhamento e arquitetura precisam ser considerados conjuntamente no manejo.

REFERÊNCIAS

Botha, F. C.; Scalia, G.; Marquardt, A.; Wathen-Dunn, K. et al. Sink strength during sugarcane culm growth: size matters. *Sugar Tech*, v. 25, p. 1047–1060, 2023. DOI: 10.1007/s12355-023-01273-0.

Dias, H. B.; Inman-Bamber, G.; Everingham, Y.; Sentelhas, P. C.; Bermejo, R.; Christodoulou, D. Traits for canopy development and light interception by twenty-seven Brazilian sugarcane varieties. *Field Crops Research*, v. 249, 107716, 2020. DOI: 10.1016/j.fcr.2020.107716.

Garcia, F. H. S.; Mendonça, A. M. C.; Rodrigues, M.; Matias, F. I.; Silva Filho, M. P.; Santos, H. R. B.; Taffner, J.; Barbosa, J. P. R. A. D. Water deficit tolerance in sugarcane is dependent on the accumulation of sugar in the leaf. *Annals of Applied Biology*, v. 176, n. 1, p. 65–74, 2020. DOI: 10.1111/aab.12559.

Liu, X. et al. Long-term effects of different nitrogen levels on growth, yield, and quality in sugarcane. *Agronomy*, v. 10, n. 3, 353, 2020.

Mehdi, F.; Galani, S.; Wickramasinghe, K. P.; Zhao, P.; Lu, X.; Lin, X.; Xu, C.; Liu, H.; Li, X.; Liu, X. Current perspectives on the regulatory mechanisms of sucrose accumulation in sugarcane. *Heliyon*, v. 10, n. 5, e27277, 2024. DOI: 10.1016/j.heliyon.2024.e27277.

Qin, N.; Lu, Q.; Fu, G.; Wang, J.; Fei, K.; Gao, L. Assessing the drought impact on sugarcane yield based on crop water requirements and standardized precipitation evapotranspiration index. *Agricultural Water Management*, v. 275, 108037, 2023. DOI: 10.1016/j.agwat.2022.108037.

Saez, J. V.; Mariotti, J. A.; Vega, C. R. C. Source–sink relationships during early crop development influence earliness of sugar accumulation in sugarcane. *Journal of Experimental Botany*, v. 70, n. 19, p. 5157–5171, 2019. DOI: 10.1093/jxb/erz251.

Shukla, S. K.; Jaiswal, V. P.; Sharma, L.; Tiwari, R.; Pathak, A. D.; Gaur, A.; Awasthi, S. K.; Srivastava, A. Trash management and *Trichoderma harzianum* influencing photosynthesis, soil carbon sequestration, and growth and yield of sugarcane ratoon in subtropical India. *European Journal of Agronomy*, v. 141, 126631, 2022. DOI: 10.1016/j.eja.2022.126631.

Silva, A. A.; Linhares, P. C. A.; Andrade, L. I. F.; Chaves, J. T. L.; Barbosa, J. P. R. A. D.; Marchiori, P. E. R. Potassium supplementation promotes osmotic adjustment and increases water use efficiency in sugarcane under water deficit. 2020.

Srivastava, A. et al. Growth analysis in sugarcane ratoon crop as influenced by potassium nutrition in subtropical India. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, v. 54, n. 1, p. 83–95, 2023. DOI: 10.1080/00103624.2022.2109665.

Tenelli, S.; Otto, R.; Bordonal, R. O.; Carvalho, J. L. N. How do nitrogen fertilization and cover crop influence soil C-N stocks and subsequent yields of sugarcane? *Soil & Tillage Research*, v. 211, 104999, 2021. DOI: 10.1016/j.still.2021.104999.

CAPÍTULO 6

CAFÉ: ECOFISIOLOGIA DO CRESCIMENTO, FLORESCIMENTO, FRUTIFICAÇÃO E ESTRATÉGIAS DE MANEJO

Bianca Cristina Vergolino Bastos
Ingrid Melissa do Amaral Araújo
Juliana Joice Pereira Lima
Wendel Vanderley Torres dos Santos
Marlene Evangelista Vieira
Luis Fillipe Ferreira da Silva
Edinalva da Silva Gomes
Williane Ribeiro de Oliveira
Amanda Bernuci
Gessica Kaylane Pereira Carlos
Rebeca Vitória Costa de Oliveira
Elena Luiza Lima Silva

Resumo: O cafeeiro apresenta características ecofisiológicas particulares decorrentes de seu hábito perene, da sobreposição entre crescimento vegetativo e reprodutivo e da elevada dependência das condições ambientais para indução floral, desenvolvimento dos frutos e formação da produtividade. Em *Coffea arabica* L., temperatura, disponibilidade hídrica, radiação, estado nutricional e carga de frutos modificam crescimento dos ramos, fotossíntese, diferenciação das gemas, floração, expansão e enchimento dos frutos e formação da safra seguinte. A arquitetura da planta determina a distribuição da radiação dentro do dossel, enquanto a interação entre folhas fonte, ramos em crescimento e frutos estabelece intensa competição por fotoassimilados e nutrientes. A disponibilidade hídrica possui papel duplo na cultura: déficits controlados durante a fase de gemas florais podem participar da sincronização da florada após a reidratação, enquanto restrições severas durante crescimento e frutificação reduzem condutância estomática, assimilação de carbono, crescimento e produtividade. Temperaturas supraótimas também comprometem o funcionamento fotossintético e reprodutivo, sobretudo quando combinadas à seca. A carga de frutos modifica a demanda por carbono e nutrientes e participa da alternância entre crescimento vegetativo e produção, contribuindo para a bienalidade característica da cultura. Nitrogênio, manejo hídrico, arquitetura do dossel, escolha genética e manejo da carga produtiva devem, portanto, ser considerados de maneira integrada. Este capítulo discute as bases ecofisiológicas do crescimento, florescimento, frutificação e formação da produtividade do cafeeiro e relaciona esses processos às principais estratégias de manejo da cultura.

Palavras-chave: *Coffea arabica*; fotossíntese; floração; relações hídricas; relações fonte–dreno; frutificação; bienalidade.

INTRODUÇÃO

A cafeicultura comercial mundial está fundamentada principalmente em *Coffea arabica* L. e *Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner, espécies que apresentam diferenças genéticas e fisiológicas quanto à adaptação térmica, disponibilidade hídrica e resposta às condições ambientais. O café arábica possui elevada importância econômica e apresenta particular sensibilidade a temperaturas supraótimas e períodos de seca, fazendo com que a interação entre clima, genótipo e manejo seja determinante para crescimento, produção e estabilidade das lavouras (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

Diferentemente das culturas anuais, o cafeeiro mantém simultaneamente órgãos vegetativos e reprodutivos em diferentes estádios de desenvolvimento. Enquanto frutos de uma safra utilizam carbono e nutrientes, ramos e nós estão sendo formados para sustentar a produção subsequente. Essa sobreposição estabelece competição contínua por recursos e ajuda a explicar a estreita relação entre crescimento vegetativo, carga de frutos e produtividade futura (Unigarro et al., 2025). O desenvolvimento reprodutivo apresenta outra particularidade: a formação das flores envolve indução, diferenciação, crescimento e dormência das gemas antes da antese. Fotoperíodo, temperatura, disponibilidade hídrica e estado fisiológico da planta participam desse processo. Após determinado período de desenvolvimento e dormência, a reidratação dos tecidos pode estimular rápido crescimento das gemas e resultar em floradas intensas, tornando a relação entre água e fenologia especialmente importante para o manejo da cultura (Ronchi; Miranda, 2020; Unigarro et al., 2025).

A fotossíntese fornece o carbono utilizado no crescimento vegetativo, desenvolvimento radicular, manutenção metabólica e formação e enchimento dos frutos. Entretanto, o funcionamento do aparato fotossintético é sensível à disponibilidade de água e à temperatura. Estudos com *C. arabica* e *C. canephora* demonstram que seca e calor, isoladamente ou em combinação, modificam trocas gasosas, transporte de elétrons, atividade enzimática e mecanismos fotoprotetores, com diferenças importantes entre genótipos (Dubberstein et al., 2020). A nutrição mineral também precisa ser interpretada dentro desse sistema. O nitrogênio (N) participa da formação da área foliar, clorofila, proteínas e enzimas

fotossintéticas e precisa atender simultaneamente ao crescimento vegetativo e à demanda reprodutiva. A resposta fisiológica às formas de N pode ainda interagir com a disponibilidade de água, demonstrando que fertilização e ambiente hídrico não devem ser considerados independentemente (Ramirez-Builes et al., 2024).

Compreender essas interações permite interpretar o manejo do cafeeiro sob perspectiva ecofisiológica. O objetivo não é maximizar isoladamente crescimento, área foliar ou carga de frutos, mas estabelecer equilíbrio entre formação da estrutura produtiva, capacidade fotossintética, disponibilidade de recursos e demanda dos frutos. Este capítulo aborda crescimento vegetativo, arquitetura, fotossíntese, fenologia reprodutiva, floração, frutificação, relações fonte–dreno, bienalidade, água, temperatura, nutrição e manejo integrado do cafeeiro (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025; Unigarro et al., 2025).

DESENVOLVIMENTO

Crescimento e arquitetura do cafeeiro

O cafeeiro apresenta crescimento caracterizado pela formação de um eixo ortotrópico principal e ramos plagiotrópicos responsáveis por grande parte da produção. Essa organização arquitetônica possui implicações diretas para a produtividade porque a formação de novos nós nos ramos cria os locais nos quais gemas podem posteriormente diferenciar-se e originar estruturas reprodutivas. Dessa maneira, o crescimento vegetativo de um período participa da definição do potencial produtivo dos ciclos seguintes (Unigarro et al., 2025). A condição perene da cultura faz com que crescimento vegetativo e produção não sejam processos independentes. Durante a frutificação, os frutos constituem drenos importantes para carbono e nutrientes, enquanto novos ramos, folhas e nós continuam se desenvolvendo. Uma carga reprodutiva elevada pode, portanto, alterar a disponibilidade de recursos destinada ao crescimento vegetativo e modificar a quantidade de estrutura produtiva disponível para a safra subsequente (Unigarro et al., 2025).

A arquitetura da planta também determina a exposição das folhas à radiação. Folhas localizadas na periferia do dossel podem receber irradiância elevada, enquanto folhas internas permanecem em ambiente luminoso distinto. Essa he-

terogeneidade modifica temperatura foliar, demanda evaporativa e fotossíntese, tornando o funcionamento do cafeeiro dependente não apenas da quantidade de área foliar, mas também de sua distribuição espacial (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025). O manejo da arquitetura por espaçamento, densidade, podas e sistemas sombreados modifica essas relações. A alteração do dossel interfere simultaneamente na interceptação da radiação, temperatura das folhas, circulação do ar, demanda hídrica e distribuição dos fotoassimilados. Assim, a arquitetura deve ser interpretada como componente fisiológico do manejo e não simplesmente como característica morfológica da lavoura (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

Fotossíntese e produção de carbono

O cafeeiro apresenta metabolismo fotossintético C3 e sua assimilação de carbono responde fortemente à irradiância, temperatura, disponibilidade hídrica, concentração atmosférica de CO_2 e estado nutricional. A fotossíntese foliar constitui a principal fonte de carbono para crescimento dos ramos e raízes, manutenção dos tecidos e desenvolvimento dos frutos, estabelecendo ligação direta entre funcionamento do dossel e produtividade (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025). Em condições ambientais favoráveis, a assimilação de carbono permite atender simultaneamente às demandas vegetativas e reprodutivas. Entretanto, quando a capacidade fotossintética diminui ou a carga de frutos aumenta excessivamente, a relação entre oferta e demanda de carbono pode tornar-se restritiva. Esse desequilíbrio ajuda a explicar a competição entre crescimento dos ramos e desenvolvimento dos frutos observada ao longo do ciclo reprodutivo (Unigarro et al., 2025).

O funcionamento fotossintético também apresenta mecanismos de aclimatação. Dubberstein et al. (2020), comparando *C. arabica* cv. Icatu e *C. canephora* cv. Conilon Clone 153, observaram respostas distintas do aparato fotossintético à seca severa e ao calor. Em Icatu, alguns componentes relacionados ao transporte cíclico de elétrons e à proteção dos fotossistemas foram preservados ou reforçados, enquanto o clone de *C. canephora* apresentou maior comprometimento de determinados componentes fotossintéticos. Esses resultados demonstram que a tolerância ambiental não pode ser explicada apenas pela manutenção da abertura

estomática. Proteção dos fotossistemas, transporte de elétrons, atividade da Rubisco, capacidade antioxidante e mecanismos de dissipação de energia participam da manutenção da assimilação de carbono sob condições adversas (Dubberstein et al., 2020).

Radiação e sombreamento

O cafeeiro evoluiu em ambientes nos quais a radiação incidente pode ser parcialmente atenuada pela vegetação superior, e sua resposta ao pleno sol depende das condições térmicas e hídricas associadas. Em ambientes adequados, elevada disponibilidade de radiação pode sustentar produtividade elevada; entretanto, quando irradiância excessiva ocorre simultaneamente com temperatura elevada e déficit hídrico, aumenta a pressão sobre o aparato fotossintético e sobre o balanço de água da planta (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

O sombreamento modifica mais do que a quantidade de radiação. Árvores ou estruturas sombreadoras podem reduzir temperatura do dossel e demanda evaporativa, modificar umidade relativa e alterar a distribuição temporal da energia disponível às folhas. Os benefícios potenciais dependem da intensidade do sombreamento e do ambiente, pois reduções excessivas da radiação também podem limitar a assimilação de carbono e a formação da produtividade (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025). A resposta ao sombreamento deve, portanto, ser interpretada pelo balanço entre proteção e limitação energética. Em regiões mais quentes ou sujeitas a maior déficit de pressão de vapor, a redução moderada da carga térmica pode favorecer o funcionamento fisiológico; em ambientes mais amenos, o excesso de sombra pode diminuir a disponibilidade de radiação necessária para sustentar elevada carga reprodutiva (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

Essa interação torna o manejo da radiação particularmente relevante diante das mudanças climáticas. Temperaturas supraótimas e secas constituem importantes ameaças à produção de café, e sistemas capazes de moderar o microclima podem participar das estratégias de adaptação, desde que a competição por água e a redução da radiação sejam adequadamente manejadas (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

Fenologia reprodutiva

A formação da produção inicia-se muito antes da abertura das flores. As gemas localizadas nos nós dos ramos passam por etapas de indução, diferenciação e desenvolvimento antes de atingir a condição de dormência e, posteriormente, antese. A duração e a intensidade dessas etapas são influenciadas por genótipo, fotoperíodo, temperatura, disponibilidade de água e condição fisiológica da planta (Unigarro et al., 2025). O fotoperíodo participa especialmente da indução floral. A redução do comprimento do dia favorece a transição das gemas em direção ao desenvolvimento reprodutivo em *C. arabica*. Entretanto, o desenvolvimento posterior das estruturas florais depende da interação com temperatura e estado hídrico, demonstrando que diferentes sinais ambientais controlam etapas distintas da fenologia (Unigarro et al., 2025). A temperatura exerce efeito importante sobre o desenvolvimento das gemas e a sincronização da floração.

Temperaturas supraótimas podem acelerar determinados processos e, em situações extremas, favorecer anormalidades ou abortamento, sobretudo quando combinadas à restrição hídrica. Portanto, o ambiente térmico durante o período pré-florada participa tanto da velocidade de desenvolvimento quanto da qualidade fisiológica das estruturas reprodutivas (Unigarro et al., 2025). A compreensão da fenologia possui aplicação direta no manejo. Irrigação, fertilização, controle fitossanitário e outras intervenções podem produzir respostas diferentes dependendo do estádio de desenvolvimento das gemas, flores ou frutos. A identificação precisa do estádio fenológico permite, portanto, melhorar o posicionamento temporal das práticas agronômicas (Unigarro et al., 2025).

Dormência das gemas e floração

Uma das características mais marcantes da fenologia do cafeeiro é a relação entre déficit hídrico e floração. Após determinado grau de desenvolvimento, os botões florais podem permanecer em estado de crescimento reduzido até que mudanças no estado hídrico promovam retomada rápida do desenvolvimento e antese. Essa resposta permite que chuvas ou irrigação após período seco desencadeiem floradas intensas (Ronchi; Miranda, 2020).

Ronchi e Miranda (2020) avaliaram plantas de *C. arabica* submetidas a diferentes níveis de déficit hídrico antes da florada. A intensidade da floração aumentou à medida que o potencial hídrico foliar de antemanhã se tornou mais negativo, demonstrando relação entre intensidade do déficit pré-florada e resposta posterior das gemas após a retomada da irrigação.

O mesmo experimento mostrou, entretanto, que o déficit reduziu fortemente as trocas gasosas durante o período de restrição. Isso evidencia uma questão importante do manejo: a utilização de restrição hídrica como ferramenta para sincronização floral envolve um custo fisiológico temporário e precisa ser cuidadosamente controlada para evitar danos excessivos à planta (Ronchi; Miranda, 2020). A uniformidade da florada possui consequências agronômicas importantes porque influencia a uniformidade de maturação dos frutos. Múltiplas floradas podem produzir frutos em diferentes estádios na mesma planta, dificultando a definição do momento ideal de colheita e aumentando a heterogeneidade da matéria-prima. Assim, compreender a relação entre água, dormência e antese possui implicações para produtividade, colheita e qualidade (Ronchi; Miranda, 2020; Unigarro et al., 2025).

Frutificação e desenvolvimento dos frutos

Após fecundação e estabelecimento dos frutos, ocorre uma sequência de fases caracterizadas por divisão celular, expansão, formação das estruturas internas, enchimento e maturação. A velocidade de progressão depende do genótipo e das condições ambientais, principalmente temperatura e disponibilidade de água (Unigarro et al., 2025).

Os frutos representam drenos progressivamente importantes para carbono, minerais e compostos nitrogenados. À medida que a carga reprodutiva aumenta, cresce a demanda coletiva da planta, intensificando a competição com ramos, raízes e outros tecidos vegetativos. Essa competição constitui uma característica central da fisiologia produtiva do cafeeiro (Unigarro et al., 2025). O crescimento dos frutos também modifica a demanda nutricional. Nutrientes absorvidos pelas raízes e aqueles previamente armazenados nos tecidos podem ser direcionados aos órgãos reprodutivos. Em plantas com elevada carga, a capacidade de absor-

ção e redistribuição precisa acompanhar a demanda para evitar comprometimento tanto dos frutos quanto da estrutura vegetativa necessária ao próximo ciclo (Ramirez-Builes et al., 2024; Unigarro et al., 2025).

A disponibilidade de água durante a frutificação é igualmente importante. Restrições hídricas prolongadas diminuem a assimilação de carbono e podem limitar o crescimento dos tecidos reprodutivos, enquanto a resposta varia entre genótipos. Sarzynski et al. (2024) observaram diferenças fisiológicas e agronômicas entre cinco genótipos de *C. arabica* submetidos a redução de precipitação em condições de campo, evidenciando variabilidade genética na resposta à disponibilidade hídrica.

Relações fonte-dreno

As folhas maduras representam as principais fontes de fotoassimilados do cafeeiro, enquanto ramos em crescimento, raízes, gemas, flores e frutos atuam como drenos em diferentes momentos do ciclo. A intensidade relativa desses drenos muda continuamente e determina como o carbono e outros recursos são distribuídos dentro da planta (Unigarro et al., 2025). Durante a frutificação, os frutos podem tornar-se drenos dominantes. Quanto maior a carga reprodutiva, maior a proporção de recursos necessária para sustentar seu crescimento. Em condições nas quais a capacidade da fonte não acompanha essa demanda, pode ocorrer redução do crescimento vegetativo, comprometendo a formação dos nós que participarão da produção seguinte (Unigarro et al., 2025).

Esse mecanismo ajuda a compreender por que elevada produção em determinado ano pode ser acompanhada por menor potencial produtivo no ciclo subsequente. A carga presente não utiliza apenas recursos destinados aos frutos; ela interfere também na construção da estrutura vegetativa futura. Assim, a produtividade anual precisa ser interpretada dentro de uma sequência de ciclos fisiologicamente conectados (Unigarro et al., 2025). A relação fonte-dreno também demonstra por que o manejo deve evitar extremos. Carga reprodutiva excessiva em plantas com baixa capacidade fotossintética ou nutrição insuficiente aumenta a competição interna, enquanto crescimento vegetativo excessivo pode elevar a demanda de manutenção sem resultar proporcionalmente em maior produtivida-

de. O equilíbrio entre formação de folhas, ramos e frutos constitui um objetivo central do manejo fisiológico do cafeeiro (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025; Unigarro et al., 2025).

Bienalidade de produção

A bienalidade corresponde à alternância entre safras de maior e menor produção e está associada, entre outros fatores, à competição entre crescimento vegetativo e carga reprodutiva. Em anos de elevada produção, os frutos representam forte dreno de carbono e nutrientes, podendo reduzir a formação de novos ramos e nós. Como parte da produção futura depende da estrutura vegetativa formada anteriormente, essa redução contribui para menor potencial produtivo no ciclo seguinte (Unigarro et al., 2025). Esse comportamento demonstra que a bienalidade possui base fisiológica e não deve ser interpretada apenas como oscilação estatística da produtividade. A produção atual modifica a capacidade estrutural e metabólica da planta para produzir posteriormente. Intensidade da carga, disponibilidade hídrica, nutrição, arquitetura e condições ambientais podem modificar a magnitude dessa alternância (Unigarro et al., 2025).

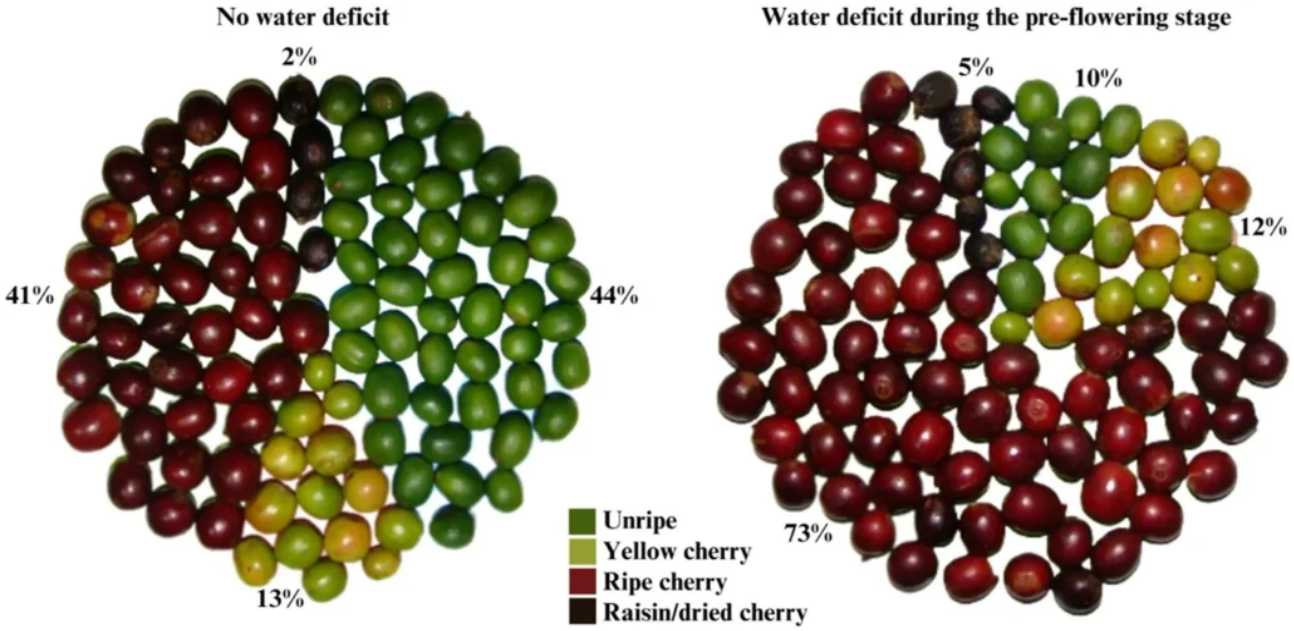
O manejo nutricional precisa acompanhar essas oscilações. Em anos de elevada carga, a demanda por nutrientes aumenta, mas o objetivo da fertilização não deve ser apenas sustentar os frutos existentes. Também é necessário preservar área foliar e crescimento vegetativo suficiente para manter a capacidade produtiva futura (Ramirez-Builes et al., 2024; Unigarro et al., 2025). Podas e outras intervenções sobre a arquitetura também podem participar do manejo do equilíbrio vegetativo-reprodutivo. Ao modificar quantidade e idade dos ramos, essas práticas alteram simultaneamente área foliar, disponibilidade de sítios reprodutivos e distribuição dos recursos dentro da planta, devendo ser planejadas considerando a sequência produtiva de mais de uma safra (Souza et al., 2024).

Relações hídricas e déficit hídrico

A disponibilidade de água regula expansão celular, abertura estomática, transpiração, temperatura foliar, absorção e transporte de nutrientes e fotossíntese. Quando o potencial hídrico diminui, o fechamento estomático reduz a perda de água, mas restringe simultaneamente a entrada de CO_2, diminuindo a assimila-

ção de carbono quando o estresse se intensifica (Dubberstein et al., 2020). Sob seca severa, limitações não estomáticas também podem tornar-se importantes. Dubberstein et al. (2020) observaram alterações no transporte de elétrons, componentes dos fotossistemas e atividade da Rubisco em genótipos submetidos à deficiência hídrica e ao calor. A magnitude das alterações variou entre os materiais, evidenciando diferentes estratégias de tolerância. Em condições de campo, Sarzynski et al. (2024) verificaram respostas contrastantes entre cinco genótipos de *C. arabica* submetidos à redução prolongada da precipitação. O tratamento diminuiu a disponibilidade de água no solo e modificou o estado hídrico das plantas, mas genótipos apresentaram diferentes respostas agronômicas e fisiológicas, reforçando a importância do componente genético para adaptação à seca. Esses resultados possuem implicação direta para o melhoramento e o posicionamento de cultivares. Em ambientes nos quais a deficiência hídrica é recorrente, a estabilidade produtiva depende não apenas do potencial máximo de rendimento, mas também da capacidade do genótipo de manter funcionamento fisiológico e crescimento sob redução da disponibilidade de água (Sarzynski et al., 2024).

Figura 4. Sincronização da maturação dos frutos do cafeeiro por meio do manejo do déficit hídrico no período pré-floração.



Fonte: Ronchi e DaMatta (2025).

Temperatura e estresse térmico

A temperatura interfere em praticamente todas as etapas do desenvolvimento do cafeeiro. Crescimento vegetativo, fotossíntese, respiração, diferenciação floral, antese e desenvolvimento dos frutos respondem ao regime térmico, fazendo com que temperaturas supraótimas representem importante restrição à produção, particularmente para *C. arabica* (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

O aumento da temperatura eleva a demanda evaporativa e pode intensificar os efeitos da seca. Quando a disponibilidade hídrica é adequada, a transpiração contribui para o resfriamento foliar; sob restrição hídrica, o fechamento estomático reduz essa capacidade e aumenta a probabilidade de aquecimento dos tecidos. Dessa maneira, seca e calor apresentam interação fisiológica importante (Dubberstein et al., 2020). Dubberstein et al. (2020) demonstraram que a combinação de seca severa e temperaturas elevadas produziu respostas complexas no aparato fotossintético de *C. arabica* e *C. canephora*. Apesar de danos em determinados componentes, mecanismos de proteção e recuperação permitiram manutenção parcial da funcionalidade, com diferenças claras entre genótipos. Temperaturas elevadas também interferem na fase reprodutiva. A revisão de Unigarro et al. (2025) demonstra que o ambiente térmico participa do desenvolvimento das gemas, sincronização da antese e ocorrência de alterações nas estruturas florais. Quando calor e déficit hídrico coincidem, o risco de comprometimento do florescimento aumenta.

Interação entre seca e calor

A ocorrência simultânea de seca e calor merece atenção especial porque os mecanismos utilizados para enfrentar um estresse podem modificar a resposta ao outro. O fechamento estomático conserva água durante a seca, mas reduz o resfriamento transpiratório justamente quando temperaturas elevadas aumentam a necessidade de dissipar calor (Dubberstein et al., 2020).

A resposta combinada não corresponde necessariamente à simples soma dos efeitos individuais. Dubberstein et al. (2020) demonstraram que diferentes componentes fotossintéticos responderam de maneira específica à exposição iso-

lada e combinada aos estresses, envolvendo transporte de elétrons, fotoproteção, atividade enzimática e recuperação após retorno às condições favoráveis. Estudo posterior envolvendo *Coffea* spp. também demonstrou ampla ativação de mecanismos protetores quando aquecimento e déficit hídrico severo ocorreram de forma isolada ou simultânea. A capacidade de manter proteção antioxidante, estabilidade das membranas, componentes fotossintéticos e metabolismo energético participa da resiliência das plantas às condições climáticas extremas (Ramalho et al., 2023). Essas evidências reforçam que a adaptação da cafeicultura às mudanças climáticas precisa combinar genética e manejo. Cultivares mais resilientes, conservação da água no solo, irrigação quando disponível e modificação do microclima por sistemas adequadamente sombreados constituem estratégias complementares, e não alternativas mutuamente exclusivas (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

CO_2 atmosférico e eficiência de uso da água

O aumento da concentração atmosférica de CO_2 modifica a fisiologia de espécies C3 como o cafeeiro. Maior disponibilidade de substrato para a Rubisco pode elevar a assimilação de carbono e a eficiência intrínseca de uso da água, especialmente quando outros fatores não se tornam severamente limitantes (Catarino et al., 2021). Catarino et al. (2021) submeteram plantas jovens de *C. arabica* a concentrações ambiente e elevada de CO_2 combinadas a regimes com e sem deficiência hídrica. A concentração elevada estimulou a assimilação de CO_2 e aumentou a eficiência intrínseca de uso da água, inclusive sob déficit hídrico.

O CO_2 elevado também modificou o metabolismo especializado das folhas. Catarino et al. (2021) observaram alterações nas concentrações de ácido 5-O-cafeoilquínico e cafeína, demonstrando que mudanças atmosféricas podem afetar não somente crescimento e relações hídricas, mas também compostos metabólicos associados à qualidade e defesa da planta. Entretanto, o efeito positivo do CO_2 não elimina os riscos decorrentes do aquecimento e da seca. DaMatta, Martins e Ramalho (2025) ressaltam que a resposta final depende da interação entre concentração de CO_2, temperatura, água e radiação. Portanto, aumentos futuros de CO_2 não devem ser interpretados como compensação completa para condições climáticas progressivamente mais adversas.

Nitrogênio e funcionamento fisiológico

O N constitui um dos nutrientes de maior importância quantitativa e fisiológica para o cafeeiro. Ele participa de aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos, clorofila e enzimas relacionadas à assimilação de carbono. Sua disponibilidade influencia crescimento dos ramos, formação e manutenção da área foliar, fotossíntese e capacidade da planta de sustentar a carga de frutos (Ramirez-Builes et al., 2024). As raízes podem absorver N principalmente nas formas de nitrato e amônio, e a proporção entre essas formas interfere em processos fisiológicos e agronômicos. Ramirez-Builes et al. (2024) demonstraram que diferentes relações entre nitrato e amônio modificaram características das plantas e que essas respostas foram influenciadas pela condição hídrica.

A interação com a água é particularmente importante porque o transporte do N no solo, sua absorção pelas raízes e sua assimilação dependem do funcionamento fisiológico da planta. Sob deficiência hídrica, limitações ao crescimento e à transpiração podem alterar a demanda e o aproveitamento do nutriente, reduzindo a eficiência de estratégias de fertilização que desconsiderem o ambiente hídrico (Ramirez-Builes et al., 2024). A recomendação nutricional deve também considerar a carga produtiva e a condição vegetativa. Plantas com grande quantidade de frutos apresentam elevada demanda por nutrientes, mas precisam simultaneamente formar e preservar tecidos vegetativos responsáveis pela produção futura. O manejo do N deve, portanto, buscar equilíbrio entre sustentação da safra presente e manutenção da estrutura produtiva (Ramirez-Builes et al., 2024; Unigarro et al., 2025).

Podas e renovação da estrutura produtiva

A poda modifica profundamente a relação fonte-dreno porque remove simultaneamente tecidos fotossintéticos, estruturas de reserva e ramos potencialmente produtivos. Após podas intensas, a prioridade fisiológica desloca-se para reconstrução da copa, exigindo emissão de brotações, formação de folhas e desenvolvimento de novos ramos antes da recuperação plena da capacidade produtiva (Souza et al., 2024). Souza et al. (2024) avaliaram cafeeiros fertirrigados

após poda do tipo recepa submetidos a diferentes doses de macronutrientes. Os resultados demonstraram respostas produtivas e fisiológicas relacionadas à disponibilidade nutricional durante a recuperação das plantas, reforçando a necessidade de ajustar o manejo de nutrientes à condição estrutural do cafeeiro.

A poda deve, portanto, ser interpretada como intervenção fisiológica e não apenas mecânica. Ao alterar a proporção entre raízes e parte aérea, área foliar e número de pontos de crescimento, ela modifica temporariamente a distribuição dos recursos. A resposta subsequente depende da capacidade das plantas de reconstruir uma copa funcional e restabelecer o equilíbrio entre crescimento vegetativo e reprodução (Souza et al., 2024). Em lavouras adultas, o planejamento das podas pode também contribuir para manejar altura, luminosidade interna, renovação dos ramos e alternância produtiva. A intensidade e frequência devem ser compatíveis com cultivar, densidade, ambiente e condição da lavoura, evitando tanto excesso de estrutura improdutiva quanto remoções desnecessariamente severas (Souza et al., 2024).

Integração ecofisiológica do manejo

O manejo ecofisiológico do cafeeiro deve reconhecer que a produção de uma safra está conectada ao crescimento ocorrido anteriormente e influencia o potencial da safra seguinte. Água, nutrientes e carbono precisam ser distribuídos simultaneamente entre manutenção, raízes, folhas, ramos, gemas e frutos. O manejo deve, portanto, buscar equilíbrio temporal entre esses diferentes drenos (Unigarro et al., 2025). A água apresenta papel especialmente complexo. Deficiência hídrica severa durante crescimento e frutificação pode limitar fotossíntese e produtividade; entretanto, mudanças controladas do estado hídrico durante o período adequado podem participar da sincronização da florada. Isso demonstra que a resposta a determinado fator depende do estádio fenológico em que ele atua (Ronchi; Miranda, 2020).

A radiação apresenta lógica semelhante. Elevada disponibilidade luminosa pode sustentar maior assimilação de carbono quando água e temperatura são adequadas, mas pode intensificar estresse térmico e hídrico em ambientes limitantes. Sistemas sombreados podem moderar o microclima, porém sombreamento

excessivo limita energia disponível à fotossíntese. O manejo precisa equilibrar essas respostas de acordo com o ambiente de produção (DaMatta; Martins; Ramalho, 2025).

Genótipo, arquitetura, água, nutrição, carga de frutos e clima devem, portanto, ser manejados de forma integrada. A estabilidade produtiva depende da capacidade de manter crescimento vegetativo suficiente para renovar os sítios produtivos enquanto a planta sustenta os frutos da safra corrente, preservando simultaneamente o funcionamento fotossintético e o estado hídrico (Sarzynski et al., 2024; Unigarro et al., 2025).

CONCLUSÕES

A ecofisiologia do cafeeiro é caracterizada pela forte integração entre crescimento vegetativo e desenvolvimento reprodutivo. Como cultura perene, o cafeeiro forma simultaneamente frutos da safra presente e estruturas vegetativas relacionadas à produção futura. Essa sobreposição estabelece competição contínua por carbono, água e nutrientes e constitui uma das bases fisiológicas da alternância produtiva. A floração representa uma das etapas mais particulares da cultura. Indução e desenvolvimento das gemas respondem ao fotoperíodo, temperatura e estado fisiológico, enquanto mudanças na disponibilidade hídrica participam da quebra da dormência e sincronização da antese. O déficit hídrico pré-florada pode aumentar a intensidade da resposta floral após reidratação, mas restrições excessivas comprometem temporariamente as trocas gasosas e precisam ser cuidadosamente manejadas.

REFERÊNCIAS

Catarino, I. C. A.; Monteiro, G. B.; Ferreira, M. J. P.; Torres, L. M. B.; Domingues, D. S.; Centeno, D. C.; Lobo, A. K. M.; Silva, E. A. Elevated [CO_2] mitigates drought effects and increases leaf 5-O-caffeoylquinic acid and caffeine concentrations during the early growth of *Coffea arabica* plants. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, v. 5, 676207, 2021. DOI: 10.3389/fsufs.2021.676207.

DaMatta, F. M.; Martins, S. C. V.; Ramalho, J. D. C. Ecophysiology of coffee growth and production in a context of climate changes. *Advances in Botanical Research*, v. 114, p. 97–139, 2025. DOI: 10.1016/bs.abr.2024.07.004.

Dubberstein, D.; Lidon, F. C.; Rodrigues, A. P.; Semedo, J. N.; Marques, I.; Rodrigues, W. P.; Gouveia, D.; Armengaud, J.; Semedo, M. C.; Martins, S.; Simões-Costa, M. C.; Moura, I.; Pais, I. P.; Scotti-Campos, P.; Partelli, F. L.; Campostrini, E.; Ribeiro-Barros, A. I.; DaMatta, F. M.; Ramalho, J. C. Resilient and sensitive key points of the photosynthetic machinery of *Coffea* spp. to the single and superimposed exposure to severe drought and heat stresses. *Frontiers in Plant Science*, v. 11, 1049, 2020. DOI: 10.3389/fpls.2020.01049.

Ramalho, J. C.; Rodrigues, W. P.; Semedo, J. N.; Pais, I. P.; Martins, L. D.; Simões-Costa, M. C.; Leitão, A. E.; Fortunato, A. S.; Batista-Santos, P.; Palos, I. M.; Tomaz, M. A.; Scotti-Campos, P.; Lidon, F. C.; DaMatta, F. M.; Campostrini, E.; Ribeiro-Barros, A. I. Uncovering the wide protective responses in *Coffea* spp. leaves to single and superimposed exposure of warming and severe water deficit. *Frontiers in Plant Science*, v. 14, 1320552, 2023. DOI: 10.3389/fpls.2023.1320552.

Ramirez-Builes, V. H.; Küsters, J.; Thiele, E.; Lopez-Ruiz, J. C. Physiological and agronomical response of coffee to different nitrogen forms with and without water stress. *Plants*, v. 13, n. 10, 1387, 2024. DOI: 10.3390/plants13101387.

Ronchi, C. P.; Miranda, F. R. Flowering percentage in Arabica coffee crops depends on the water deficit level applied during the pre-flowering stage. *Revista Caatinga*, v. 33, n. 1, p. 195–204, 2020. DOI: 10.1590/1983-21252020v33n121rc.

Sarzynski, T.; Vaast, P.; Rigal, C.; Marraccini, P.; Delahaie, B.; Georget, F.; Nguyen, C. T. Q.; Nguyen, H. P.; Nguyen, H. T. T.; Ngoc, Q. L.; Ngan, G. K.; Bossolasco, L.; Etienne, H. Contrasted agronomical and physiological responses of five *Coffea arabica* genotypes under soil water deficit in field conditions. *Frontiers in Plant Science*, v. 15, 1443900, 2024. DOI: 10.3389/fpls.2024.1443900.

Souza, V. H. S.; Carvalho, A. M.; Teramoto, É.; Silva, M. C. S.; Guimarães, R. J. Yield after intensive pruning of fertigated coffee plants subjected to different macronutrient rates. *Semina: Ciências Agrárias*, v. 45, n. 1, p. 23–36, 2024. DOI: 10.5433/1679-0359.2024v45n1p23.

Unigarro, C. A.; Cayón Salinas, D. G.; León-Burgos, A. F.; Flórez-Ramos, C. P. Flowering and fruiting of *Coffea arabica* L.: a comprehensive perspective from phenology. *Plants*, v. 14, n. 21, 3396, 2025. DOI: 10.3390/plants14213396.

CAPÍTULO 7

INTERAÇÕES MICROBIOLÓGICAS E NUTRIÇÃO MINERAL NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DO CAFEEIRO

Bianca Cristina Vergolino Bastos
Alane Oliveira da Silva
Marlene Evangelista Vieira
Welica Zaiana Bastos Rocha
Marcos Fernandes dos Santos Farias
Gustavo Ferreira da Silva
Nayara Patricia de Jesus Reis
Thamires Coba
Mariana Trevisan Florencio
Paula Oliveira Marques

Resumo: O cafeeiro (*Coffea arabica* L.) apresenta ciclo perene e elevada dependência das condições edafoclimáticas e nutricionais para manutenção do crescimento vegetativo, desenvolvimento reprodutivo, produtividade e qualidade dos grãos. Nesse contexto, a utilização de bioinsumos contendo microrganismos promotores do crescimento vegetal representa estratégia complementar ao manejo da fertilidade e da nutrição mineral. Bactérias promotoras de crescimento e fungos micorrízicos arbusculares podem atuar sobre crescimento radicular, produção de fitormônios, aquisição de nutrientes e respostas das plantas às condições ambientais. Paralelamente, o adequado suprimento de macro e micronutrientes sustenta processos fundamentais como fotossíntese, síntese de proteínas, atividade enzimática, regulação osmótica, crescimento e formação dos frutos. A integração entre microbiologia do solo e nutrição mineral constitui, portanto, abordagem relevante para aumentar a eficiência fisiológica e nutricional do cafeeiro. Entretanto, os efeitos dos bioinsumos dependem do microrganismo, estirpe, cultivar, condições edafoclimáticas e manejo adotado, sendo necessária sua inserção em um programa integrado de produção.

Palavras-chave: *Coffea arabica*; bioinsumos; rizobactérias; micorrizas; nutrição mineral; ecofisiologia.

INTRODUÇÃO

O cafeeiro apresenta ciclo perene e sua produtividade resulta da integração entre crescimento vegetativo e reprodutivo, disponibilidade hídrica, condições ambientais e estado nutricional. A manutenção de folhas metabolicamente ativas

e de um sistema radicular funcional é fundamental para sustentar a assimilação de carbono, absorção de água e aquisição de nutrientes durante as diferentes fases do desenvolvimento da cultura (Martinez et al., 2014).

A nutrição mineral exerce influência direta sobre o metabolismo do cafeeiro e sobre a composição química dos grãos. Macro e micronutrientes participam da fotossíntese, síntese de proteínas e compostos orgânicos, atividade enzimática e formação dos frutos. Alterações no estado nutricional podem, consequentemente, repercutir tanto sobre o crescimento e a produtividade quanto sobre atributos relacionados à qualidade da bebida (Martinez et al., 2014).

Além do manejo convencional da fertilidade, os avanços relacionados aos bioinsumos têm ampliado as possibilidades de utilização de microrganismos associados à rizosfera e aos tecidos do cafeeiro. Bactérias promotoras do crescimento vegetal podem atuar por diferentes mecanismos, incluindo produção de fitormônios, solubilização de nutrientes, produção de sideróforos e alterações no desenvolvimento radicular, enquanto fungos micorrízicos podem ampliar a interface entre raízes e solo (Ramírez-López et al., 2025).

A integração entre nutrição mineral e microbiologia apresenta particular interesse para a ecofisiologia do cafeeiro. Em condições de baixa disponibilidade de fósforo, a associação micorrízica em *Coffea arabica* promoveu aumento da biomassa, melhoria da nutrição vegetal e maior eficiência fotossintética, demonstrando que alterações promovidas na interface solo-raiz podem repercutir sobre o metabolismo da parte aérea (Chialva et al., 2023).

DESENVOLVIMENTO

Bioinsumos e interações microbiológicas no cafeeiro

A rizosfera representa uma região de intensa interação entre raízes, microrganismos e componentes do solo. Os compostos liberados pelas raízes influenciam a composição das comunidades microbianas, enquanto determinados microrganismos podem modificar o ambiente rizosférico e exercer efeitos sobre crescimento e nutrição. No cafeeiro, bactérias promotoras do crescimento têm sido identificadas tanto na rizosfera quanto como endófitos presentes em diferentes tecidos vegetais (Ramírez-López et al., 2025).

Entre os grupos bacterianos associados ao cafeeiro destacam-se os gêneros *Bacillus* e *Pseudomonas*, frequentemente encontrados na rizosfera de *C. arabica* e *C. canephora*. Esses microrganismos podem apresentar mecanismos de promoção do crescimento relacionados à produção de ácido indolacético e outros fitormônios, solubilização de fosfato, produção de sideróforos e modulação do desenvolvimento do sistema radicular (Ramírez-López et al., 2025).

O gênero *Azospirillum* também apresenta interesse para o manejo biológico do cafeeiro. A atuação dessas bactérias está relacionada principalmente à promoção do crescimento vegetal e à produção de compostos capazes de modificar a arquitetura radicular. Maior desenvolvimento das raízes pode favorecer a exploração do volume de solo e, consequentemente, ampliar a capacidade da planta de adquirir água e nutrientes, embora a magnitude das respostas seja dependente das condições de cultivo e da interação entre microrganismo e planta (Ramírez-López et al., 2025).

Os fungos micorrízicos arbusculares representam outro componente importante das interações microbiológicas do cafeeiro. Esses fungos colonizam as raízes e desenvolvem hifas extrarradiculares capazes de explorar regiões do solo além da zona diretamente alcançada pelas raízes. Essa associação apresenta particular importância para a aquisição de nutrientes de baixa mobilidade, especialmente o fósforo (Chialva et al., 2023).

Em plantas de *C. arabica* cultivadas sob limitação de P, a colonização pelo fungo micorrízico arbuscular *Funneliformis mosseae* promoveu aumento expressivo de biomassa e melhoria da eficiência fotossintética e da nutrição vegetal. O estudo também identificou alterações relacionadas aos transportadores de fosfato, amônio e nitrato, evidenciando que a simbiose micorrízica interfere de maneira integrada na aquisição de nutrientes e no metabolismo da planta (Chialva et al., 2023).

Os benefícios potenciais dos bioinsumos, entretanto, não devem ser generalizados para qualquer condição de cultivo. A resposta depende da espécie e da estirpe microbiana, genótipo do cafeeiro, características químicas e físicas do solo, disponibilidade hídrica, manejo nutricional e interação com a microbiota nativa. Por isso, a seleção de microrganismos e produtos deve considerar evidências experimentais específicas para a cultura e para as condições de produção (Ramírez-López et al., 2025).

Nutrição mineral e respostas ecofisiológicas

A nutrição mineral constitui um dos pilares do funcionamento fisiológico do cafeeiro. Os nutrientes minerais exercem funções estruturais e metabólicas e podem influenciar diretamente a formação de compostos presentes nos grãos. Dessa maneira, desequilíbrios nutricionais podem repercutir sobre crescimento, produtividade e características relacionadas à qualidade final da bebida (Martinez et al., 2014).

O nitrogênio está diretamente associado ao crescimento vegetativo e participa da composição de aminoácidos, proteínas, enzimas e componentes do aparato fotossintético. O fósforo apresenta papel fundamental nas reações de transferência de energia e no metabolismo celular, enquanto sua baixa mobilidade no solo torna particularmente importante a eficiência do sistema radicular e das associações micorrízicas para sua aquisição (Martinez et al., 2014; Chialva et al., 2023).

O potássio exerce funções importantes na regulação osmótica, funcionamento estomático e equilíbrio hídrico, além de estar relacionado aos processos de formação e desenvolvimento dos frutos. O adequado equilíbrio entre os nutrientes é relevante porque alterações no suprimento mineral podem modificar a composição química dos grãos e, consequentemente, características relacionadas à qualidade da bebida (Martinez et al., 2014).

O cálcio participa da estabilidade das paredes celulares e membranas, enquanto o magnésio apresenta função central no metabolismo fotossintético por integrar a molécula de clorofila. O enxofre também apresenta importância metabólica pela participação em aminoácidos e proteínas. Assim, o manejo nutricional deve considerar o equilíbrio entre os diferentes nutrientes e não somente o fornecimento isolado daqueles requeridos em maior quantidade (Martinez et al., 2014).

Os micronutrientes, embora requeridos em menores quantidades, participam de diferentes sistemas enzimáticos e processos metabólicos. O equilíbrio entre macro e micronutrientes é particularmente importante em uma cultura perene como o café, na qual o crescimento vegetativo ocorre simultaneamente à

manutenção de estruturas responsáveis pela produção atual e pela formação da safra subsequente (Martinez et al., 2014).

A relação entre nutrição e microbiologia torna-se especialmente evidente no sistema radicular. Em condições de deficiência de fósforo, plantas micorrizadas de *C. arabica* apresentaram melhoria simultânea do crescimento, estado nutricional e eficiência fotossintética. Esses resultados reforçam que o manejo da fertilidade e o funcionamento microbiológico da rizosfera podem atuar de maneira integrada sobre a ecofisiologia da cultura (Chialva et al., 2023).

Manejo integrado de bioinsumos e nutrição

O posicionamento de bioinsumos no cafeeiro deve partir do diagnóstico das condições do sistema produtivo. Acidez, disponibilidade de nutrientes, características físicas do solo, matéria orgânica e disponibilidade de água interferem no desenvolvimento radicular e na atividade dos microrganismos. Dessa forma, a utilização de inoculantes deve ser integrada às práticas de correção do solo e manejo nutricional, e não interpretada como substituição automática da fertilização (Martinez et al., 2014; Ramírez-López et al., 2025).

A escolha do bioinsumo deve considerar o microrganismo presente na formulação, sua estirpe, finalidade agronômica, qualidade do produto e evidências experimentais disponíveis. Bactérias promotoras do crescimento podem atuar sobre desenvolvimento radicular e aquisição de nutrientes por diferentes mecanismos, enquanto fungos micorrízicos apresentam capacidade de ampliar a exploração do solo pelas hifas e favorecer a aquisição de nutrientes, particularmente sob condições de baixa disponibilidade de P (Chialva et al., 2023; Ramírez-López et al., 2025).

O manejo nutricional deve acompanhar a utilização dos bioinsumos. A manutenção de disponibilidade equilibrada de nutrientes sustenta os processos metabólicos necessários ao crescimento, fotossíntese e produção, enquanto um sistema radicular funcional e biologicamente ativo pode contribuir para maior exploração dos recursos disponíveis no solo. Dessa forma, fertilidade química, qualidade física e atividade biológica devem ser manejadas de maneira integrada (Martinez et al., 2014; Chialva et al., 2023).

CONCLUSÕES

Os bioinsumos constituem ferramentas complementares para o manejo ecofisiológico do cafeeiro. Bactérias promotoras do crescimento e fungos micorrízicos podem contribuir para desenvolvimento radicular, aquisição de nutrientes e respostas fisiológicas, embora a magnitude desses efeitos dependa das características do microrganismo, da planta e do ambiente. A nutrição mineral permanece como componente central para o crescimento, metabolismo, produtividade e qualidade do cafeeiro. A utilização de microrganismos deve, portanto, estar integrada ao diagnóstico da fertilidade do solo e do estado nutricional da cultura. A associação entre fertilidade equilibrada, sistema radicular funcional e utilização criteriosa de bioinsumos constitui uma estratégia para integrar os componentes químicos, físicos e biológicos do sistema de produção e aumentar a eficiência de utilização dos recursos pelo cafeeiro.

REFERÊNCIAS

Chialva, M.; Patono, D. L.; Souza, L. P.; Novero, M.; Vercellino, S.; Maghrebi, M.; Morgante, M.; Lovisolo, C.; Vigani, G.; Fernie, A.; Fiorilli, V.; Lanfranco, L.; Bonfante, P. The mycorrhizal root-shoot axis elicits *Coffea arabica* growth under low phosphate conditions. *New Phytologist*, v. 239, n. 1, p. 271–285, 2023. DOI: 10.1111/nph.18946.

Martinez, H. E. P.; Clemente, J. M.; Lacerda, J. S.; Neves, Y. P.; Pedrosa, A. W. Nutrição mineral do cafeeiro e qualidade da bebida. *Revista Ceres*, v. 61, supl., p. 838–848, 2014. DOI: 10.1590/0034-737X201461000009.

Ramírez-López, M.; Bautista-Cruz, A.; Toledo-López, A.; Aquino-Bolaños, T. Rhizospheric and endophytic plant growth-promoting bacteria associated with *Coffea arabica* L. and *Coffea canephora* Pierre ex Froehner: a review of their agronomic potential. *Microorganisms*, v. 13, n. 11, 2567, 2025. DOI: 10.3390/microorganisms13112567.

CAPÍTULO 8

ALGODÃO: ECOFISIOLOGIA DO CRESCIMENTO, FORMAÇÃO DA FIBRA E MANEJO DA PRODUTIVIDADE

Bianca Cristina Vergolino Bastos
Marlene Evangelista Vieira
Gustavo Ferreira da Silva
Iracema Alves Manoel Degaspari
Gabriela Alcantara
Edinalva da Silva Gomes
Juliana Joice Pereira Lima
Alane Oliveira da Silva
Jorge Augusto Viana de Araujo
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: O algodoeiro (*Gossypium hirsutum* L.) apresenta crescimento indeterminado e mantém simultaneamente órgãos vegetativos e reprodutivos durante grande parte do ciclo, característica que estabelece intensa competição por água, nutrientes e fotoassimilados. A formação da produtividade depende da construção e manutenção do dossel, atividade fotossintética, disponibilidade hídrica e nutricional, retenção das estruturas reprodutivas, crescimento das maçãs e desenvolvimento das fibras. A população de plantas e o manejo da arquitetura modificam a distribuição da radiação, a fotossíntese e o metabolismo de carboidratos, enquanto reguladores de crescimento podem alterar o equilíbrio entre crescimento vegetativo e produção. O déficit hídrico reduz fotossíntese, metabolismo de carboidratos e transporte de assimilados e pode comprometer simultaneamente rendimento e qualidade da fibra. Temperaturas elevadas apresentam efeitos particularmente importantes durante florescimento e desenvolvimento das maçãs, podendo reduzir retenção de frutos e rendimento e alterar características tecnológicas da fibra. A fibra corresponde a uma célula especializada derivada da epiderme do óvulo e apresenta fases parcialmente sobrepostas de iniciação, elongação, deposição da parede secundária e maturação. O nitrogênio (N), por sua vez, interfere no crescimento e na produção, embora seus efeitos sobre atributos individuais da qualidade da fibra sejam variáveis. Este capítulo discute as principais bases ecofisiológicas responsáveis pela formação da produtividade e qualidade do algodão e suas relações com estratégias de manejo da cultura.

Palavras-chave: *Gossypium hirsutum*; fotossíntese; déficit hídrico; relações fonte-dreno; fibra; nitrogênio; regulador de crescimento.

INTRODUÇÃO

O algodoeiro apresenta uma característica fisiológica particularmente importante para o manejo: o crescimento vegetativo permanece ativo durante grande parte do desenvolvimento reprodutivo. Folhas, caules e novos pontos de crescimento coexistem com botões florais, flores e maçãs, fazendo com que a disponibilidade e a distribuição dos recursos dentro da planta sejam determinantes para o equilíbrio entre crescimento e produção. População de plantas e reguladores de crescimento podem modificar essa relação ao alterarem arquitetura, fotossíntese e metabolismo de carboidratos do dossel (Luo et al., 2023).

A produtividade depende da manutenção de uma fonte fotossintética capaz de sustentar os drenos reprodutivos. Esse equilíbrio torna-se particularmente importante sob condições de déficit hídrico, uma vez que a seca reduz fotossíntese, metabolismo de carboidratos e transporte de assimilados para os tecidos reprodutivos. Consequentemente, restrições de água podem comprometer tanto o estabelecimento e crescimento das estruturas reprodutivas quanto o desenvolvimento posterior das fibras (Ul-Allah et al., 2021).

A qualidade tecnológica também depende de processos fisiológicos específicos que ocorrem após a antese. A fibra do algodão corresponde a uma célula especializada originada da epiderme do óvulo e passa por fases de iniciação, elongação, deposição da parede celular secundária e maturação. Hormônios, fatores de transcrição e genes relacionados ao metabolismo e à parede celular participam da regulação dessas etapas, demonstrando que a qualidade da fibra resulta de processos biologicamente distintos daqueles que determinam simplesmente o número de maçãs por planta (Jan et al., 2022). Água e temperatura estão entre os principais fatores ambientais capazes de modificar esse sistema. O déficit hídrico durante florescimento e formação das maçãs reduz o metabolismo da sacarose na fibra e pode diminuir comprimento e resistência, enquanto temperaturas elevadas afetam crescimento, reprodução, retenção das estruturas e qualidade tecnológica. Assim, rendimento e qualidade devem ser interpretados conjuntamente e em função do momento de ocorrência dos estresses (Gao et al., 2020; Saini et al., 2023).

A nutrição nitrogenada constitui outro componente relevante. A resposta ao N depende da disponibilidade do nutriente no solo, dose, fonte, ambiente e

demanda da cultura. Experimentos conduzidos em solos tropicais brasileiros demonstraram respostas contrastantes da produtividade à fertilização nitrogenada conforme o solo, enquanto revisões específicas indicam que os efeitos do N sobre características individuais da qualidade da fibra podem ser variáveis (Van der Sluijs, 2022; Otto et al., 2023). Dessa forma, o manejo ecofisiológico do algodoeiro deve integrar arquitetura, população, atividade fotossintética, água, temperatura, nutrição, desenvolvimento reprodutivo e formação da fibra. O objetivo deste capítulo é discutir essas relações e sua importância para a obtenção simultânea de produtividade e qualidade tecnológica.

DESENVOLVIMENTO

Crescimento, arquitetura e funcionamento do dossel

A arquitetura do algodoeiro é resultado da interação entre crescimento do caule principal, formação de folhas, desenvolvimento dos ramos e estabelecimento das estruturas reprodutivas. Como o crescimento vegetativo continua após o início da reprodução, alterações na população e no vigor das plantas modificam a distribuição da área foliar e a competição entre indivíduos, influenciando o ambiente luminoso dentro do dossel (Luo et al., 2023). Luo et al. (2023), avaliando três populações de plantas combinadas à aplicação de cloreto de mepiquat, demonstraram alterações nas características morfofisiológicas das folhas, fotossíntese e metabolismo de carboidratos durante o crescimento reprodutivo. A combinação entre maior população avaliada no experimento e aplicação do regulador apresentou a maior produtividade de algodão em caroço e biomassa, evidenciando a possibilidade de modificar fisiologicamente o dossel por meio da interação entre densidade e controle do crescimento.

O aumento da população intensifica a competição entre plantas e modifica a quantidade e distribuição da radiação no dossel. Entretanto, o efeito final depende da arquitetura resultante e da capacidade das folhas de manter a produção e exportação de carboidratos. Por isso, a definição da população não deve buscar simplesmente o maior número possível de plantas, mas uma estrutura capaz de sustentar elevada produtividade por unidade de área (Luo et al., 2023).

Fotossíntese e relações fonte-dreno

As folhas maduras constituem as principais fontes de carbono do algodoeiro, enquanto meristemas, folhas jovens, raízes e estruturas reprodutivas funcionam como drenos em diferentes intensidades ao longo do ciclo. Durante a fase reprodutiva, a demanda das maçãs aumenta progressivamente, elevando a necessidade de produção e transporte de fotoassimilados (Ul-Allah et al., 2021).

O equilíbrio fonte-dreno pode ser alterado pela disponibilidade de água. Ul-Allah et al. (2021) destacam que a seca reduz fotossíntese e metabolismo de carboidratos, incluindo processos associados ao amido e à sacarose, e compromete a translocação de assimilados para os tecidos reprodutivos. Portanto, parte da redução da produtividade sob seca resulta não apenas da menor assimilação de carbono, mas também de alterações em sua utilização e distribuição.

A posição e o funcionamento das folhas também são influenciados pela arquitetura da cultura. Luo et al. (2023) demonstraram que população e cloreto de mepiquat modificaram atributos fotossintéticos e a dinâmica dos carboidratos não estruturais nas folhas durante o período reprodutivo. Assim, práticas destinadas a controlar a arquitetura apresentam consequências metabólicas que podem alcançar os órgãos reprodutivos.

Déficit hídrico

A seca representa uma das principais limitações ambientais à produção de algodão. O déficit hídrico reduz fotossíntese e modifica o metabolismo de carboidratos, diminuindo a disponibilidade de assimilados para os órgãos reprodutivos. Também pode afetar funcionamento do pólen, sucesso reprodutivo e desenvolvimento das fibras (Ul-Allah et al., 2021).

A intensidade da resposta depende do momento de ocorrência. Durante florescimento e formação das maçãs, a cultura apresenta elevada sensibilidade porque diferentes processos reprodutivos e de desenvolvimento das fibras ocorrem simultaneamente. Gao et al. (2020) demonstraram que déficits moderado e severo reduziram o teor de sacarose e a atividade da sacarose sintase durante fases importantes do desenvolvimento das fibras. Os efeitos sobre qualidade apresen-

taram mecanismos distintos ao longo do desenvolvimento. Antes de aproximadamente 24 dias após a antese, a redução de sacarose esteve associada a menor pressão de turgor, redução da elongação e menor comprimento final da fibra. Posteriormente, durante o espessamento da parede, a menor disponibilidade de sacarose reduziu o substrato disponível para síntese de celulose, contribuindo para redução da resistência da fibra (Gao et al., 2020).

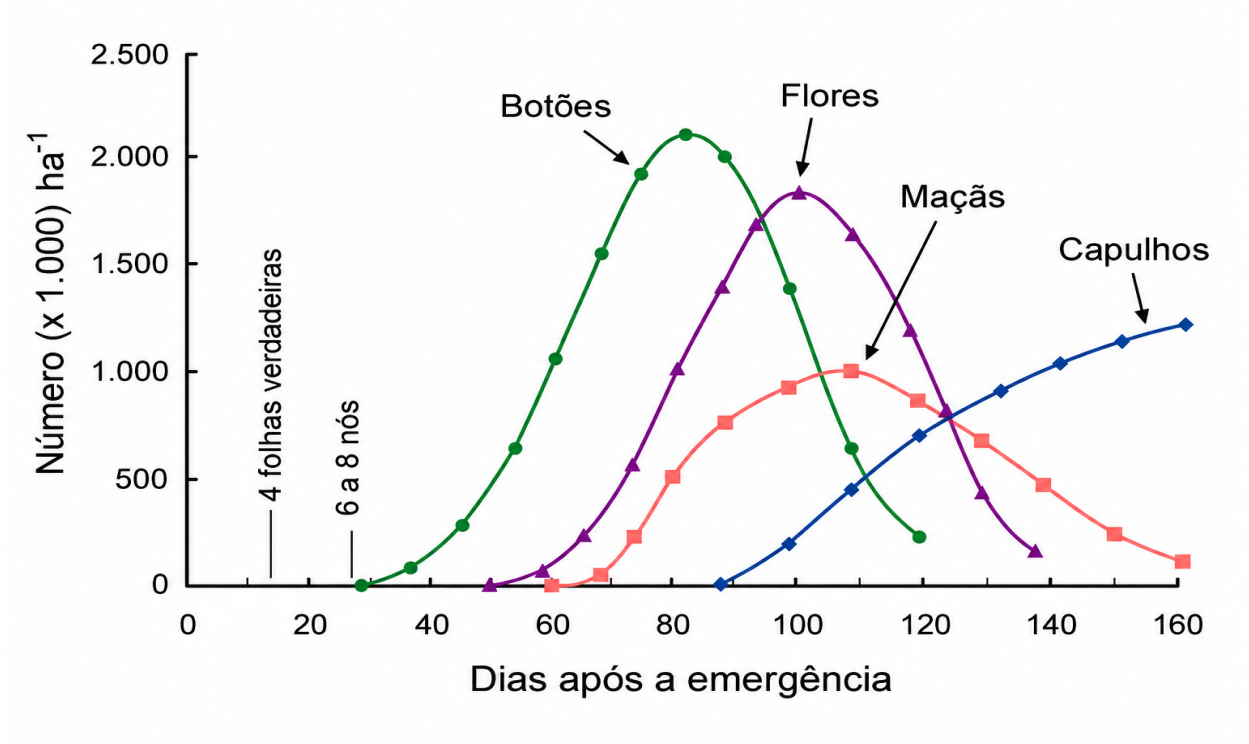
Além disso, Gao et al. (2020) observaram que a magnitude dos efeitos variou conforme a posição dos ramos frutíferos. Isso demonstra que a resposta da qualidade à seca não é necessariamente uniforme dentro da própria planta e depende também da posição e do momento de formação das estruturas reprodutivas.

Florescimento e formação das maçãs

O florescimento e o desenvolvimento das maçãs constituem fases críticas para a determinação da produtividade. A manutenção das estruturas reprodutivas depende da capacidade da planta de sustentar sua demanda por carbono, água e nutrientes, enquanto condições ambientais desfavoráveis podem aumentar a perda de estruturas ou reduzir seu crescimento (Ul-Allah et al., 2021; Saini et al., 2023). A disponibilidade hídrica possui importância especial durante esse período. Gao et al. (2020) impuseram déficits moderado e severo a partir do florescimento e demonstraram que os efeitos alcançaram o metabolismo dos açúcares das fibras formadas posteriormente.

Dessa maneira, um estresse ocorrido durante a fase de florescimento e formação das maçãs pode produzir consequências que permanecem até a qualidade final da fibra. A temperatura apresenta comportamento semelhante. Saini et al. (2023) demonstram que florescimento e desenvolvimento das maçãs estão entre as fases mais sensíveis ao calor. Temperaturas elevadas podem afetar processos reprodutivos e aumentar a abscisão de estruturas, reduzindo o número de maçãs mantidas até a colheita.

Figura 5. Dinâmica da formação das estruturas reprodutivas do algodoeiro em função dos dias após a emergência.



Fonte: Rosolem em IPNI.

Temperatura e estresse térmico

Embora o algodoeiro seja cultivado em regiões de clima quente, temperaturas excessivamente elevadas podem comprometer processos fisiológicos e reprodutivos. Saini et al. (2023), ao revisarem os efeitos de altas temperaturas diurnas e noturnas, destacam que florescimento e desenvolvimento das maçãs apresentam elevada vulnerabilidade ao estresse térmico. O calor pode diminuir fotossíntese e disponibilidade de carboidratos para as estruturas reprodutivas. Também pode afetar desenvolvimento floral, viabilidade e germinação do pólen, crescimento do tubo polínico e interação pólen-pistilo, aumentando o risco de falhas reprodutivas e abscisão de botões, flores e maçãs (Saini et al., 2023).

As temperaturas elevadas também alcançam a qualidade da fibra. Dependendo da intensidade, duração e momento de ocorrência, o calor pode alterar comprimento, resistência, uniformidade, maturidade e micronaire. A resposta final resulta da interação entre temperatura e estágio de desenvolvimento das fibras (Saini et al., 2023).

Consequentemente, época de semeadura e escolha genética apresentam importância ecofisiológica porque modificam o ambiente térmico experimentado durante as fases mais sensíveis. O objetivo do manejo deve ser reduzir a exposição do florescimento e da formação das maçãs a condições térmicas extremas sempre que o sistema de produção permitir.

Desenvolvimento e qualidade da fibra

A fibra de algodão é uma célula individual altamente especializada derivada da epiderme do óvulo. Seu desenvolvimento pode ser dividido em quatro fases parcialmente sobrepostas: iniciação, elongação, formação da parede secundária e maturação. Cada fase apresenta regulação genética, hormonal e metabólica específica (Jan et al., 2022). A iniciação determina quais células epidérmicas se diferenciarão em fibras. Posteriormente, durante a elongação, ocorre intenso crescimento celular. Jan et al. (2022) destacam a participação de diferentes fitormônios, fatores de transcrição e genes na regulação desses processos, demonstrando que o comprimento final resulta de uma complexa rede de controle do crescimento celular. Após a elongação, intensifica-se a formação da parede secundária, caracterizada pelo grande acúmulo de celulose. A coordenação entre elongação e deposição da parede contribui para características tecnológicas como comprimento, resistência, maturidade e finura da fibra (Jan et al., 2022).

O ambiente interfere nesses processos. O experimento de Gao et al. (2020) demonstrou que a seca altera o metabolismo da sacarose durante elongação e espessamento da fibra, enquanto Saini et al. (2023) mostram que o ambiente térmico também interfere em diferentes atributos de qualidade. Portanto, qualidade da fibra resulta da interação entre controle genético e condições ambientais experimentadas durante seu desenvolvimento.

População de plantas e regulador de crescimento

O cloreto de mepiquat é utilizado para modificar o crescimento e a arquitetura do algodoeiro. Entretanto, sua resposta depende da população de plantas e do sistema produtivo, razão pela qual o regulador não deve ser interpretado isoladamente (Luo et al., 2023).

Luo et al. (2023) demonstraram que a aplicação do regulador associada a diferentes populações modificou fotossíntese foliar, metabolismo de carboidratos, biomassa e produtividade. Nas condições experimentais avaliadas, a combinação entre a maior população testada e aplicação de cloreto de mepiquat apresentou maior produtividade de algodão em caroço.

O resultado não significa que uma densidade ou dose específica possa ser transferida universalmente para outros ambientes. O princípio fisiológico é que população e controle do crescimento interagem na definição da arquitetura, atividade das folhas e distribuição dos carboidratos. Assim, cultivar, ambiente, população e vigor vegetativo precisam ser considerados conjuntamente na decisão sobre uso do regulador (Luo et al., 2023).

Integração ecofisiológica do manejo

A formação da produtividade do algodão depende do equilíbrio entre crescimento vegetativo e demanda reprodutiva. O dossel precisa possuir área foliar suficiente para interceptar radiação e produzir carbono, mas sua arquitetura também deve permitir funcionamento eficiente das folhas e adequada distribuição dos recursos para as maçãs (Luo et al., 2023).

A disponibilidade de água torna-se especialmente importante durante o período reprodutivo. A seca reduz fotossíntese, transporte de assimilados e metabolismo da sacarose e pode comprometer tanto o número de estruturas produtivas quanto comprimento e resistência das fibras (Gao et al., 2020; Ul-Allah et al., 2021). Temperaturas elevadas representam limitação adicional, principalmente durante florescimento e formação das maçãs. O posicionamento da cultura no ambiente, por meio da escolha da época de semeadura e do genótipo, deve buscar reduzir a exposição das fases mais sensíveis a extremos térmicos (Saini et al., 2023).

O manejo nutricional precisa acompanhar o potencial produtivo sem promover desequilíbrios. Particularmente para N, a resposta depende da oferta natural do solo e das características do sistema, e doses excessivas não representam garantia de maior produtividade ou melhor qualidade da fibra (Van der Sluijs, 2022; Otto et al., 2023).

CONCLUSÕES

O algodoeiro apresenta crescimento indeterminado e forte sobreposição entre desenvolvimento vegetativo e reprodutivo. Essa característica torna o equilíbrio entre capacidade fotossintética, arquitetura da planta e demanda das estruturas reprodutivas fundamental para a formação da produtividade. A disponibilidade hídrica constitui um dos principais reguladores desse equilíbrio. A seca reduz fotossíntese, metabolismo de carboidratos e transporte de assimilados e, quando ocorre durante florescimento e formação das maçãs, pode comprometer também elongação, deposição de celulose e qualidade final da fibra.

REFERÊNCIAS

Gao, M.; Snider, J. L.; Bai, H.; Hu, W.; Wang, R.; Meng, Y.; Wang, Y.; Zhou, Z. Drought effects on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) fibre quality and fibre sucrose metabolism during the flowering and boll-formation period. *Journal of Agronomy and Crop Science*, v. 206, n. 3, p. 309–321, 2020. DOI: 10.1111/jac.12389.

Jan, M.; Liu, Z.; Guo, C.; Sun, X. Molecular regulation of cotton fiber development: a review. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 23, n. 9, 5004, 2022. DOI: 10.3390/ijms23095004.

Luo, H.; Zhang, Z.; Wu, J.; Wu, Z.; Wen, T.; Tang, F. Effects of mepiquat chloride and plant population density on leaf photosynthesis and carbohydrate metabolism in upland cotton. *Journal of Cotton Research*, v. 6, 20, 2023. DOI: 10.1186/s42397-023-00157-8.

Otto, R.; Ferraz-Almeida, R.; Soares, J. R.; Carneiro, P. V.; Coser, T. R.; Horowitz, N.; Soares, L. C.; Novaes, G. B.; Vargas, V. P.; Holzschuh, M. J. Nitrogen fertilizer management on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) yield and quality in two tropical soils. *European Journal of Agronomy*, v. 142, 126672, 2023. DOI: 10.1016/j.eja.2022.126672.

Saini, D. K.; Impa, S. M.; McCallister, D.; Patil, G. B.; Abidi, N.; Ritchie, G.; Jaconis, S. Y.; Jagadish, K. S. V. High day and night temperatures impact on cotton yield and quality—current status and future research direction. *Journal of Cotton Research*, v. 6, 16, 2023. DOI: 10.1186/s42397-023-00154-x.

Ul-Allah, S.; Rehman, A.; Hussain, M.; Farooq, M. Fiber yield and quality in cotton under drought: effects and management. *Agricultural Water Management*, v. 255, 106994, 2021. DOI: 10.1016/j.agwat.2021.106994.

Van der Sluijs, M. H. J. Effect of nitrogen application level on cotton fibre quality. *Journal of Cotton Research*, v. 5, 9, 2022. DOI: 10.1186/s42397-022-00116-9.

CAPÍTULO 9

ARROZ IRRIGADO E DE SEQUEIRO: BASES ECOFISIOLÓGICAS DA PRODUTIVIDADE E MANEJO DA CULTURA

Alane Oliveira da Silva
Gustavo Ferreira da Silva
Marlene Evangelista Vieira
Juliana Joice Pereira Lima
Allan Mayron Rodrigues Costa
Marcos Fernandes dos Santos Farias
Ingrid Melissa do Amaral Araújo
Iracema Alves Manoel Degaspari
Bianca Cristina Vergolino Bastos
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: O arroz (*Oryza sativa* L.) apresenta ampla adaptação a diferentes ambientes de produção, destacando-se os sistemas irrigado e de sequeiro. Embora pertençam à mesma espécie, as condições hídricas contrastantes modificam crescimento radicular, perfilhamento, expansão foliar, fotossíntese, absorção de nutrientes e formação dos componentes do rendimento. No arroz irrigado, a manutenção da lâmina de água ou a utilização de estratégias de irrigação intermitente reduz a ocorrência de déficit hídrico e modifica as condições químicas e biológicas do solo. No sistema de sequeiro, a cultura depende predominantemente da precipitação e pode ser submetida a períodos de deficiência hídrica, tornando o desenvolvimento radicular, a regulação estomática e a eficiência de uso da água características determinantes da estabilidade produtiva. Em ambos os sistemas, a produtividade depende da formação de perfilhos férteis, número de panículas por área, número de espiguetas, fertilidade das espiguetas e massa dos grãos. As fases reprodutiva e de enchimento apresentam elevada sensibilidade à deficiência hídrica e às temperaturas supraótimas. O nitrogênio (N) influencia área foliar, perfilhamento, fotossíntese e capacidade de dreno, mas sua eficiência depende do regime hídrico. Este capítulo compara as principais respostas ecofisiológicas do arroz irrigado e de sequeiro e relaciona água, temperatura, relações fonte-dreno e nutrição à formação da produtividade.

Palavras-chave: *Oryza sativa*; arroz irrigado; arroz de sequeiro; déficit hídrico; irrigação; nitrogênio; produtividade.

INTRODUÇÃO

O arroz é cultivado em ambientes com disponibilidade hídrica amplamente variável. No sistema irrigado, o fornecimento de água permite maior controle do estado hídrico da cultura e pode envolver inundação contínua ou estratégias de irrigação intermitente. No arroz de sequeiro, por outro lado, a disponibilidade de água depende predominantemente das precipitações e da capacidade do solo de armazená-la, aumentando a exposição da cultura a períodos de déficit hídrico. Essas diferenças modificam o ambiente radicular, o crescimento e a eficiência de utilização de água e nutrientes (Cheng et al., 2022).

Apesar das diferenças entre os sistemas, a construção da produtividade segue princípios fisiológicos comuns. O estabelecimento da população é seguido pelo perfilhamento e pela formação do dossel; posteriormente ocorre diferenciação reprodutiva, emissão das panículas, florescimento e estabelecimento das espiguetas férteis; por fim, o enchimento determina a massa dos grãos. A produtividade resulta, portanto, da integração entre capacidade da fonte fotossintética e dimensão dos drenos formados ao longo do ciclo (Pan et al., 2022).

A água exerce influência sobre praticamente todas essas etapas. Déficits reduzem expansão foliar, condutância estomática e fotossíntese e, quando coincidem com fases reprodutivas, podem comprometer formação e enchimento dos grãos. No sistema irrigado, entretanto, a manutenção permanente de lâmina de água não constitui a única estratégia possível. Regimes de alternância entre períodos úmidos e moderadamente secos podem aumentar a produtividade da água e, quando adequadamente manejados, manter a produtividade próxima à obtida sob inundação contínua (Cheng et al., 2022). A temperatura constitui outro importante regulador do desenvolvimento. O arroz apresenta sensibilidade particular ao calor durante a fase reprodutiva e o enchimento. Temperaturas elevadas podem comprometer fertilidade das espiguetas e formação do amido e acelerar processos associados ao desenvolvimento, resultando em redução da produtividade e da qualidade dos grãos (Liu; Lu, 2023).

O manejo deve, portanto, considerar a interação entre ambiente hídrico, temperatura, N, capacidade fotossintética e formação dos componentes do rendimento. O objetivo deste capítulo é discutir essas relações comparativamente nos sistemas irrigado e de sequeiro, enfatizando os mecanismos fisiológicos responsáveis pelas diferenças de resposta da cultura.

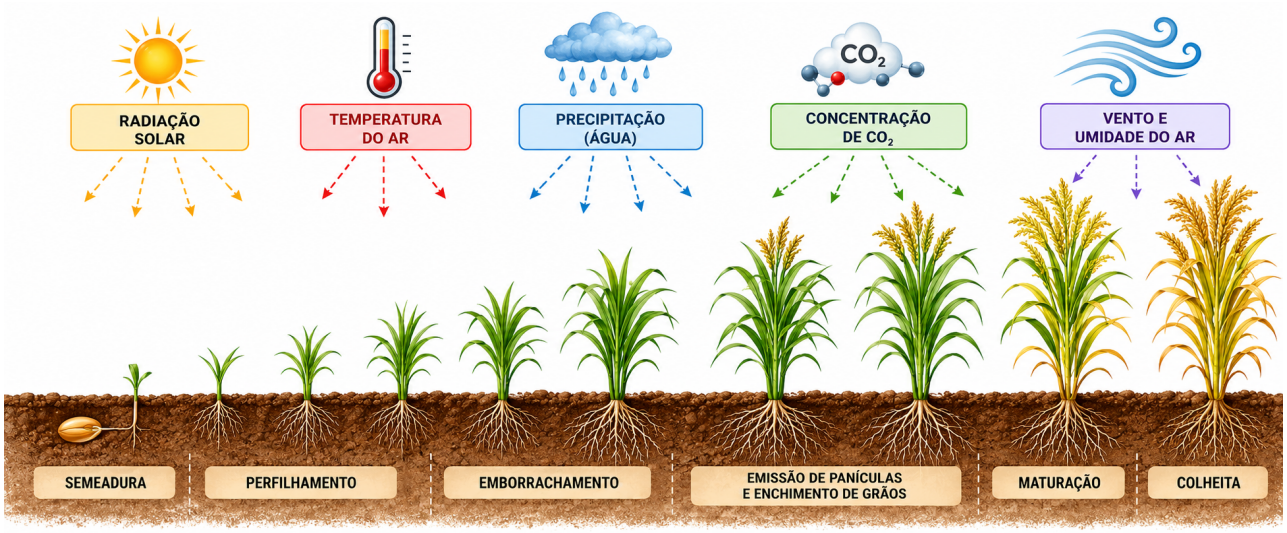
DESENVOLVIMENTO

Crescimento, perfilhamento e formação da produtividade

O perfilhamento constitui uma etapa fundamental para a definição do número potencial de panículas. Após o estabelecimento, a planta forma novos perfilhos enquanto amplia sua área foliar e capacidade de interceptação da radiação. Entretanto, nem todos os perfilhos formados resultam em panículas produtivas, e a sobrevivência depende da disponibilidade de radiação, água, N e assimilados. No arroz irrigado, a maior estabilidade da disponibilidade hídrica tende a favorecer a continuidade do crescimento e do perfilhamento. No sistema de sequeiro, períodos de deficiência de água durante o crescimento vegetativo podem reduzir expansão foliar e emissão ou sobrevivência dos perfilhos, diminuindo precocemente o número potencial de panículas.

O N apresenta forte interação com esse processo. Lee (2021) destaca que a eficiência de uso do nutriente depende de mecanismos relacionados à absorção, assimilação, transporte e remobilização. A disponibilidade adequada favorece formação da área foliar e perfilhamento, mas o excesso de N pode diminuir a eficiência de utilização e aumentar perdas do nutriente.

Figura 6. Estádios de desenvolvimento da cultura do arroz e principais fatores ambientais que influenciam seu crescimento e produtividade.



Fonte: Elaborado por Alasse O. Silva (2026).

A produtividade final resulta do número de panículas por área, número de espiguetas por panícula, porcentagem de espiguetas férteis e massa dos grãos. Esses componentes são formados em momentos diferentes e respondem de maneira distinta às condições ambientais. Assim, limitações durante o período vegetativo podem reduzir a formação da estrutura produtiva, enquanto estresses durante reprodução e enchimento afetam diretamente fertilidade e massa dos grãos.

Água, fotossíntese e diferenças entre arroz irrigado e de sequeiro

A disponibilidade hídrica representa a principal diferença ecofisiológica entre os dois sistemas. No arroz irrigado, a água pode ser manejada para manter o solo permanentemente inundado ou para alternar períodos de maior e menor disponibilidade. No sequeiro, a cultura permanece mais exposta às oscilações do armazenamento de água no solo e da precipitação.

A deficiência hídrica reduz o potencial hídrico das plantas e promove fechamento estomático, diminuindo transpiração e entrada de CO_2. Consequentemente, a fotossíntese e a produção de biomassa são reduzidas. Em condições de sequeiro, a capacidade do sistema radicular de explorar camadas mais profundas e a manutenção do funcionamento fisiológico durante períodos de seca tornam-se características especialmente importantes para a estabilidade produtiva.

No sistema irrigado, a inundação contínua também não representa necessariamente a condição fisiologicamente mais eficiente. Cheng et al. (2022), analisando resultados de diferentes estudos, demonstraram que a irrigação por molhamento e secagem alternados pode reduzir significativamente a quantidade de água utilizada e aumentar a produtividade da água sem necessariamente diminuir o rendimento, desde que o limite inferior de disponibilidade hídrica seja adequadamente controlado. Resultados experimentais confirmam a importância da intensidade do período seco. Sob secagem moderada, o rendimento pode permanecer semelhante ao observado sob irrigação convencional, enquanto secagem mais intensa reduz absorção de água e nutrientes e pode diminuir a produtividade. Portanto, o princípio da irrigação intermitente não é submeter o arroz a estresse severo, mas permitir redução controlada da água disponível antes da próxima irrigação.

A interação entre água e N também precisa ser considerada. Regimes moderados de molhamento e secagem podem melhorar características fisiológicas das raízes e da parte aérea e favorecer a eficiência de utilização do N. Em experimento comparando inundação contínua e secagem moderada, a combinação adequada entre regime hídrico e N aumentou produtividade, eficiência de uso da água e eficiência de uso do nutriente.

Florescimento, enchimento dos grãos e relações fonte-dreno

A fase reprodutiva representa um dos períodos mais sensíveis do arroz. Durante a formação e o florescimento das panículas, condições desfavoráveis podem diminuir a fertilidade das espiguetas e, consequentemente, o número final de grãos. Essa sensibilidade torna a disponibilidade de água particularmente importante no arroz de sequeiro quando períodos secos coincidem com a fase reprodutiva. O calor também apresenta grande impacto nessa fase. Liu e Lu (2023) destacam que o arroz apresenta maior sensibilidade às altas temperaturas durante reprodução e enchimento do que durante o período vegetativo. O estresse térmico pode acelerar o florescimento, reduzir a fertilidade das espiguetas, diminuir o acúmulo de amido e prejudicar a qualidade dos grãos.

Após o estabelecimento do número de grãos, a produtividade passa a depender fortemente da relação entre capacidade da fonte e tamanho do dreno. As folhas constituem a principal fonte de carbono, enquanto as espiguetas em enchimento representam os principais drenos. Reservas de carboidratos não estruturais previamente acumuladas nos colmos também podem ser remobilizadas para os grãos durante essa fase (Pan et al., 2022).

Pan et al. (2022) demonstraram que a manutenção de uma relação equilibrada entre fonte e dreno durante o enchimento favorece a produtividade. Maior duração funcional da fonte e adequada remobilização de carbono contribuem para atender à demanda das espiguetas. Resultados obtidos com diferentes tipos de arroz também mostram que aumentar simplesmente o número de espiguetas não garante maior rendimento quando a capacidade da fonte é insuficiente para completar adequadamente o enchimento. No arroz irrigado, maior estabilidade hídrica durante essa fase facilita a manutenção da fotossíntese e o enchimento.

No sequeiro, déficit hídrico ou calor durante reprodução e enchimento podem reduzir simultaneamente a capacidade da fonte e o desempenho dos drenos, tornando essas fases prioritárias para estratégias de conservação e manejo da água.

Nitrogênio e manejo integrado

O N é fundamental para formação de clorofila, proteínas e enzimas e exerce forte influência sobre perfilhamento, expansão foliar e fotossíntese. Entretanto, apenas parte do N aplicado é recuperada pela cultura, tornando a eficiência de uso do nutriente uma questão agronômica e ambiental importante nos sistemas de produção de arroz (Lee, 2021). A dinâmica do N difere entre condições permanentemente inundadas e ambientes sujeitos à alternância de umedecimento e secagem. Mudanças no estado de oxidação do solo modificam processos microbianos e a disponibilidade das formas nitrogenadas. Por essa razão, estratégias de irrigação podem alterar simultaneamente a disponibilidade do nutriente e sua recuperação pela cultura (Cheng et al., 2022).

Estudos recentes mostram que a interação entre irrigação e N pode ser explorada agronomicamente. Abid et al. (2022) observaram que estratégias otimizadas de nutrição combinadas à irrigação intermitente modificaram parâmetros fotossintéticos, produtividade e comunidades microbianas relacionadas ao ciclo do N. O manejo deve evitar tanto deficiência quanto fornecimento excessivo. Quantidades insuficientes de N restringem área foliar, perfilhamento e capacidade fotossintética, enquanto doses superiores à demanda reduzem a eficiência de utilização e ampliam o risco de perdas. O ajuste deve considerar sistema de cultivo, disponibilidade hídrica, fertilidade do solo, cultivar e expectativa de produtividade (Lee, 2021; Cheng et al., 2022).

No arroz de sequeiro, o manejo precisa considerar adicionalmente a irregularidade da disponibilidade de água, pois a absorção e a resposta ao fertilizante podem ser limitadas durante períodos secos. No irrigado, a possibilidade de controlar a água permite maior integração entre irrigação e nutrição. Em ambos os sistemas, a meta fisiológica é formar população adequada de perfilhos férteis, manter área foliar funcional e garantir suprimento de assimilados durante a formação e o enchimento dos grãos.

CONCLUSÕES

O arroz irrigado e o arroz de sequeiro apresentam os mesmos processos básicos de formação da produtividade, mas diferem principalmente quanto à estabilidade da disponibilidade hídrica. No sistema irrigado, o controle da água permite reduzir a exposição ao déficit e manejar a interação entre solo, raízes e nutrientes. No sequeiro, a distribuição das chuvas e a capacidade da cultura de explorar a água armazenada no solo assumem maior importância.

A produtividade depende da formação de perfilhos férteis, panículas, espiguetas e grãos adequadamente preenchidos. Durante o enchimento, o equilíbrio entre capacidade fotossintética, reservas acumuladas nos colmos e dimensão dos drenos determina a capacidade de completar o crescimento dos grãos.

REFERÊNCIAS

Abid, A. A.; Zhang, Q.; Adil, M. F.; Batool, I.; Abbas, M.; Hassan, Z.; Khan, A. A.; Castellano-Hinojosa, A.; Zaidi, S. H. R.; Di, H.; et al. Nitrogen optimization coupled with alternate wetting and drying practice enhances rhizospheric nitrifier and denitrifier abundance and rice productivity. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 927229, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.927229.

Cheng, H.; Shu, K.; Zhu, T.; Wang, L.; Liu, X.; Cai, W.; Qi, Z.; Feng, S. Effects of alternate wetting and drying irrigation on yield, water and nitrogen use, and greenhouse gas emissions in rice paddy fields. *Journal of Cleaner Production*, v. 349, 131487, 2022. DOI: 10.1016/j.jclepro.2022.131487.

Lee, S. Recent advances on nitrogen use efficiency in rice. *Agronomy*, v. 11, n. 4, 753, 2021. DOI: 10.3390/agronomy11040753.

Liu, J.-X.; Lu, H.-P. The hot science in rice research: how rice plants cope with heat stress. *Plant, Cell & Environment*, 2023. DOI: 10.1111/pce.14509.

Pan, Y.; Guo, J.; Fan, L.; Ji, Y.; Liu, Z.; Wang, F.; Pu, Z.; Ling, N.; Shen, Q.; Guo, S. The source–sink balance during the grain filling period facilitates rice production under organic fertilizer substitution. *European Journal of Agronomy*, v. 134, 126468, 2022. DOI: 10.1016/j.eja.2022.126468.

CAPÍTULO 10

FEIJÃO: BASES ECOFISIOLÓGICAS DA PRODUTIVIDADE E MANEJO DA CULTURA

Bianca Cristina Vergolino Bastos
Gustavo Ferreira da Silva
Juliana Joice Pereira Lima
Marlene Evangelista Vieira
Marcos Fernandes dos Santos Farias
Iracema Alves Manoel Degaspari
Júlio César Altizani Júnior
Maik Jorge Viana Costa
Francisco Fernando Monteiro dos Passos
Júlia Ribeiro Barbosa Soares
Cristina Batista de Lima
Alane Oliveira da Silva
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: O feijoeiro-comum (*Phaseolus vulgaris* L.) apresenta ciclo relativamente curto e elevada sensibilidade às condições ambientais, principalmente durante florescimento, formação das vagens e enchimento dos grãos. A produtividade resulta da integração entre estabelecimento da cultura, formação da área foliar, fotossíntese, fixação biológica de nitrogênio (FBN), disponibilidade hídrica e nutricional e manutenção das estruturas reprodutivas. Como espécie de metabolismo C3, o feijoeiro apresenta redução da assimilação de carbono quando submetido a déficit hídrico, principalmente em decorrência da limitação estomática e, sob estresse mais intenso, de alterações metabólicas. A deficiência de água também compromete crescimento, formação de vagens e massa dos grãos, enquanto temperaturas elevadas durante a fase reprodutiva podem diminuir germinação do pólen, receptividade do estigma, estabelecimento das vagens e produtividade. A simbiose com rizóbios permite obtenção de parte do N requerido pela cultura, embora sua eficiência dependa do genótipo, estirpe bacteriana, fertilidade do solo e condições ambientais. O fósforo (P) também possui importância fisiológica e sua deficiência pode intensificar os efeitos do déficit hídrico. Este capítulo discute as principais relações entre crescimento, fotossíntese, água, temperatura, FBN, nutrição e formação dos componentes do rendimento do feijoeiro.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*; fotossíntese; déficit hídrico; fixação biológica de nitrogênio; fósforo; produtividade.

INTRODUÇÃO

O feijoeiro-comum é uma leguminosa de elevada importância alimentar e apresenta grande diversidade de hábitos de crescimento, duração de ciclo e adaptação ambiental. A produtividade depende da interação entre genótipo, população, disponibilidade de água e nutrientes, atividade fotossintética e capacidade da planta de formar e manter estruturas reprodutivas. Irrigação, fertilização, inoculação com rizóbios, densidade e época de semeadura estão entre as práticas capazes de modificar significativamente o rendimento da cultura (Karavidas et al., 2022). Uma das características fisiológicas relevantes do feijoeiro é sua capacidade de estabelecer simbiose com bactérias fixadoras de N. A FBN pode reduzir a dependência de fertilizantes nitrogenados, embora sua contribuição apresente elevada variabilidade. Genótipo, estirpe de rizóbio, condições climáticas, fertilidade do solo e manejo do N interferem na nodulação e na eficiência da simbiose (Karavidas et al., 2022).

A disponibilidade hídrica representa uma das principais limitações ambientais da cultura. Em condições tropicais, períodos de seca frequentemente coincidem com baixa disponibilidade de nutrientes, particularmente P. Smith et al. (2022) demonstraram que tanto o déficit hídrico quanto a deficiência de P reduziram fotossíntese, condutância estomática, biomassa e produção de sementes, com diferenças importantes entre genótipos. Temperaturas elevadas também apresentam importância crescente. O período entre florescimento e formação das vagens é particularmente sensível ao calor, porque processos relacionados ao pólen, estigma, fecundação e estabelecimento das estruturas reprodutivas determinam o número potencial de vagens e sementes. Sharda et al. (2026) demonstraram ampla variabilidade genética na tolerância ao calor durante essa fase, com diferenças expressivas na manutenção do rendimento.

Assim, a produtividade não deve ser interpretada apenas como consequência do crescimento vegetativo. Ela resulta da capacidade de construir área foliar, manter fotossíntese e nutrição adequadas e converter esses recursos em flores, vagens e sementes. O objetivo deste capítulo é discutir os principais processos ecofisiológicos envolvidos nessa integração e suas relações com o manejo da cultura.

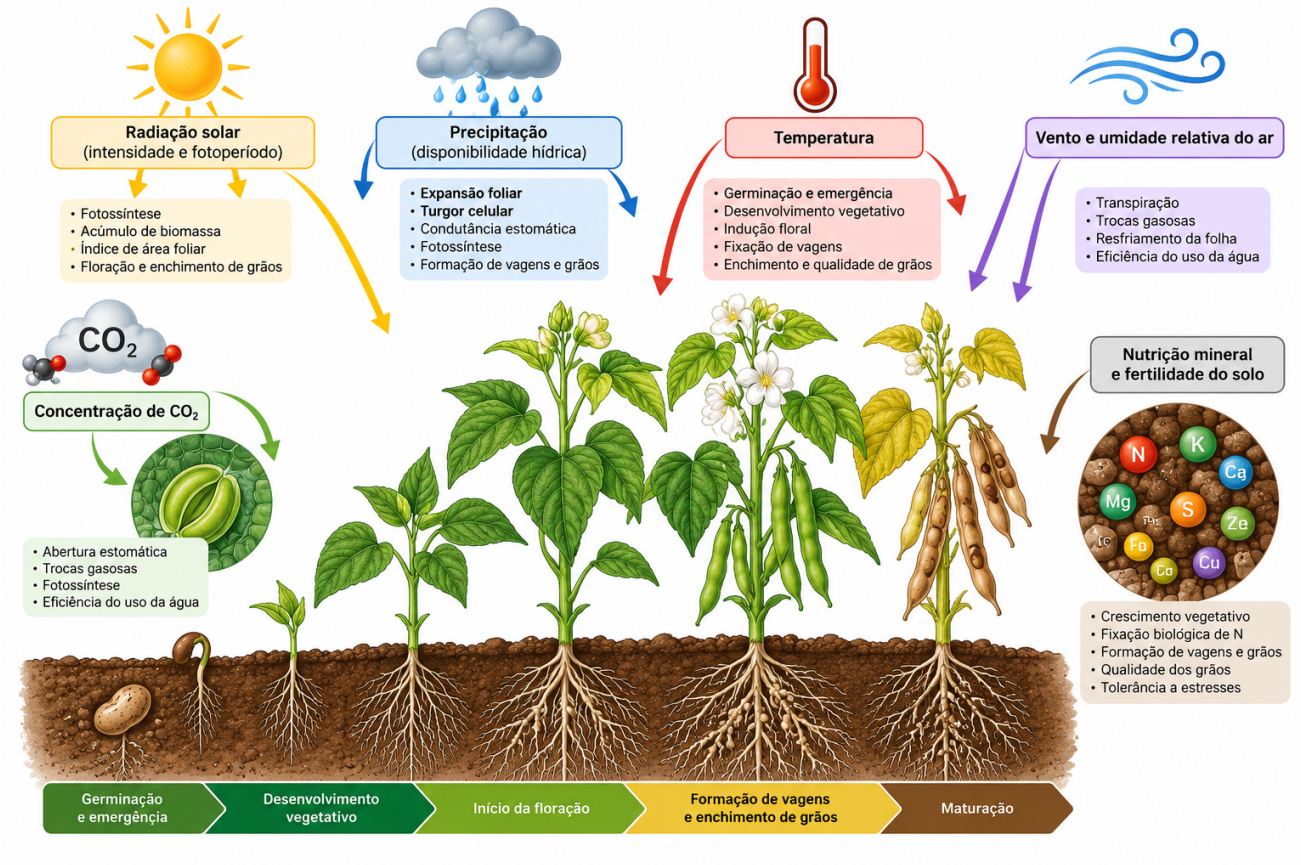
DESENVOLVIMENTO

Crescimento, fotossíntese e formação da produtividade

O estabelecimento adequado da cultura permite a formação da área foliar responsável pela interceptação da radiação e assimilação de carbono. O feijoeiro apresenta metabolismo fotossintético C3 e sua produção de biomassa depende do funcionamento das folhas, da disponibilidade de água e nutrientes e da duração da área foliar durante o período reprodutivo. Densidade, irrigação e fertilização estão entre os fatores de manejo que modificam esses processos e, consequentemente, a produtividade (Karavidas et al., 2022). Após o início da reprodução, flores, vagens e sementes tornam-se importantes drenos de fotoassimilados. A produtividade pode ser representada principalmente pelo número de vagens por área, número de sementes por vagem e massa das sementes. Como esses componentes são definidos em diferentes momentos do ciclo, o efeito de um estresse depende diretamente do estádio em que ocorre.

O ambiente hídrico modifica fortemente a capacidade da fonte fotossintética. Smith et al. (2022) observaram que o déficit hídrico diminuiu fotossíntese e condutância estomática durante o desenvolvimento de diferentes genótipos de feijão. Quando a deficiência de água ocorreu associada à baixa disponibilidade de P, as limitações ao crescimento e à produção tornaram-se ainda mais expressivas. Apesar da redução da biomassa e da produção, os genótipos apresentaram diferenças fisiológicas importantes. Smith et al. (2022) identificaram materiais com maior capacidade de carboxilação, transporte de elétrons e utilização de triose-fosfato sob a combinação entre seca e baixo P, demonstrando que a estabilidade produtiva está relacionada à capacidade de preservar diferentes componentes do metabolismo fotossintético.

Figura 7. Influência dos principais fatores ambientais e edáficos sobre o desenvolvimento, a ecofisiologia e a formação da produtividade do feijoeiro.



Fonte: Elaborado pelos autores (2026).

Água, temperatura e fase reprodutiva

A deficiência hídrica reduz expansão celular e abertura estomática e diminui a assimilação de CO_2. Quando prolongado, o estresse limita produção de biomassa e reduz a quantidade de recursos disponíveis aos órgãos reprodutivos. Em experimento com 12 genótipos, Smith et al. (2022) observaram forte redução da biomassa aérea e da massa de sementes sob déficit hídrico e baixa disponibilidade de P.

A resposta varia entre genótipos. Algumas plantas conseguem manter maior capacidade fotossintética, eficiência no uso da água ou distribuição de biomassa para as estruturas reprodutivas. Smith et al. (2022) destacaram o índice de colheita das vagens como uma das características associadas à adaptação, evidenciando que tolerância à seca depende não apenas da produção total de biomassa, mas também da eficiência de sua utilização na formação das sementes.

O florescimento e a formação das vagens representam fases especialmente vulneráveis também ao calor. Sharda et al. (2026), avaliando 56 acessos de *P. vulgaris* sob 32/22 °C durante o período entre florescimento e formação das vagens, observaram reduções significativas do rendimento e diferenças consistentes entre materiais tolerantes e sensíveis. Os efeitos do calor envolveram alterações em características fisiológicas e reprodutivas, incluindo germinação do pólen e receptividade do estigma. Nos materiais sensíveis, as perdas de massa total de sementes foram superiores às observadas nos acessos tolerantes, demonstrando que a manutenção da função reprodutiva constitui importante componente da termotolerância (Sharda et al., 2026).

A disponibilidade de água durante a fase reprodutiva também influencia diretamente o número e o crescimento das vagens. Al-Amri (2021) observou redução de características de crescimento, relações hídricas e componentes de rendimento em plantas submetidas a períodos mais longos entre irrigações. Assim, evitar estresses severos entre florescimento e enchimento constitui estratégia importante para estabilizar a produtividade.

Fixação biológica de nitrogênio e nutrição

Como leguminosa, o feijoeiro estabelece associação simbiótica com rizóbios capazes de converter N_2 atmosférico em formas assimiláveis pela planta. Essa característica pode reduzir a necessidade de N mineral, embora a capacidade de FBN do feijoeiro seja variável e dependa do genótipo, da bactéria simbionte e das condições ambientais (Karavidas et al., 2022). A inoculação com rizóbios constitui, portanto, uma ferramenta importante de manejo. A revisão sistemática de Karavidas et al. (2022), que avaliou 250 trabalhos sobre práticas agronômicas na cultura, identificou a inoculação e estratégias destinadas a melhorar a FBN entre as práticas relevantes para aumentar a sustentabilidade do sistema e reduzir a dependência da fertilização nitrogenada. A simbiose, entretanto, é fisiologicamente dependente da condição da planta. Os nódulos precisam receber fotoassimilados para sustentar a atividade microbiana, enquanto o N fixado participa da síntese de proteínas, clorofila, enzimas e tecidos vegetais. Assim, restrições severas à fotossíntese ou ao crescimento também podem limitar os benefícios potenciais da associação.

Além do N, o P possui papel fundamental no metabolismo energético e no crescimento do feijoeiro. Smith et al. (2022) verificaram que sua deficiência reduziu biomassa e produção de sementes e, quando combinada ao déficit hídrico, provocou fortes alterações fisiológicas. A interação demonstra que tolerância à seca não pode ser interpretada independentemente da fertilidade do solo. O uso de microrganismos benéficos pode ainda modificar a resposta às condições ambientais. Al-Amri (2021) observou que a associação de fungos micorrízicos arbusculares com *Bacillus amyloliquefaciens* aumentou parâmetros relacionados às trocas gasosas, crescimento, componentes de rendimento e eficiência de uso da água em plantas submetidas à restrição hídrica. Esses resultados demonstram potencial para estratégias microbiológicas, embora sua eficiência em campo dependa das condições edafoclimáticas e do sistema de produção.

Manejo integrado e formação dos grãos

A formação da produtividade precisa ser compreendida como sequência de processos. Durante o crescimento vegetativo, a planta estabelece raízes e área foliar; posteriormente, inicia florescimento e formação das vagens; finalmente, a demanda por carbono e nutrientes concentra-se progressivamente nas sementes em desenvolvimento. Qualquer limitação que reduza a capacidade da fonte ou a formação dos drenos pode diminuir o rendimento.

A disponibilidade de água merece atenção especial durante florescimento, formação das vagens e enchimento. O manejo da irrigação, quando disponível, deve evitar deficiência severa nesses períodos. Em condições de sequeiro, época de semeadura, características do solo e escolha de cultivares adaptadas tornam-se componentes importantes para diminuir a probabilidade de coincidência entre seca e fases reprodutivas críticas (Karavidas et al., 2022).

A nutrição precisa acompanhar a mesma lógica. O fornecimento de P deve permitir adequado crescimento radicular e funcionamento metabólico, enquanto o N pode ser obtido pela combinação entre disponibilidade do solo, fertilização quando necessária e FBN. O objetivo não é maximizar isoladamente a disponibilidade de um nutriente, mas permitir que a planta mantenha crescimento, fotossíntese e desenvolvimento reprodutivo equilibrados (Karavidas et al., 2022; Smith et al., 2022). Temperatura e água também precisam ser

consideradas conjuntamente. Condições de calor durante a reprodução podem reduzir fertilidade e estabelecimento das vagens, enquanto deficiência hídrica limita simultaneamente a capacidade fotossintética e o suprimento de assimilados. Genótipos capazes de manter características fisiológicas e reprodutivas sob esses estresses apresentam maior possibilidade de estabilidade produtiva (Smith et al., 2022; Sharda et al., 2026).

Assim, o manejo ecofisiológico do feijoeiro deve favorecer estabelecimento uniforme, formação e manutenção da área foliar, adequada disponibilidade de P e outros nutrientes, funcionamento eficiente da FBN e preservação das estruturas reprodutivas. A produtividade final depende da capacidade de converter esses recursos em número adequado de vagens e sementes e completar o enchimento dos grãos.

CONCLUSÕES

A produtividade do feijoeiro resulta da integração entre crescimento vegetativo, capacidade fotossintética e desenvolvimento reprodutivo. A formação de vagens e sementes representa a etapa final de um processo iniciado com estabelecimento da cultura e construção da área foliar.

A água constitui um dos principais fatores ambientais limitantes. O déficit hídrico reduz condutância estomática, fotossíntese, biomassa e produção de sementes, e seus efeitos podem ser intensificados pela baixa disponibilidade de P. A existência de diferenças entre genótipos demonstra a importância da seleção de materiais capazes de preservar processos fisiológicos e a formação dos grãos sob condições limitantes.

REFERÊNCIAS

Al-Amri, S. M. Application of bio-fertilizers for enhancing growth and yield of common bean plants grown under water stress conditions. *Saudi Journal of Biological Sciences*, v. 28, n. 7, p. 3901–3908, 2021. DOI: 10.1016/j.sjbs.2021.03.064.

Karavidas, I.; Ntatsi, G.; Vougeleka, V.; Karkanis, A.; Ntanasi, T.; Saitanis, C.; Agathokleous, E.; Ropokis, A.; Sabatino, L.; Tran, F.; Iannetta, P. P. M.; Savvas, D. Agronomic practices to increase the yield and quality of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): a systematic review. *Agronomy*, v. 12, n. 2, 271, 2022. DOI: 10.3390/agronomy12020271.

Sharda, A.; Chaudhary, S.; Kumari, B.; Singh, M.; Jha, U. C.; Sharma, K. D.; Prasad, P. V. V.; Siddique, K. H. M.; Nayyar, H. Multi-trait phenotyping under reproductive-stage heat stress reveals heritable reproductive and yield indicators of tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Frontiers in Plant Science*, v. 17, 1904240, 2026. DOI: 10.3389/fpls.2026.1904240.

Smith, M. R.; Dinglasan, E.; Veneklaas, E.; Polania, J.; Rao, I. M.; Beebe, S. E.; Merchant, A. Effect of drought and low P on yield and nutritional content in common bean. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 814325, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.814325.

CAPÍTULO 11

LARANJA: ECOFISIOLOGIA DA PRODUÇÃO, QUALIDADE DOS FRUTOS E MANEJO DA CULTURA

Jamile do Nascimento Santos
Gabrielle Siqueira de Souza
Lucas Gainon
Antonio Maricélio Borges de Souza
Júlio César Altizani Júnior
Amanda Bernuci
Alane Oliveira da Silva
Felipe Valadares Ribeiro Avelar
Cristina Batista de Lima
Paula Oliveira Marques
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: A laranjeira-doce (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) é uma espécie perene cuja produtividade resulta da interação entre crescimento vegetativo, funcionamento da área foliar, disponibilidade hídrica, relações fonte-dreno, nutrição mineral, desenvolvimento dos frutos e características do porta-enxerto. A condição hídrica exerce forte influência sobre potencial hídrico foliar, condutância estomática e produtividade, enquanto diferentes porta-enxertos modificam vigor, eficiência produtiva, utilização da água e qualidade dos frutos. Durante a frutificação, os frutos constituem importantes drenos de carbono e dependem do transporte de carboidratos produzidos pelas folhas. O potássio (K) apresenta papel relevante nesse processo, influenciando metabolismo da sacarose, força dos drenos, transporte de carbono e acúmulo de açúcares. Estratégias de irrigação deficitária também podem aumentar a eficiência de uso da água sem necessariamente comprometer a produtividade quando adequadamente manejadas. Assim, a compreensão das relações entre copa, porta-enxerto, água, fotossíntese, nutrição e desenvolvimento dos frutos é fundamental para o manejo ecofisiológico dos pomares de laranja.

Palavras-chave: *Citrus sinensis*; relações hídricas; porta-enxerto; fonte-dreno; potássio; qualidade dos frutos.

INTRODUÇÃO

A laranjeira apresenta estrutura perene, de modo que crescimento vegetativo e produção de frutos precisam ser conciliados ao longo de sucessivos ciclos. O vigor da copa, o volume ocupado pelas plantas e a eficiência de produção por unidade de copa podem ser significativamente modificados pelo porta-enxerto, demonstrando que a arquitetura da planta possui relação direta com o desempenho produtivo do pomar (Carvalho et al., 2020; Carvalho et al., 2021).

A disponibilidade de água representa um dos principais fatores ambientais associados à produtividade da laranja. Em estudo conduzido durante cinco safras com laranjeira 'Pêra-IAC', a irrigação aumentou a produtividade em relação ao sistema de sequeiro, e estratégias deficitárias permitiram conciliar economia de água, rendimento e atributos de qualidade dos frutos (Silveira et al., 2020). A resposta ao déficit hídrico depende também da combinação entre copa e porta-enxerto. Em laranjeira 'Pêra', diferentes porta-enxertos modificaram a extração de água do solo, o potencial hídrico foliar, a condutância estomática, a temperatura das folhas e a produtividade, evidenciando que a escolha do material radicular constitui componente importante da adaptação do pomar à restrição hídrica (Sampaio et al., 2021).

Durante o desenvolvimento reprodutivo, a produtividade e a qualidade dependem da capacidade da copa de fornecer carbono aos frutos. Estudos recentes demonstraram que a sacarose produzida nas folhas é transportada para os frutos e que a nutrição potássica pode aumentar a força da fonte e do dreno, favorecendo o fluxo de carbono e o acúmulo de açúcares em *C. sinensis* (Wu et al., 2024). Dessa forma, a ecofisiologia da laranjeira deve ser compreendida pela integração entre características da copa e do porta-enxerto, disponibilidade hídrica, funcionamento fisiológico das folhas, transporte de carboidratos, nutrição e crescimento dos frutos. O manejo desses fatores determina não apenas a quantidade produzida, mas também atributos de qualidade importantes para a comercialização da fruta e do suco (Silveira et al., 2020; Carvalho et al., 2021; Wu et al., 2024).

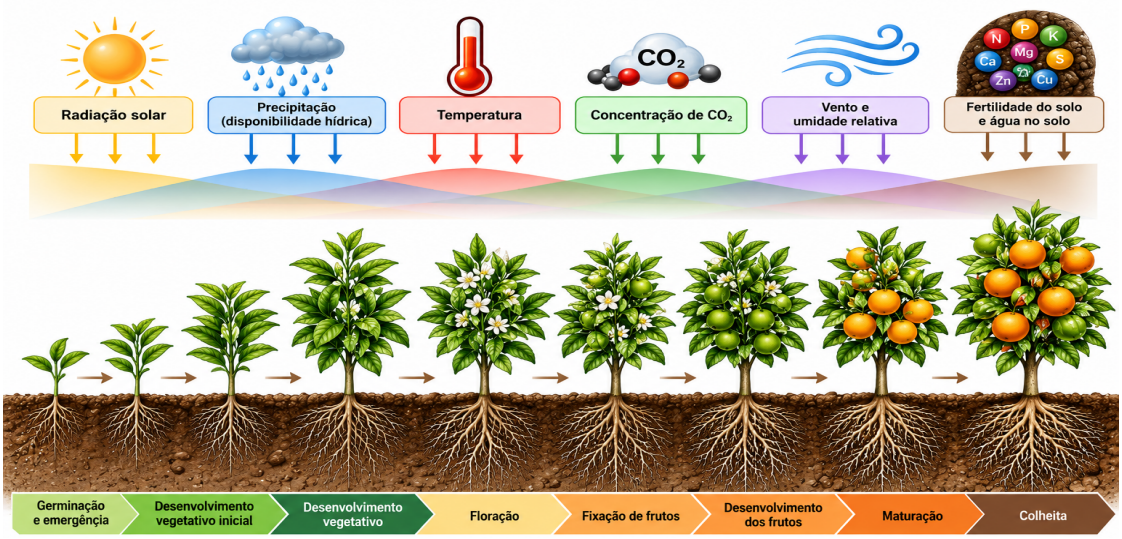
DESENVOLVIMENTO

Crescimento, copa e relações fonte-dreno

O crescimento vegetativo determina a formação da estrutura responsável pela interceptação de radiação e produção de fotoassimilados. Entretanto, maior tamanho da copa não significa necessariamente maior eficiência produtiva. Em laranjeira ‘Pêra’, diferentes porta-enxertos modificaram altura, volume de copa e produção por unidade de volume, demonstrando que o vigor vegetativo precisa ser interpretado juntamente com a eficiência produtiva da planta (Carvalho et al., 2020).

O porta-enxerto exerce influência prolongada sobre o desempenho da copa. Carvalho et al. (2021), avaliando laranjeira ‘Pêra’ sobre oito porta-enxertos em condição de sequeiro, verificaram diferenças de produtividade, eficiência produtiva, alternância de produção, sobrevivência das plantas e características físico-químicas dos frutos. Assim, a escolha do porta-enxerto influencia simultaneamente crescimento, longevidade e produção do pomar (Carvalho et al., 2021). Durante o desenvolvimento dos frutos, a relação entre fontes e drenos torna-se particularmente importante. As folhas maduras constituem fontes de carbono, enquanto os frutos em crescimento representam importantes drenos. O transporte de sacarose entre esses compartimentos foi demonstrado experimentalmente em laranja ‘Newhall’, evidenciando a importância do fluxo de carbono das folhas para sustentar crescimento e acúmulo de açúcares nos frutos (Wu et al., 2024).

Figura 8. Estádios de desenvolvimento da cultura da laranjeira e principais fatores ambientais e edáficos que influenciam sua ecofisiologia e produtividade.



Fonte: Elaborado a partir de Embrapa Clima Temperado (2026).

A força do dreno não é constante e pode ser modificada pela condição nutricional. Wu et al. (2024) verificaram que o fornecimento adequado de K aumentou a taxa de crescimento dos frutos e modificou atividades enzimáticas e expressão de genes associados ao metabolismo da sacarose, favorecendo o transporte de carbono das folhas para os frutos. Portanto, a formação da qualidade depende tanto da capacidade fotossintética da fonte quanto da capacidade metabólica do fruto de importar e utilizar os assimilados (Wu et al., 2024).

O equilíbrio entre crescimento da copa e produção também apresenta consequências práticas para o arranjo do pomar. Porta-enxertos que induzem menor volume de copa podem apresentar elevada eficiência produtiva e potencial para sistemas de maior densidade, enquanto materiais mais vigorosos demandam maior espaço e alteram a relação entre volume vegetativo e produção de frutos (Carvalho et al., 2020; Sampaio et al., 2021).

Água, trocas gasosas e irrigação

A disponibilidade hídrica interfere diretamente no funcionamento fisiológico da laranjeira. Em condições de déficit, alterações no potencial hídrico foliar são acompanhadas por respostas na condutância estomática e temperatura das folhas, demonstrando a estreita relação entre disponibilidade de água no solo e regulação das trocas gasosas da copa (Sampaio et al., 2021).

A magnitude dessas respostas depende do porta-enxerto. Sampaio et al. (2021), avaliando oito combinações de laranjeira ‘Pêra’ com porta-enxertos, observaram diferenças significativas no potencial hídrico e na condutância estomática durante o período seco. Os resultados demonstraram que os porta-enxertos modificam a aclimatação da copa às condições de restrição hídrica (Sampaio et al., 2021).

Em termos produtivos, a irrigação pode aumentar significativamente o rendimento. Silveira et al. (2020), em experimento de cinco safras com laranjeira ‘Pêra-IAC’, observaram incrementos de produtividade de 15 a 64% nos anos em que houve resposta à irrigação. Considerando o período total avaliado, os tratamentos irrigados produziram aproximadamente 30,8% mais que o tratamento de sequeiro (Silveira et al., 2020). A reposição integral da evapotranspiração, entre-

tanto, não é obrigatoriamente necessária para obtenção de respostas agronomicamente favoráveis. No estudo de Silveira et al. (2020), a irrigação correspondente a 50% da evapotranspiração da cultura apresentou bom desempenho para conciliar produtividade, qualidade dos frutos e economia de água, indicando potencial da irrigação deficitária em situações de disponibilidade hídrica limitada (Silveira et al., 2020).

Estratégias alternativas de manejo confirmam essa possibilidade. Amorim et al. (2021) verificaram que o secamento parcial da zona radicular e a irrigação com déficit regulado modificaram condutância estomática e temperatura foliar e, em determinados tratamentos, aumentaram a eficiência de uso da água de irrigação sem comprometer significativamente produtividade e qualidade dos frutos de laranjeiras cultivadas em ambiente tropical (Amorim et al., 2021). A resposta à irrigação precisa, portanto, ser analisada juntamente com porta-enxerto e condições ambientais. Em áreas de sequeiro, materiais capazes de apresentar desempenho produtivo satisfatório sob disponibilidade irregular de água tornam-se particularmente importantes; em áreas irrigadas, o ajuste da lâmina pode aumentar a eficiência do uso do recurso e reduzir a necessidade total de água do sistema (Silveira et al., 2020; Sampaio et al., 2021).

Desenvolvimento, qualidade dos frutos e nutrição

O crescimento e a composição dos frutos dependem do suprimento contínuo de fotoassimilados e nutrientes. Entre os macronutrientes, o K apresenta importância particular na laranja por participar de processos associados ao metabolismo de carboidratos e à formação da qualidade. Experimentos com laranja ‘Cara Cara’ demonstraram aumento de sacarose, frutose e glicose nos frutos em resposta ao fornecimento adequado de K (Wu et al., 2021).

Wu et al. (2021) verificaram que o K modificou atividades de enzimas envolvidas na degradação e ressíntese da sacarose durante diferentes fases do desenvolvimento dos frutos. O fornecimento do nutriente aumentou a força do dreno e favoreceu o acúmulo de açúcares solúveis, demonstrando uma relação fisiológica entre nutrição potássica e metabolismo de carboidratos nos frutos (Wu et al., 2021). Resultados posteriores permitiram compreender melhor esse meca-

nismo. Utilizando rastreamento de carbono, Wu et al. (2024) demonstraram que o K favoreceu o transporte de sacarose das folhas fonte para os frutos e aumentou a força tanto da fonte quanto do dreno. A aplicação de K também aumentou crescimento dos frutos e sólidos solúveis, confirmando que o nutriente interfere na distribuição de carbono dentro da planta (Wu et al., 2024).

A qualidade dos frutos também responde ao regime hídrico. Em 'Pêra-IAC', tratamentos com irrigação deficitária apresentaram menor acidez e maior índice de maturação em comparação ao cultivo de sequeiro, demonstrando que o fornecimento de água pode modificar não apenas a produtividade, mas também características químicas do suco (Silveira et al., 2020). O porta-enxerto constitui outro componente da qualidade. Em avaliações de longo prazo com laranjeira 'Pêra', diferentes materiais radiculares modificaram produtividade, tamanho dos frutos, sólidos solúveis e outros atributos físico-químicos, evidenciando que a qualidade comercial é resultado da interação entre a genética da copa e as características induzidas pelo sistema radicular (Carvalho et al., 2020; Carvalho et al., 2021).

Dessa maneira, a fertilização deve ser integrada ao potencial produtivo, disponibilidade de água e características do material vegetal. Particularmente para K, o objetivo não deve ser apenas manter concentração adequada do nutriente nos tecidos, mas sustentar processos fisiológicos relacionados ao transporte e metabolismo dos carboidratos responsáveis pelo crescimento e composição dos frutos (Wu et al., 2021; Wu et al., 2024).

Integração ecofisiológica do manejo

O manejo do pomar começa pela interação copa × porta-enxerto. A escolha do porta-enxerto modifica vigor, volume de copa, eficiência produtiva, resposta hídrica, produtividade e características dos frutos, tornando essa decisão um dos principais componentes fisiológicos e agronômicos da implantação de um pomar de laranja (Carvalho et al., 2020; Sampaio et al., 2021).

A água deve ser manejada considerando a demanda da planta e a disponibilidade do ambiente. Em regiões com possibilidade de irrigação, estratégias deficitárias podem reduzir o volume aplicado mantendo desempenho produtivo

satisfatório; em regiões de sequeiro, a seleção do porta-enxerto assume maior relevância para adaptação às oscilações de disponibilidade hídrica (Silveira et al., 2020; Amorim et al., 2021; Sampaio et al., 2021).

A manutenção de uma copa funcional é necessária para sustentar a demanda dos frutos. Entretanto, o desempenho produtivo não depende exclusivamente do tamanho da planta, porque porta-enxertos de menor vigor podem apresentar elevada eficiência de produção por unidade de volume de copa. Assim, arquitetura e produtividade devem ser analisadas conjuntamente na definição de densidade e manejo do pomar (Carvalho et al., 2020; Carvalho et al., 2021). Durante a frutificação, a nutrição precisa sustentar o funcionamento da fonte e dos drenos. O K possui destaque porque interfere no metabolismo da sacarose e no fluxo de carbono entre folhas e frutos, afetando crescimento e acúmulo de açúcares. A resposta demonstra que manejo nutricional e relações fonte-dreno estão fisiologicamente interligados (Wu et al., 2021; Wu et al., 2024).

Portanto, a formação da produtividade e da qualidade da laranja resulta da interação entre estrutura vegetativa, funcionamento fisiológico, disponibilidade de água, sistema radicular, nutrição e demanda dos frutos. Estratégias eficientes devem buscar elevada produção por unidade de área sem comprometer a eficiência de uso de água, a qualidade dos frutos e a sustentabilidade produtiva do pomar (Silveira et al., 2020; Carvalho et al., 2021; Wu et al., 2024).

CONCLUSÕES

A laranjeira apresenta uma estrutura perene na qual crescimento vegetativo e produção precisam permanecer equilibrados ao longo de sucessivos ciclos. O porta-enxerto exerce influência sobre vigor, volume de copa, eficiência produtiva, sobrevivência das plantas e produtividade, constituindo um dos principais componentes do manejo ecofisiológico do pomar.

A disponibilidade hídrica modifica potencial hídrico, condutância estomática e produtividade. A irrigação aumenta o rendimento em condições de restrição de água, mas estratégias deficitárias adequadamente manejadas podem reduzir a quantidade aplicada e aumentar a eficiência de uso da água sem necessariamente comprometer a produção.

REFERÊNCIAS

Amorim, M. S.; Toyosumi, I. S.; Lopes, W. A.; Camillo, L. R.; Ferreira, L. N.; Rocha Junior, D. S.; Soares Filho, W. S.; Gesteira, A. S.; Costa, M. G. C.; Coelho Filho, M. A. Partial rootzone drying and regulated deficit irrigation can be used as water-saving strategies without compromising fruit yield and quality in tropically grown sweet orange. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, v. 96, n. 5, p. 663–672, 2021. DOI: 10.1080/14620316.2021.1900750.

Carvalho, H. W. L.; Carvalho, L. M.; Teodoro, A. V.; Barros, I.; Girardi, E. A.; Soares Filho, W. S.; Passos, O. S. Yield, fruit quality, and survival of 'Pêra' sweet orange on eight rootstocks in tropical cohesive soils. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 56, e02151, 2021. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2021.v56.02151.

Carvalho, H. W. L.; Teodoro, A. V.; Barros, I.; Carvalho, L. M.; Soares Filho, W. S.; Girardi, E. A.; Passos, O. S. Rootstock-related improved performance of 'Pera' sweet orange under rainfed conditions of Northeast Brazil. *Scientia Horticulturae*, v. 263, 109148, 2020. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.109148.

Sampaio, A. H. R.; Silva, R. O.; Brito, R. B. F.; Soares Filho, W. S.; Gesteira, A. S.; Souza, L. D.; Coelho Filho, M. A. Sweet orange acclimatisation to water stress: a rootstock dependency. *Scientia Horticulturae*, v. 276, 109727, 2021. DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109727.

Silveira, L. K.; Pavão, G. C.; Dias, C. T. S.; Quaggio, J. A.; Pires, R. C. M. Deficit irrigation effect on fruit yield, quality and water use efficiency: a long-term study on Pêra-IAC sweet orange. *Agricultural Water Management*, v. 231, 106019, 2020. DOI: 10.1016/j.agwat.2020.106019.

Wu, K.; Hu, C.; Liao, P.; Hu, Y.; Sun, X.; Tan, Q.; Pan, Z.; Xu, S.; Dong, Z.; Wu, S. Potassium stimulates fruit sugar accumulation by increasing carbon flow in *Citrus sinensis*. *Horticulture Research*, v. 11, n. 11, uhae240, 2024. DOI: 10.1093/hr/uhae240.

Wu, S.; Zhang, C.; Li, M.; Tan, Q.; Sun, X.; Pan, Z.; Deng, X.; Hu, C. Effects of potassium on fruit soluble sugar and citrate accumulations in Cara Cara navel orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck). *Scientia Horticulturae*, v. 283, 110057, 2021. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110057.

CAPÍTULO 12

TEMPERATURA, RADIAÇÃO SOLAR E BIOINSUMOS NA ECOFISIOLOGIA E MANEJO DA LARANJEIRA

Marlene Evangelista Vieira
Gustavo Ferreira da Silva
Gabriela Alcantara
Derik Murilo da Silva
Ingrid Melissa do Amaral Araújo
Marcos Fernandes dos Santos Farias
Harleson Sidney Almeida Monteiro
Sinara de Nazaré Santana Brito
David Lucas de Oliveira Silva
Meirevalda do Socorro Ferreira Redig
Natanael Lucena Ferreira
Bianca Cristina Vergolino Bastos

Resumo: A laranjeira-doce (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) apresenta seu crescimento e produtividade diretamente relacionados às condições ambientais e ao funcionamento fisiológico da planta. Temperaturas elevadas e excesso de radiação solar podem aumentar a temperatura foliar, alterar as trocas gasosas, intensificar o estresse oxidativo e reduzir a eficiência fotossintética. Nesse contexto, práticas de manejo capazes de aumentar a tolerância das plantas aos estresses abióticos apresentam importância crescente na citricultura. Bioestimulantes derivados de algas, bactérias promotoras de crescimento e fungos micorrízicos arbusculares podem atuar sobre crescimento radicular, nutrição, relações hídricas, atividade antioxidante e fotossíntese. Entre os microrganismos de interesse, espécies de *Bacillus* apresentam potencial para promoção de crescimento e mitigação de estresses, enquanto *Bacillus aryabhattai* tem demonstrado efeitos positivos sobre crescimento, trocas gasosas e tolerância ao déficit hídrico em diferentes espécies vegetais. Os fungos micorrízicos também apresentam potencial para aumentar a eficiência fisiológica e a tolerância dos citros às condições ambientais adversas. Paralelamente, produtos derivados de algas podem estimular o sistema antioxidante, a fotossíntese e o metabolismo de açúcares. A integração dessas tecnologias ao manejo do pomar representa uma estratégia promissora para aumentar a resiliência fisiológica das plantas.

Palavras-chave: *Citrus sinensis*; estresse térmico; fotossíntese; *Bacillus aryabhattai*; micorrizas; bioestimulantes; algas.

INTRODUÇÃO

A laranjeira é uma espécie perene submetida continuamente às variações ambientais ao longo de sucessivos ciclos produtivos. Temperatura, radiação solar e disponibilidade hídrica modificam o balanço energético das folhas e influenciam diretamente fotossíntese, transpiração, crescimento e desenvolvimento reprodutivo. Em condições de elevada irradiância associada a altas temperaturas, a energia absorvida pode superar a capacidade de utilização pelo aparato fotossintético, favorecendo aumento da temperatura foliar e formação de espécies reativas de oxigênio (Bernardi et al., 2023; Vives-Peris et al., 2024).

O desenvolvimento de estratégias capazes de aumentar a tolerância dos citros aos estresses ambientais tornou-se, portanto, componente importante do manejo ecofisiológico. Além de práticas destinadas a modificar diretamente o microclima da copa, bioestimulantes, bactérias promotoras de crescimento e fungos micorrízicos podem atuar sobre processos relacionados ao crescimento radicular, nutrição, relações hídricas, fotossíntese e mecanismos antioxidantes das plantas (Dahro et al., 2023; Li et al., 2023). O objetivo deste capítulo é discutir os efeitos da temperatura e da radiação solar sobre a fisiologia da laranjeira e apresentar estratégias de manejo baseadas no uso de bioinsumos, com ênfase em bactérias promotoras de crescimento, *Bacillus aryabhattai*, fungos micorrízicos e bioestimulantes derivados de algas, relacionando essas tecnologias à maior tolerância das plantas às condições ambientais adversas (Vives-Peris et al., 2024; Sousa et al., 2023).

DESENVOLVIMENTO

Temperatura e funcionamento fisiológico da laranjeira

A temperatura interfere em praticamente todos os processos metabólicos envolvidos no crescimento vegetal. Em condições adequadas, favorece atividade enzimática, crescimento e assimilação de carbono; entretanto, temperaturas excessivamente elevadas podem alterar a estabilidade das membranas, funcionamento dos cloroplastos, metabolismo da clorofila e atividade das enzimas envolvidas na assimilação de CO_2. Como consequência, ocorre redução da eficiência

fotossintética e aumento da produção de espécies reativas de oxigênio (Zahra et al., 2023).

Nos citros, os tecidos da parte aérea apresentam participação importante na percepção e resposta às condições ambientais adversas. Temperaturas elevadas podem reduzir a taxa fotossintética líquida e simultaneamente aumentar a formação de espécies reativas de oxigênio e a atividade de enzimas antioxidantes. A capacidade de manter o equilíbrio entre produção e remoção dessas moléculas constitui um dos mecanismos relacionados à tolerância das plantas ao calor (Vives-Peris et al., 2024). O efeito da temperatura também precisa ser interpretado em conjunto com a disponibilidade de água. Temperaturas elevadas aumentam a demanda evaporativa da atmosfera e, quando associadas à restrição hídrica, podem provocar fechamento estomático. Embora essa resposta reduza a perda de água, também restringe a entrada de CO_2 e limita a fotossíntese, estabelecendo uma relação direta entre ambiente térmico, estado hídrico e assimilação de carbono (Dahro et al., 2023; Vives-Peris et al., 2024).

Radiação solar e fotossíntese

A radiação solar constitui a fonte de energia necessária à fotossíntese e à produção dos carboidratos utilizados no crescimento da copa e dos frutos. Entretanto, quando a radiação absorvida supera a capacidade de utilização fotoquímica, parte da energia precisa ser dissipada para evitar danos ao aparato fotossintético. A ocorrência simultânea de elevada irradiância e altas temperaturas aumenta o risco de fotoinibição e estresse oxidativo nos tecidos foliares (Bernardi et al., 2023).

Em laranjeira-doce, Bernardi et al. (2023) demonstraram que filmes de partículas à base de caulim ou carbonato de cálcio refletiram aproximadamente 20–30% da luz incidente sobre as folhas. As plantas tratadas apresentaram menor temperatura foliar, maior assimilação de CO_2 e melhor eficiência do fotossistema II, indicando que a redução da carga energética incidente pode proteger o aparato fotossintético em condições de excesso de irradiância (Bernardi et al., 2023).

Esses resultados demonstram que o manejo ecofisiológico da laranjeira pode incluir estratégias destinadas a modificar diretamente o balanço energético

da copa. Filmes de partículas, manejo da arquitetura da planta e outras práticas capazes de diminuir a exposição excessiva dos tecidos podem contribuir para preservar a atividade fotossintética durante períodos caracterizados pela combinação entre elevada radiação e temperatura (Bernardi et al., 2023).

Estresse oxidativo e mecanismos de proteção

O excesso de energia luminosa e o estresse térmico favorecem a produção de espécies reativas de oxigênio, incluindo peróxido de hidrogênio e radical superóxido. Quando sua produção supera a capacidade antioxidante dos tecidos, essas moléculas podem promover peroxidação de lipídios, alterações em proteínas e danos às membranas celulares e ao aparato fotossintético (Zahra et al., 2023; Vives-Peris et al., 2024).

As plantas apresentam mecanismos enzimáticos e não enzimáticos destinados à proteção contra esses danos. Enzimas como superóxido dismutase, catalase e peroxidases participam da remoção das espécies reativas de oxigênio, enquanto carotenoides e outros compostos antioxidantes auxiliam na dissipação do excesso de energia. A capacidade de manter esses sistemas ativos contribui para a estabilidade fisiológica das plantas submetidas aos estresses ambientais (Zahra et al., 2023).

Essa resposta constitui um ponto importante para o uso de bioestimulantes, pois diferentes produtos e microrganismos podem modificar a atividade antioxidante das plantas. Assim, a bioestimulação pode ser interpretada não apenas como estratégia para aumentar o crescimento, mas também como ferramenta destinada a preparar ou auxiliar o metabolismo vegetal diante de condições ambientais desfavoráveis (Li et al., 2023).

Bactérias promotoras de crescimento no manejo fisiológico

As bactérias promotoras de crescimento vegetal podem atuar por diferentes mecanismos, incluindo produção ou modulação de fitormônios, solubilização de nutrientes, melhoria do crescimento radicular e alterações nas respostas das plantas aos estresses abióticos. Microrganismos pertencentes ao gênero *Bacillus* apresentam particular interesse agronômico devido à capacidade de colonização

da rizosfera e à ocorrência de estirpes associadas tanto à promoção do crescimento quanto à tolerância das plantas aos estresses ambientais (Sousa et al., 2023).

A melhoria do sistema radicular promovida por microrganismos benéficos pode favorecer a exploração do solo e a aquisição de água e nutrientes. Esse efeito torna-se particularmente relevante quando elevada temperatura e demanda atmosférica aumentam a necessidade de água da planta. Além disso, algumas bactérias podem modificar a sinalização hormonal e mecanismos relacionados à conservação de água, estabelecendo uma conexão entre microbiologia da rizosfera e funcionamento fisiológico da parte aérea (Xu et al., 2022; Sousa et al., 2023).

O uso desses microrganismos deve ser integrado às demais práticas agronômicas. Seus efeitos dependem da estirpe utilizada, genótipo vegetal, condições ambientais, disponibilidade de água, fertilidade do solo e capacidade efetiva de estabelecimento do microrganismo na rizosfera, razão pela qual respostas obtidas para determinada associação não devem ser automaticamente extrapoladas para todas as condições de cultivo (Xu et al., 2022; Sousa et al., 2023).

Bacillus aryabhattai e mitigação de estresses

Bacillus aryabhattai destaca-se entre as bactérias promotoras de crescimento pelo potencial de modificar processos relacionados ao desenvolvimento vegetal. Estudos envolvendo a interação entre a bactéria e plantas demonstraram alterações na expressão de genes associados ao crescimento e metabolismo, indicando que os benefícios da inoculação podem envolver mecanismos fisiológicos e moleculares além da simples disponibilização de nutrientes (Xu et al., 2022).

A atuação de *B. aryabhattai* também tem sido estudada sob condições ambientais restritivas. Em milho submetido aos estresses hídrico e salino, a inoculação promoveu melhor desempenho das trocas gasosas, com aumento da assimilação de CO_2, condutância estomática e concentração interna de CO_2. Esses resultados demonstram a possibilidade de interação entre a bactéria e mecanismos relacionados ao funcionamento fotossintético durante o estresse (Sousa et al., 2023).

Resultados recentes em feijoeiro também demonstraram que a inoculação com *B. aryabhattai* aumentou a eficiência de uso da água e contribuiu para o

desempenho produtivo sob diferentes níveis de irrigação. Esses efeitos reforçam o interesse no microrganismo como ferramenta para sistemas agrícolas sujeitos à redução da disponibilidade hídrica, embora a intensidade da resposta dependa da cultura e das condições de cultivo (Galindo et al., 2026).

Apesar dos resultados promissores, as evidências disponíveis não permitem afirmar que a mesma magnitude de resposta ocorra em *Citrus sinensis*. Dessa forma, *B. aryabhattai* apresenta potencial para estudos direcionados à laranjeira, especialmente envolvendo altas temperaturas, déficit hídrico e elevada demanda atmosférica, mas sua eficiência agronômica e fisiológica precisa ser validada especificamente para combinações copa–porta-enxerto e condições de pomar (Xu et al., 2022; Sousa et al., 2023).

Fungos micorrízicos e tolerância aos estresses

Os fungos micorrízicos arbusculares estabelecem associação simbiótica com o sistema radicular e ampliam a interface de exploração do solo por meio das hifas extrarradiculares. Essa associação pode favorecer aquisição de nutrientes de baixa mobilidade, crescimento radicular, relações hídricas e diferentes mecanismos fisiológicos relacionados à tolerância aos estresses ambientais, apresentando especial interesse para espécies perenes como os citros (Akpinar et al., 2025).

Em porta-enxertos cítricos submetidos à deficiência hídrica, plantas associadas a fungos micorrízicos apresentaram alterações fisiológicas relacionadas à tolerância ao estresse. A simbiose pode contribuir para melhor ajuste osmótico, manutenção das características fotossintéticas e maior atividade de enzimas antioxidantes, reduzindo os efeitos do estresse oxidativo provocado pela restrição de água (Akpinar et al., 2025).

Evidências recentes mostram também que a inoculação de *Poncirus trifoliata* com *Rhizophagus intraradices* favoreceu a produção de biomassa e manteve maior atividade fotossintética durante o déficit hídrico. Plantas micorrizadas apresentaram maior índice de clorofila, rendimento quântico do fotossistema II, taxa fotossintética líquida, transpiração e condutância estomática em comparação às plantas não micorrizadas, demonstrando a influência da simbiose sobre diferentes componentes da fisiologia foliar (Zou et al., 2025).

A resposta das micorrizas também pode ocorrer quando mais de um estresse atua simultaneamente. Em tangerina 'Ponkan', a inoculação com fungos micorrízicos sob combinação de alta temperatura e déficit hídrico favoreceu parâmetros fotossintéticos e mecanismos antioxidantes, indicando que a simbiose radicular pode repercutir sobre a capacidade fisiológica da parte aérea de enfrentar condições ambientais adversas (Wang et al., 2024).

Extratos de algas e bioestimulação

Os extratos de algas apresentam compostos bioativos capazes de modificar diferentes processos metabólicos das plantas. Seus efeitos podem envolver crescimento, nutrição mineral, atividade antioxidante, metabolismo de carboidratos e respostas aos estresses. Entretanto, a composição varia entre espécies de algas, métodos de extração e formulações comerciais, fazendo com que os produtos não apresentem necessariamente a mesma resposta fisiológica (Khan et al., 2022).

Em citros, a aplicação foliar de produto contendo extrato de *Ascophyllum nodosum* associado a aminoácidos promoveu respostas positivas no crescimento vegetativo, estado nutricional, produtividade e características físicas e bioquímicas dos frutos. Aplicações realizadas em fases como florescimento e estabelecimento dos frutos demonstraram que o momento de utilização também participa da resposta das plantas aos bioestimulantes (Khan et al., 2022).

Outro grupo de compostos derivados de algas com potencial bioestimulante corresponde aos oligossacarídeos de alginato. Em experimento de campo conduzido durante dois anos com citros, aplicações foliares desses compostos aumentaram inicialmente a atividade de enzimas antioxidantes e, após aplicações sucessivas, favoreceram a taxa fotossintética e o acúmulo de açúcares nas folhas e nos frutos (Li et al., 2023).

Além da maior atividade fotossintética, o tratamento com oligossacarídeos de alginato modificou enzimas e genes relacionados à síntese, metabolismo e transporte da sacarose. Os frutos tratados apresentaram aumentos nos açúcares solúveis e sólidos solúveis, demonstrando que determinados bioestimulantes derivados de algas podem atuar simultaneamente sobre a proteção antioxidante das folhas, produção de fotoassimilados e transferência de carbono para os frutos (Li et al., 2023).

Integração dos bioinsumos ao manejo da laranjeira

A utilização de bioinsumos no pomar deve considerar que os diferentes produtos atuam em componentes distintos do sistema. Bactérias promotoras de crescimento apresentam maior interação com a rizosfera e podem modificar crescimento, nutrição e respostas fisiológicas; fungos micorrízicos ampliam a interação entre raízes e solo; enquanto determinados bioestimulantes derivados de algas atuam sobre processos metabólicos, antioxidantes e fotossintéticos (Xu et al., 2022; Li et al., 2023; Akpinar et al., 2025).

Os microrganismos empregados prioritariamente no controle biológico também devem ser diferenciados dos bioestimulantes. Bioinseticidas microbianos possuem como função principal o manejo de organismos-praga, enquanto bactérias promotoras de crescimento e fungos micorrízicos são utilizados principalmente por suas interações com a planta e o sistema radicular. Embora alguns microrganismos possam apresentar múltiplas funções, a escolha deve considerar o objetivo agronômico, a estirpe utilizada e as evidências disponíveis para cada interação planta–microrganismo (Xu et al., 2022; Sousa et al., 2023).

O manejo ecofisiológico pode, portanto, combinar medidas que atuem diretamente sobre o ambiente da copa com tecnologias biológicas que aumentem a capacidade de resposta da planta. A redução da carga térmica e luminosa por filmes de partículas atua diretamente sobre a temperatura foliar e o excesso de irradiância, enquanto micorrizas, bactérias promotoras de crescimento e bioestimulantes podem contribuir para a manutenção das relações hídricas, fotossíntese, nutrição e defesa antioxidante (Bernardi et al., 2023; Li et al., 2023; Akpinar et al., 2025).

A adoção dessas tecnologias deve ser baseada na integração entre genótipo, ambiente e manejo. Bioinsumos não eliminam os efeitos das temperaturas extremas ou da radiação excessiva, mas podem compor estratégias destinadas a aumentar a estabilidade fisiológica das plantas. Para a citricultura, o avanço desse manejo depende da seleção de microrganismos e bioestimulantes adaptados às condições de pomar e da definição de doses, épocas e formas de aplicação capazes de proporcionar respostas consistentes ao longo dos ciclos produtivos (Vives-Peris et al., 2024; Akpinar et al., 2025).

CONCLUSÕES

Temperaturas elevadas e excesso de radiação solar podem limitar a fotossíntese e aumentar o estresse oxidativo da laranjeira. O manejo da carga térmica e luminosa da copa constitui uma estratégia direta para preservar a eficiência fisiológica das plantas.

Bioestimulantes derivados de algas, bactérias promotoras de crescimento e fungos micorrízicos apresentam potencial para complementar esse manejo, atuando sobre crescimento, nutrição, relações hídricas, fotossíntese e mecanismos antioxidantes.

Bacillus aryabhattai apresenta resultados promissores na mitigação de estresses abióticos em diferentes culturas, mas sua utilização específica em laranjeira ainda necessita de maior validação experimental. A integração entre manejo ambiental e bioinsumos representa uma alternativa para aumentar a resiliência fisiológica dos pomares.

REFERÊNCIAS

Akpinar, C.; et al. Rooting for resilience: arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) boost citrus tolerance to water scarcity in Rangpur lime and Carrizo citrange rootstocks. *Horticulturae*, v. 11, n. 1, 24, 2025.

Bernardi, L. G. P.; Boaretto, R. M.; Blain, G. C.; Mattos-Jr., D. Particle films improve photosynthesis of citrus trees under excess irradiance by reducing leaf temperature. *Physiologia Plantarum*, v. 175, n. 1, e13844, 2023. DOI: 10.1111/ppl.13844.

Dahro, B.; Li, C.; Liu, J. H. Overlapping responses to multiple abiotic stresses in citrus: from mechanism understanding to genetic improvement. *Horticulture Advances*, v. 1, art. 4, 2023.

Khan, A. S.; et al. Supplemental foliar applied mixture of amino acids and seaweed extract improved vegetative growth, yield and quality of citrus fruit. *Scientia Horticulturae*, v. 296, 110903, 2022. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.110903.

Li, Z.; Duan, S.; Lu, B.; Yang, C.; Ding, H.; Shen, H. Spraying alginate oligosaccharide improves photosynthetic performance and sugar accumulation in citrus by regulating antioxidant system and related gene expression. *Frontiers in Plant Science*, v. 14, 1108848, 2023. DOI: 10.3389/fpls.2022.1108848.

Sousa, H. C.; Sousa, G. G.; Viana, T. V. A.; Pereira, A. P. A.; Lessa, C. I. N.; Souza, M. V. P.; Guilherme, J. M. S.; Goes, G. F.; Alves, F. G. S.; Silva, F. D. B. *Bacillus aryabhattai* mitigates the effects of salt and water stress on the agronomic performance of maize under an agroecological system. *Agriculture*, v. 13, n. 6, 1150, 2023. DOI: 10.3390/agriculture13061150.

Vives-Peris, V.; Pérez-Clemente, R. M.; Gómez-Cadenas, A.; López-Climent, M. F. Involvement of citrus shoots in response and tolerance to abiotic stress. *Horticulture Advances*, v. 2, art. 3, 2024.

Xu, H.; Gao, J.; Portieles, R.; Du, L.; Gao, X.; Borras-Hidalgo, O. Endophytic bacterium *Bacillus aryabhattai* induces novel transcriptomic changes to stimulate plant growth. *PLOS ONE*, v. 17, n. 8, e0272500, 2022. DOI: 10.1371/journal.pone.0272500.

Zahra, N.; Hafeez, M. B.; Ghaffar, A.; Kausar, A.; Al Zeidi, M.; Siddique, K. H. M.; Farooq, M. Plant photosynthesis under heat stress: effects and management. *Environmental and Experimental Botany*, v. 206, 105178, 2023. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2022.105178.

Zou, Y. N.; et al. Mycorrhizal trifoliate orange plants tolerate soil drought by enhancing photosynthetic physiological activities and reducing active GA3 levels. *Tree Physiology*, 2025.

CAPÍTULO 13

MANDIOCA: ECOFISIOLOGIA DA FORMAÇÃO DAS RAÍZES DE RESERVA E MANEJO DA PRODUTIVIDADE

Marlene Evangelista Vieira
Gustavo Ferreira da Silva
Juliana Joice Pereira Lima
Manoele Keidman Serrão de Oliveira
Françoa Costa de Souza
Elivelton Martins Pinto
Meirevalda do Socorro Ferreira Redig
Nayara Patricia de Jesus Reis
Alane Oliveira da Silva
Dioclea Almeida Seabra Silva
Marcos Fernandes dos Santos Farias

Resumo: A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) apresenta elevada capacidade de produção de raízes de reserva em ambientes tropicais e adaptação a períodos de restrição hídrica. A produtividade depende da formação da área foliar, atividade fotossintética, desenvolvimento das raízes de reserva, transporte de fotoassimilados e conversão dos carboidratos em amido. As raízes de reserva constituem fortes drenos metabólicos e apresentam desenvolvimento distinto das raízes fibrosas desde fases precoces. A sacarose representa a principal forma de transporte de carbono e seu descarregamento nas raízes ocorre predominantemente pela via simplástica, favorecendo o acúmulo de amido. Embora a mandioca apresente mecanismos de adaptação à seca, déficits prolongados reduzem retenção foliar, crescimento e produtividade das raízes. O potássio (K) exerce papel importante sobre fotossíntese, condutância estomática, transporte de carboidratos e crescimento das raízes de reserva. Assim, a produtividade resulta da integração entre capacidade da fonte fotossintética, força dos drenos radiculares, disponibilidade hídrica, nutrição e duração do período de crescimento (Sonnewald et al., 2020; Orek et al., 2020; Omondi et al., 2020).

Palavras-chave: *Manihot esculenta*; raízes de reserva; fotossíntese; fonte-dreno; amido; déficit hídrico; potássio.

INTRODUÇÃO

A mandioca é uma espécie perene cultivada agronomicamente para produção de raízes de reserva ricas em amido. A cultura apresenta metabolismo fotossintético C3 e sua produtividade depende da capacidade de produzir fotoassimilados nas folhas, transportá-los pelo floema e direcioná-los para as raízes em desenvolvimento, nas quais o carbono é predominantemente armazenado na forma de amido (Sonnewald et al., 2020). A formação das raízes de reserva constitui um processo central para a produtividade. Evidências anatômicas, metabólicas e transcriptômicas demonstram que raízes de reserva e raízes fibrosas apresentam diferenças desde os estágios iniciais de desenvolvimento, e o acúmulo de açúcares e amido começa a aumentar nas futuras raízes de reserva antes mesmo de seu engrossamento externo tornar-se evidente (Carluccio et al., 2022).

As relações fonte-dreno possuem, portanto, importância fundamental. As folhas maduras funcionam como fontes de carbono, enquanto raízes de reserva representam fortes drenos. A produtividade depende não apenas da taxa fotossintética, mas também da capacidade das raízes de importar sacarose e convertê-la eficientemente em amido, mantendo demanda suficiente para sustentar o fluxo de carbono entre parte aérea e sistema radicular (Sonnewald et al., 2020; Ruiz-Vera et al., 2021). A disponibilidade hídrica modifica esse equilíbrio. Embora a mandioca seja reconhecida por sua adaptação a ambientes com disponibilidade irregular de água, a seca prolongada pode reduzir retenção foliar, condutância estomática, crescimento e produção de raízes. Existe, entretanto, ampla variabilidade genética para essas respostas, permitindo identificar materiais com maior capacidade de manutenção da produtividade sob déficit hídrico (Orek et al., 2020).

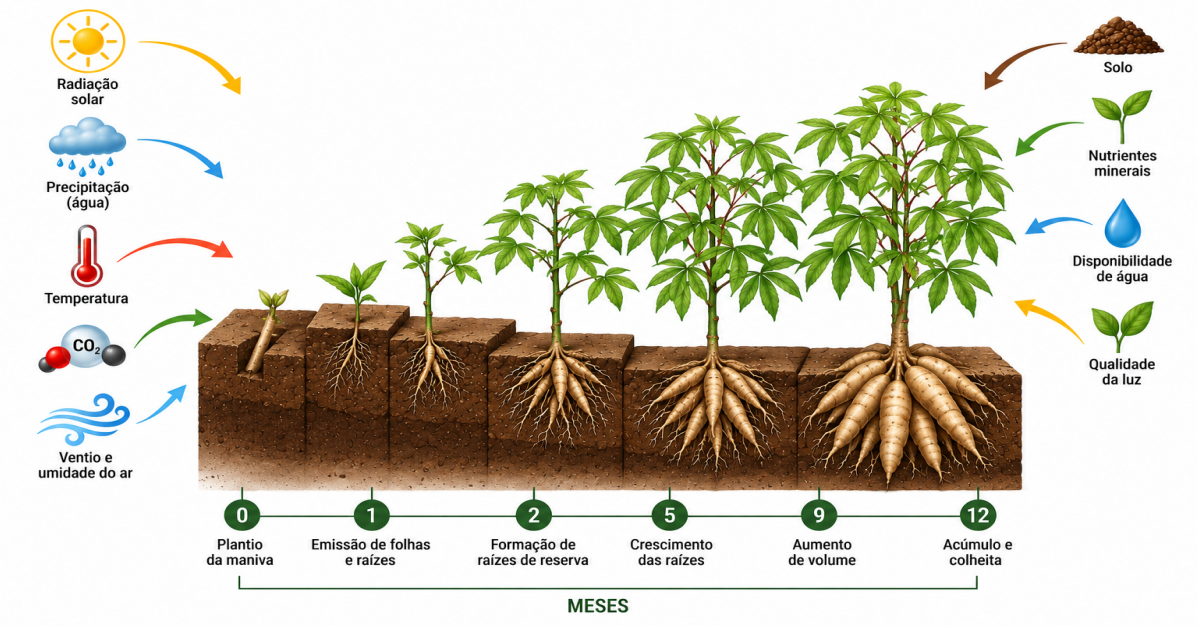
Dessa forma, o manejo ecofisiológico da mandioca deve integrar desenvolvimento da parte aérea, fotossíntese, disponibilidade de água, formação das raízes de reserva, relações fonte-dreno, metabolismo do amido e nutrição. Esses processos determinam conjuntamente a produção de matéria fresca, matéria seca e amido acumulado nas raízes (Obata et al., 2020; Sonnewald et al., 2020).

DESENVOLVIMENTO

Formação das raízes de reserva e acúmulo de amido

As raízes de reserva não devem ser interpretadas simplesmente como raízes fibrosas que posteriormente engrossam de maneira aleatória. Carluccio et al. (2022) demonstraram que raízes destinadas ao armazenamento apresentam características de desenvolvimento distintas desde sua origem, incluindo diferenças anatômicas, transcriptômicas e metabólicas em relação às raízes fibrosas (Carluccio et al., 2022). Antes do engrossamento visual das raízes de reserva, ocorre formação de tecido parenquimático e intensificação do metabolismo relacionado ao armazenamento. Açúcares e amido começam a acumular em maior intensidade nessas raízes antes que o aumento externo de diâmetro seja evidente, demonstrando que a definição do potencial de armazenamento começa precocemente no desenvolvimento da planta (Carluccio et al., 2022). Após o estabelecimento das raízes de reserva, sua força como dreno aumenta progressivamente. A sacarose produzida nas folhas é transportada pelo floema até as raízes, onde precisa ser descarregada nos tecidos de armazenamento e direcionada ao metabolismo responsável pela formação de amido (Pan et al., 2021).

Figura 9. Estádios de crescimento e desenvolvimento da mandioca e principais fatores ambientais e edáficos que influenciam a formação das raízes de reserva.



Fonte: Adaptado de FAO (2013).

Pan et al. (2021), utilizando técnicas anatômicas, fisiológicas e rastreamento com carbono, demonstraram que a sacarose constitui a principal forma de transporte de carboidratos na mandioca e que seu descarregamento nas raízes de reserva ocorre predominantemente pela via simplástica. Durante o início do engrossamento ocorre transição em direção ao predomínio desse mecanismo, favorecendo o transporte eficiente de sacarose para as células do parênquima (Pan et al., 2021). O descarregamento simplástico apresenta relação direta com a capacidade de acumulação de amido. A expressão de genes envolvidos nesse transporte apresentou associação positiva com a produtividade de amido, enquanto a atividade de enzimas como sacarose sintase aumentou durante fases intermediárias e avançadas do desenvolvimento das raízes de reserva (Pan et al., 2021).

Consequentemente, a produtividade de mandioca depende de três componentes fisiológicos interligados: produção de carbono pela fonte, transporte dos assimilados e capacidade do dreno de importá-los e convertê-los em reservas. Melhorias em apenas um desses componentes podem apresentar efeito limitado quando os demais se tornam restritivos (Sonnewald et al., 2020; Pan et al., 2021).

Crescimento, fotossíntese e relações fonte-dreno

Após o estabelecimento das manivas, a planta utiliza inicialmente reservas presentes no material propagativo para sustentar brotação e formação das primeiras raízes e folhas. Com o desenvolvimento da área foliar, as folhas maduras passam a constituir as principais fontes de fotoassimilados, sustentando simultaneamente crescimento da parte aérea e desenvolvimento do sistema radicular (Carluccio et al., 2022). A mandioca apresenta fotossíntese C3 e elevada capacidade de assimilação de carbono em condições favoráveis. Entretanto, a produtividade das raízes não depende exclusivamente de aumentar a fotossíntese. É necessário que exista capacidade suficiente de utilização dos assimilados pelos órgãos dreno, evitando acúmulo excessivo de carboidratos nas folhas e limitação por retroalimentação da atividade fotossintética (Sonnewald et al., 2020; Ruiz-Vera et al., 2021).

Essa relação foi demonstrada experimentalmente por Ruiz-Vera et al. (2021), que observaram aumento de aproximadamente 31% na fotossíntese de

mandioca cultivada sob concentração elevada de CO_2, acompanhado por aumentos de 27% na biomassa fresca e 37% na biomassa seca das raízes. A elevada força dos drenos radiculares evitou a redução da fotossíntese ao longo do período experimental, demonstrando a importância da capacidade das raízes de utilizar o carbono adicional produzido pelas folhas (Ruiz-Vera et al., 2021). A distribuição de carbono também varia entre genótipos. Análises metabólicas de diferentes cultivares demonstraram diferenças na partição de biomassa, metabolismo de carbono e rendimento das raízes, evidenciando que a eficiência produtiva depende tanto da capacidade fotossintética quanto da utilização e armazenamento dos assimilados nos órgãos subterrâneos (Obata et al., 2020). Portanto, uma planta com elevada produção de biomassa aérea não necessariamente apresentará a maior produtividade de raízes. O rendimento depende do equilíbrio entre crescimento da fonte, transporte de carbono e força dos drenos radiculares, sendo a alocação eficiente de assimilados para as raízes de reserva um dos principais determinantes fisiológicos da produtividade (Sonnewald et al., 2020; Obata et al., 2020).

Água, seca e manutenção da produtividade

A mandioca apresenta adaptação relativamente elevada à disponibilidade irregular de água, mas isso não significa ausência de perdas sob seca. Em ensaios de campo conduzidos durante vários anos e locais, Orek et al. (2020) observaram que o déficit hídrico reduziu, em média, a produtividade em 59%, o número de raízes de reserva comestíveis em 43% e a retenção foliar em 50% nos genótipos avaliados (Orek et al., 2020). Uma das primeiras respostas da planta ao déficit hídrico envolve a regulação estomática. A redução da condutância diminui a perda de água pela transpiração, mas também restringe a entrada de CO_2 e a assimilação de carbono. Genótipos tolerantes avaliados por Orek et al. (2020) apresentaram maior condutância estomática e fechamento estomático mais tardio durante o desenvolvimento do déficit, demonstrando diferenças genéticas na estratégia de utilização da água (Orek et al., 2020).

A retenção das folhas também apresenta importância para a produção sob seca. Orek et al. (2020) observaram associação positiva entre longevidade foliar e produtividade em condições de deficiência hídrica. A manutenção de folhas

funcionalmente ativas permite recuperação mais rápida da assimilação de carbono quando a disponibilidade de água melhora e prolonga o fornecimento de assimilados às raízes (Orek et al., 2020). A resposta produtiva, entretanto, apresenta elevada variabilidade genética. Nos experimentos de Orek et al. (2020), o genótipo mais tolerante produziu aproximadamente 7,1 t ha^{-1} sob seca, enquanto o mais suscetível produziu cerca de 3,3 t ha^{-1} nas mesmas condições, evidenciando ampla oportunidade de seleção genética para ambientes sujeitos à restrição hídrica (Orek et al., 2020).

As relações fonte-dreno também participam da recuperação após períodos de estresse. O amido acumulado nas raízes representa a principal reserva de carbono da cultura, enquanto a retomada da atividade foliar restabelece o fornecimento de novos assimilados. Dessa maneira, a estabilidade produtiva depende tanto da capacidade de conservar a fonte durante o déficit quanto de preservar os drenos radiculares formados anteriormente (Sonnewald et al., 2020; Orek et al., 2020).

Potássio, nutrição e manejo da produtividade

O K possui papel importante na ecofisiologia da mandioca por participar da regulação estomática, fotossíntese, metabolismo e transporte de carboidratos. Como o principal produto econômico corresponde a um órgão de armazenamento rico em amido, processos que favorecem a movimentação de carbono das folhas para as raízes apresentam importância direta para a produtividade (Omondi et al., 2020). Omondi et al. (2020) avaliaram diferentes concentrações de K e observaram que produtividade e número de raízes de reserva, condutância estomática e fotossíntese líquida aumentaram até determinada disponibilidade do nutriente. Simultaneamente, ocorreu redução dos carboidratos solúveis e do amido nas folhas com o aumento do K, comportamento associado ao maior transporte de açúcares para as raízes em crescimento (Omondi et al., 2020).

Os resultados indicam que o K participa não apenas do funcionamento da fonte, mas também das relações fonte-dreno. O aumento da força das raízes de reserva favorece a utilização dos carboidratos produzidos pelas folhas, enquanto alterações no metabolismo energético fornecem suporte ao crescimento e ao

acúmulo de biomassa nos órgãos subterrâneos (Omondi et al., 2020). A nutrição precisa, entretanto, ser integrada ao crescimento da cultura. A capacidade de produzir amido depende da disponibilidade de carbono, da atividade metabólica das raízes e do fornecimento mineral necessário ao funcionamento da planta. Diferenças metabólicas e nutricionais entre cultivares também estão associadas a variações no rendimento das raízes, indicando que produtividade não resulta da ação isolada de um único nutriente (Obata et al., 2020).

O manejo da parte aérea também deve preservar a capacidade fotossintética durante o período de engrossamento das raízes. A redução excessiva da fonte limita o fornecimento de sacarose, enquanto drenos fortes favorecem a manutenção da assimilação de carbono. Assim, práticas que mantenham área foliar funcional e reduzam estresses durante o período de acumulação apresentam importância para a produção de matéria seca e amido (Ruiz-Vera et al., 2021; Pan et al., 2021). A integração entre genótipo, disponibilidade hídrica e fertilidade determina o resultado final. Genótipos com maior retenção foliar e desempenho sob seca, associados a adequado fornecimento de K e elevada capacidade de armazenamento, apresentam características fisiológicas favoráveis à manutenção da produtividade em ambientes tropicais sujeitos a variações na disponibilidade de recursos (Orek et al., 2020; Omondi et al., 2020).

CONCLUSÕES

A produtividade da mandioca é determinada pela capacidade da planta de produzir carbono nas folhas e direcioná-lo eficientemente para as raízes de reserva. Por isso, fotossíntese e força dos drenos precisam permanecer coordenadas durante o desenvolvimento, e aumentos na assimilação de carbono apresentam maior potencial produtivo quando acompanhados por elevada capacidade de armazenamento nas raízes.

A formação das raízes de reserva começa precocemente e envolve processos de desenvolvimento distintos daqueles observados nas raízes fibrosas. A diferenciação do parênquima, o acúmulo inicial de açúcares e amido e o posterior engrossamento constituem etapas fundamentais para a definição do potencial produtivo da cultura.

REFERÊNCIAS

Carluccio, A. V.; David, L. C.; Claußen, J.; Sulley, M.; Adeoti, S. R.; Abdulsalam, T.; Gerth, S.; Zeeman, S. C.; Gisel, A.; Stavolone, L. Set up from the beginning: the origin and early development of cassava storage roots. *Plant, Cell & Environment*, v. 45, n. 6, p. 1779–1795, 2022. DOI: 10.1111/pce.14300.

Obata, T.; Klemens, P. A. W.; Rosado-Souza, L.; Schlereth, A.; Gisel, A.; Stavolone, L.; Zierer, W.; Morales, N.; Mueller, L. A.; Zeeman, S. C.; Ludewig, F.; Stitt, M.; Sonnewald, U.; Neuhaus, H. E.; Fernie, A. R. Metabolic profiles of six African cultivars of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) highlight bottlenecks of root yield. *The Plant Journal*, v. 102, n. 6, p. 1202–1219, 2020. DOI: 10.1111/tpj.14693.

Omondi, J. O.; Lazarovitch, N.; Rachmilevitch, S.; Kukew, T.; Yermiyahu, U.; Yasuor, H. Potassium and storage root development: focusing on photosynthesis, metabolites and soluble carbohydrates in cassava. *Physiologia Plantarum*, v. 169, n. 2, p. 169–178, 2020. DOI: 10.1111/ppl.13060.

Orek, C.; Gruissem, W.; Ferguson, M. E.; Vanderschuren, H. Morpho-physiological and molecular evaluation of drought tolerance in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Field Crops Research*, v. 255, 107861, 2020. DOI: 10.1016/j.fcr.2020.107861.

Pan, K.; Lu, C.; Nie, P.; Hu, M.; Zhou, X.; Chen, X.; Wang, W. Predominantly symplastic phloem unloading of photosynthates maintains efficient starch accumulation in the cassava storage roots (*Manihot esculenta* Crantz). *BMC Plant Biology*, v. 21, 318, 2021. DOI: 10.1186/s12870-021-03088-1.

Ruiz-Vera, U. M.; De Souza, A. P.; Ament, M. R.; Gleadow, R. M.; Ort, D. R. High sink strength prevents photosynthetic down-regulation in cassava grown at elevated CO_2 concentration. *Journal of Experimental Botany*, v. 72, n. 2, p. 542–560, 2021. DOI: 10.1093/jxb/eraa459.

Sonnewald, U.; Fernie, A. R.; Gruissem, W.; Schläpfer, P.; Anjanappa, R. B.; Chang, S.-H.; Ludewig, F.; Rascher, U.; Muller, O.; van Doorn, A. M.; Rabbi, I. Y.; Zierer, W. The Cassava Source–Sink project: opportunities and challenges for crop improvement by metabolic engineering. *The Plant Journal*, v. 103, n. 5, p. 1655–1665, 2020. DOI: 10.1111/tpj.14865.

CAPÍTULO 14

TRIGO: ECOFISIOLOGIA DA FORMAÇÃO DA PRODUTIVIDADE E QUALIDADE DOS GRÃOS

Júlio César Altizani Júnior
Bianca Cristina Vergolino Bastos
Marlene Evangelista Vieira
Gustavo Ferreira da Silva
Iracema Alves Manoel Degaspari
Karen Nascimento Campos
Jéssica de Lucena Marinho Costalonga
Felipe Valadares Ribeiro Avelar
Cristina Batista de Lima
Dioclea Almeida Seabra Silva

Resumo: O trigo (*Triticum aestivum* L.) apresenta produtividade determinada pela interação entre estabelecimento da cultura, perfilhamento, formação do dossel, interceptação da radiação, fotossíntese, desenvolvimento da espiga e enchimento dos grãos. O número de espigas por área, número de grãos por espiga e massa dos grãos constituem componentes fundamentais do rendimento e são definidos em diferentes fases do ciclo. Durante o período reprodutivo, a manutenção da fotossíntese e o equilíbrio entre capacidade da fonte e demanda dos grãos apresentam elevada importância para a produtividade. Déficit hídrico e temperaturas elevadas durante antese e enchimento comprometem processos reprodutivos, aceleram a senescência foliar e reduzem a duração do enchimento e a massa dos grãos. O nitrogênio (N) exerce forte influência sobre crescimento, área foliar, formação das espigas, produtividade e concentração de proteína nos grãos, sendo sua eficiência determinada pela absorção, assimilação e remobilização para os órgãos reprodutivos. Dessa forma, o manejo ecofisiológico do trigo deve integrar arquitetura do dossel, relações fonte-dreno, água, temperatura e nutrição nitrogenada para maximizar produtividade e qualidade dos grãos (Zahra et al., 2021; Teng et al., 2022; Li et al., 2022).

Palavras-chave: *Triticum aestivum*; perfilhamento; fotossíntese; fonte-dreno; estresse térmico; nitrogênio; enchimento dos grãos.

INTRODUÇÃO

O trigo apresenta desenvolvimento caracterizado pela formação inicial de folhas e perfilhos, alongamento dos colmos, diferenciação e crescimento das espigas, antese e enchimento dos grãos. A produtividade resulta da construção progressiva dos componentes do rendimento, principalmente número de espigas por área, número de grãos e massa individual dos grãos, os quais respondem de maneira diferente às condições ambientais e ao manejo ao longo do ciclo (Teng et al., 2022).

Durante a fase vegetativa, a cultura precisa formar área foliar suficiente para interceptar radiação e sustentar o crescimento. Posteriormente, durante reprodução e enchimento, a manutenção da atividade fotossintética das folhas, especialmente da folha-bandeira e das folhas superiores, contribui para o fornecimento de assimilados aos grãos, tornando a duração funcional do dossel importante para a produtividade (Li et al., 2022).

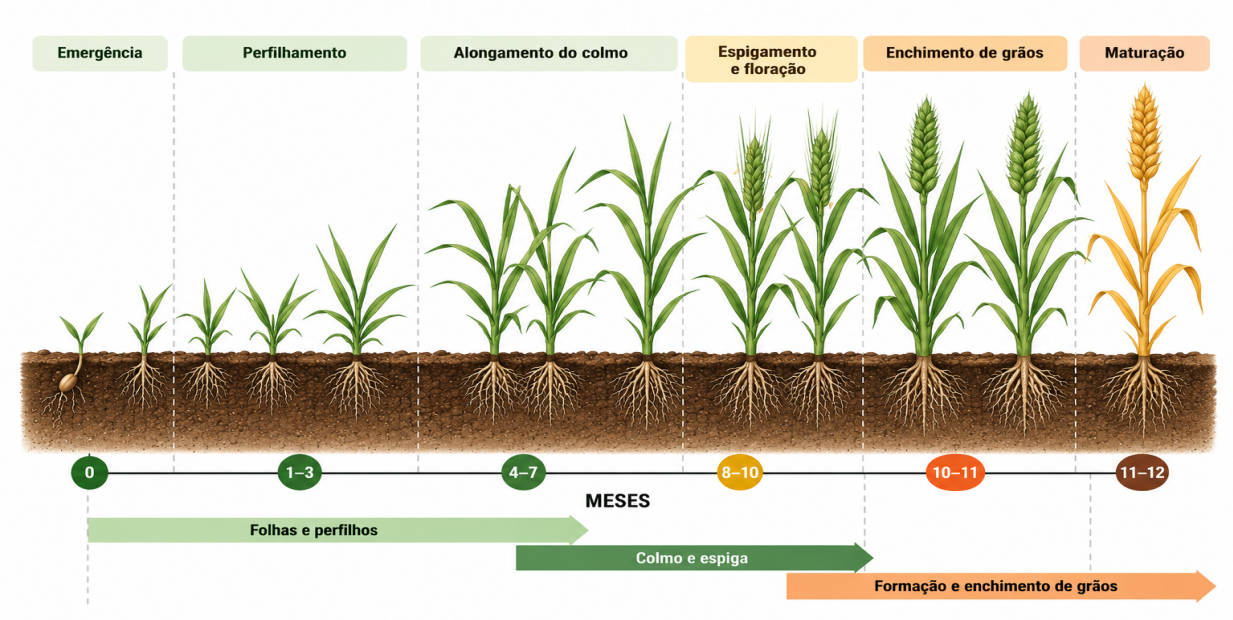
As relações fonte-dreno apresentam papel central na formação do rendimento. O número de grãos estabelece grande parte da demanda potencial por assimilados, enquanto a capacidade fotossintética e as reservas acumuladas anteriormente determinam a disponibilidade de carbono para seu enchimento. Evidências recentes indicam que a produtividade de cultivares modernos pode apresentar importante limitação pela capacidade da fonte inclusive durante o enchimento dos grãos (Rosati; Benincasa, 2023). A disponibilidade de água e a temperatura interferem diretamente nesse equilíbrio. A ocorrência simultânea de seca e calor durante reprodução e desenvolvimento dos grãos compromete fotossíntese, funcionamento reprodutivo e formação do potencial de dreno, podendo reduzir número e massa dos grãos (Zahra et al., 2021). O N constitui outro importante regulador da produtividade e qualidade. Sua disponibilidade interfere na formação das espigas e grãos, enquanto a absorção após a antese e a remobilização do N acumulado nos tecidos vegetativos contribuem para a concentração de proteína nos grãos. Portanto, produtividade e qualidade tecnológica precisam ser consideradas conjuntamente no manejo nitrogenado (Teng et al., 2022; Hu et al., 2021).

DESENVOLVIMENTO

Crescimento, perfilhamento e formação da produtividade

O perfilhamento determina parte do número potencial de colmos e espigas por unidade de área. Entretanto, nem todos os perfilhos formados sobrevivem e produzem espigas férteis. A disponibilidade de N interfere diretamente nesse processo, uma vez que a absorção e assimilação do nutriente durante os estágios iniciais contribuem para formação de perfilhos, espigas e posteriormente do número de grãos (Teng et al., 2022). A formação da produtividade ocorre de maneira sequencial. Inicialmente estabelece-se o número de plantas e perfilhos; posteriormente, durante o desenvolvimento reprodutivo, são definidos componentes relacionados ao número de espiguetas e flores férteis; após a fecundação, o número de grãos estabelecidos passa a representar o principal dreno para os assimilados produzidos pela cultura (Teng et al., 2022; Rosati; Benincasa, 2023). A fotossíntese das folhas superiores possui importância crescente após a emergência da espiga. A folha-bandeira permanece metabolicamente ativa durante grande parte do enchimento e sua capacidade fotossintética responde fortemente à temperatura. A manutenção dessa atividade retarda limitações na oferta de assimilados e contribui para o crescimento dos grãos (Li et al., 2022).

Figura 10. Principais estádios fenológicos do trigo, da emergência à maturação dos grãos.



Fonte: Adaptado da escala de Feekes-Large.

Durante o enchimento, os grãos constituem os principais drenos da planta. Rosati e Benincasa (2023), revisando estudos de manipulação da relação fonte-dreno, argumentam que a disponibilidade de assimilados continua representando limitação relevante para o rendimento de cultivares modernos durante essa fase. Dessa forma, preservar a atividade da fonte após a antese permanece importante para maximizar a massa dos grãos (Rosati; Benincasa, 2023).

A produtividade final depende, portanto, da integração entre número de espigas, estabelecimento dos grãos e capacidade de completar seu enchimento. Uma cultura com elevado número potencial de grãos pode não expressar completamente esse potencial quando a capacidade fotossintética é reduzida por senescência, deficiência nutricional ou estresses ambientais durante o período pós-antese (Rosati; Benincasa, 2023; Li et al., 2022).

Água, temperatura e enchimento dos grãos

A fase reprodutiva apresenta elevada sensibilidade ao déficit hídrico e ao calor. A ocorrência desses estresses durante emborrachamento, antese e desenvolvimento inicial dos grãos pode comprometer meiose, funcionamento do pólen, receptividade do estigma, fecundação e estabelecimento dos grãos, reduzindo precocemente o potencial produtivo da espiga (Zahra et al., 2021).

O déficit hídrico provoca fechamento estomático e redução da assimilação de carbono, enquanto a combinação entre seca e temperatura elevada pode intensificar os efeitos sobre o metabolismo da planta. Sob deficiência de água, a redução da transpiração também diminui o resfriamento evaporativo do dossel, podendo aumentar a temperatura dos tecidos durante episódios de calor (Zahra et al., 2021).

A antese representa uma fase particularmente crítica. Abdelhakim et al. (2022), avaliando genótipos de trigo de primavera submetidos a calor e seca durante a antese, observaram alterações nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila, metabolismo e produtividade, demonstrando que estresses ocorridos nessa fase podem produzir consequências que permanecem até a colheita (Abdelhakim et al., 2022).

Após a antese, temperaturas elevadas aceleram o desenvolvimento e reduzem a duração do enchimento. O calor também prejudica a atividade fotossintética, acelera a senescência das folhas e interfere na síntese e deposição de amido nos grãos. Como consequência, a massa final e diferentes atributos de qualidade podem ser comprometidos (Fernie et al., 2022; Li et al., 2022).

Li et al. (2022) destacam que o efeito do calor depende da intensidade, duração e momento de ocorrência. Estresses durante o período reprodutivo podem afetar tanto a fonte, pela redução da fotossíntese, quanto o dreno, por comprometer formação e desenvolvimento dos grãos. Portanto, a resposta produtiva representa a integração entre danos aos dois componentes do sistema (Li et al., 2022).

A qualidade também responde ao ambiente térmico. Fernie et al. (2022) demonstraram que eventos de calor após a antese podem alterar peso dos grãos, características físicas e composição nutricional, embora a magnitude e direção das respostas apresentem dependência genotípica. Dessa forma, produtividade e qualidade precisam ser avaliadas simultaneamente na seleção de materiais adaptados ao calor (Fernie et al., 2022).

Relações fonte-dreno e qualidade dos grãos

Após a fecundação, os grãos tornam-se fortes drenos de carbono e N. A disponibilidade de assimilados resulta da fotossíntese corrente e da remobilização de reservas acumuladas anteriormente nos tecidos vegetativos, enquanto a capacidade potencial do dreno é determinada pelo número de grãos e por sua capacidade individual de crescimento (Rosati; Benincasa, 2023).

A relação entre fonte e dreno não permanece constante durante o ciclo. Antes da antese, o crescimento e a formação das estruturas reprodutivas determinam o número potencial de grãos. Posteriormente, a demanda desses grãos precisa ser atendida pela atividade fotossintética e pelas reservas disponíveis na planta, tornando a manutenção da fonte particularmente importante durante o enchimento (Rosati; Benincasa, 2023). A ocorrência de calor altera essa relação porque reduz simultaneamente a duração da atividade fotossintética e o período disponível para acumulação de matéria seca nos grãos. Além disso, alterações na síntese de amido e proteínas podem modificar peso, composição e propriedades tecnológicas do produto colhido (Fernie et al., 2022).

Estresses combinados de calor e seca podem apresentar efeito ainda mais intenso sobre o dreno. Zahra et al. (2021) relatam que esses estresses interferem em divisão e expansão celular, desenvolvimento do pólen, fecundação e crescimento do grão, reduzindo seu potencial de armazenamento e aumentando a ocorrência de grãos menores e enrugados (Zahra et al., 2021). Assim, estratégias de manejo que preservem área foliar, disponibilidade hídrica e nutrição durante o período reprodutivo contribuem para manter a capacidade da fonte e permitir expressão do potencial dos drenos. O objetivo fisiológico é estabelecer número adequado de grãos e posteriormente sustentar seu crescimento até a maturidade (Rosati; Benincasa, 2023; Teng et al., 2022).

Nitrogênio e manejo integrado

O N participa da síntese de clorofila, proteínas, enzimas e ácidos nucleicos e possui forte influência sobre crescimento e formação da produtividade. No trigo, a eficiência de uso do N envolve capacidade de absorção pelas raízes, assimilação nos tecidos, utilização na formação de biomassa e posterior remobilização para os grãos (Teng et al., 2022).

A absorção de N durante os estágios iniciais está associada à formação de perfilhos, espigas e grãos, enquanto a absorção pós-antese e a remobilização do N acumulado antes do florescimento apresentam importância para massa e concentração proteica dos grãos. Dessa maneira, o momento de disponibilidade do nutriente influencia componentes diferentes da produtividade e qualidade (Teng et al., 2022). Existe também uma relação importante entre produtividade e proteína dos grãos. Aumentos expressivos do rendimento podem diluir a concentração proteica quando o fornecimento e a remobilização de N não acompanham a maior deposição de carboidratos. Estratégias capazes de melhorar simultaneamente absorção, utilização e redistribuição do nutriente são, portanto, importantes para conciliar rendimento e qualidade (Teng et al., 2022).

O parcelamento do N constitui uma ferramenta para ajustar a disponibilidade do nutriente à demanda da cultura. Em meta-análise global, Hu et al. (2021) verificaram que o parcelamento em três ou quatro aplicações aumentou, em média, a produtividade em aproximadamente 7% e a concentração de proteína dos

grãos em aproximadamente 5% em comparação a estratégias menos parceladas, embora a magnitude da resposta dependesse das condições de cultivo (Hu et al., 2021). O manejo nitrogenado precisa ser integrado à disponibilidade hídrica e ao potencial produtivo. A absorção do nutriente depende do crescimento radicular e do transporte no sistema solo-planta, enquanto a conversão do N absorvido em produtividade depende da manutenção da fotossíntese e da formação dos drenos reprodutivos. Por isso, elevar isoladamente a dose não garante maior eficiência agronômica (Teng et al., 2022; Hu et al., 2021). A época de semeadura também pode modificar o ambiente experimentado durante o enchimento. Alterações no posicionamento do ciclo mudam a exposição das folhas e grãos às temperaturas elevadas, podendo modificar fotossíntese, duração do enchimento, massa dos grãos e produtividade. Portanto, genótipo, época de semeadura, água e N precisam ser manejados conjuntamente para posicionar as fases críticas em condições ambientais favoráveis (Li et al., 2022; Fei et al., 2022).

CONCLUSÕES

A produtividade do trigo é construída progressivamente pela formação e sobrevivência dos perfilhos, desenvolvimento das espigas, estabelecimento do número de grãos e posterior enchimento. Esses componentes respondem à disponibilidade de recursos em momentos distintos, tornando o manejo ao longo de todo o ciclo determinante para a produtividade final.

A manutenção da capacidade fotossintética após a antese possui importância central para o crescimento dos grãos. Evidências recentes indicam que a disponibilidade da fonte continua sendo relevante durante o enchimento, justificando práticas que preservem área foliar funcional e reduzam a senescência prematura.

REFERÊNCIAS

Abdelhakim, L. O. A.; Mendanha, T.; Palma, C. F. F.; Vrobel, O.; Štefelová, N.; Ćavar Zeljković, S.; Tarkowski, P.; De Diego, N.; Wollenweber, B.; Rosenqvist, E.; Ottosen, C.-O. Elevated CO_2 improves the physiology but not the final yield in spring wheat genotypes subjected to heat and drought stress during anthesis. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 824476, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.824476.

Fei, L.; Chu, J.; Zhang, X.; Dong, S.; Dai, X.; He, M. Physiological and proteomic analyses indicate delayed sowing improves photosynthetic capacity in wheat flag leaves under heat stress. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 848464, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.848464.

Fernie, E.; Tan, D. K. Y.; Liu, S. Y.; Ullah, N.; Khoddami, A. Post-anthesis heat influences grain yield, physical and nutritional quality in wheat: a review. *Agriculture*, v. 12, n. 6, 886, 2022. DOI: 10.3390/agriculture12060886.

Hu, C.; Sadras, V. O.; Lu, G.; Zhang, P.; Han, Y.; Liu, L.; Xie, J.; Yang, X.; Zhang, S. A global meta-analysis of split nitrogen application for improved wheat yield and grain protein content. *Soil & Tillage Research*, v. 213, 105111, 2021. DOI: 10.1016/j.still.2021.105111.

Li, M.; Feng, J.; Zhou, H.; Najeeb, U.; Li, J.; Song, Y.; Zhu, Y. Overcoming reproductive compromise under heat stress in wheat: physiological and genetic regulation, and breeding strategy. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 881813, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.881813.

Rosati, A.; Benincasa, P. Revisiting source versus sink limitations of wheat yield during grain filling. *Agronomy Journal*, v. 115, n. 6, p. 3197–3205, 2023. DOI: 10.1002/agj2.21454.

Teng, W.; He, X.; Tong, Y. Genetic control of efficient nitrogen use for high yield and grain protein concentration in wheat: a review. *Plants*, v. 11, n. 4, 492, 2022. DOI: 10.3390/plants11040492.

Zahra, N.; Wahid, A.; Hafeez, M. B.; Ullah, A.; Siddique, K. H. M.; Farooq, M. Grain development in wheat under combined heat and drought stress: plant responses and management. *Environmental and Experimental Botany*, v. 188, 104517, 2021. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2021.104517.

1° edição

Alasse Oliveira da Silva
Gustavo Ferreira da Silva
Dioclea Almeida Seabra Silva
Iracema Alves Manoel Degaspari

Organizadores

ECOFISIOLOGIA E MANEJO DE PLANTAS CULTIVADAS



TERRIED