

**ALTERAÇÕES ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS
EM *Setaria anceps* Stapf ex. Massey E *Paspalum
paniculatum* L. EM FUNÇÃO DA
DISPONIBILIDADE DE ÁGUA E OXIGÊNIO NO
MEIO**

HYRANDIR CABRAL DE MELO

2005

59160
050439

HYRANDIR CABRAL DE MELO

**ALTERAÇÕES ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS EM *Setaria anceps*
Stapf ex. Massey E *Paspalum paniculatum* L. EM FUNÇÃO DA
DISPONIBILIDADE DE ÁGUA E OXIGÊNIO NO MEIO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Curso de Pós-graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de "Mestre".

Orientador

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

2005

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Melo, Hyrandir Cabral de

Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex.
Massey e *Paspalum paniculatum* L. em função da disponibilidade de água e
oxigênio no meio / Hyrandir Cabral de Melo. -- Lavras : UFLA, 2005.
94 p. : il.

Orientador: Evaristo Mauro de Castro

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Setária. 2. Paspalo. 3. Troca gasosa. 4. Anatomia. 5. Ecofisiologia. 6.
Potencial hídrico. 7. Fluorescência. 8. Poaceae. 9. Hipoxia. 10. Estresse hídrico. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-584.9042

HYRANDIR CABRAL DE MELO

**ALTERAÇÕES ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS EM *Setaria anceps*
Stapf ex. Massey E *Paspalum paniculatum* L. EM FUNÇÃO DA
DISPONIBILIDADE DE ÁGUA E OXIGÊNIO NO MEIO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Curso de Pós-graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de "Mestre".

APROVADA em 21 de fevereiro de 2005.

Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira

UFLA

Dra. Helena Regina Pinto Lima

UFRRJ


Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro

UFLA

(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

A todas as pessoas interessadas no estudo de
biologia vegetal e, principalmente, àquelas que se
permitem fascinar perante a adaptação evolutiva das
plantas,

OFEREÇO

Ao Poder Primordial que deu início à criação, que
coordena a evolução e que nos tornou entendedores
desse processo,

DEDICO

“Se o homem for verdadeiramente sábio não vos
convidará a entrar na mansão do seu saber, mas antes
vós conduzirá ao limiar de vossa mente... pois o
astrônomo poderá falar-vos de sua compreensão do
espaço, mas não poderá dar sua compreensão...”
(Kalil Gibran)

AGRADECIMENTOS

A Shri Mataji Nirmala Devi, pelo apoio e dedicação constante na minha condução ao auto-conhecimento.

Aos meus pais e irmãos, seres fundamentais para formação de minha identidade.

Aos professores e colegas do ensino fundamental, médio e superior, que me ajudaram a perceber a importância do conhecimento científico como um potencial agente modificador do “si” e da sociedade.

A todos que lutaram e lutam pela estrutura atual e melhoria da política educacional brasileira, que me permitiu concluir este estudo, ao programa de pós-graduação em Agronomia/Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras e ao CNPq, órgão concessor da bolsa de estudos.

Ao corpo de professores e estudantes do setor de Fisiologia Vegetal, UFLA, pela dedicação e contribuição ao conhecimento de Fisiologia Vegetal, do qual me sinto honrado em fazer parte.

Ao meu orientador, Evaristo Mauro de Castro, pela excelente relação profissional e pessoal, a quem agradeço também pela distinção que faz entre cientificismo e egocentrismo, o que, a meu ver, torna a ciência mais leve, verídica e limpa.

À professora Ângela Maria Soares, pela grande contribuição prestada durante toda a realização deste trabalho.

Ao prof. Luiz Edson, pelo estímulo e idéias à realização desse trabalho, assim como a dedicação em incentivar o despertar de uma visão ampla sobre o tema trabalhado.

À constante contribuição do colega e amigo João Paulo Rodrigues na realização deste trabalho.

À contribuição nas análises laboratoriais de Lucas Amaral de Melo,
Thiago Magalhães e Guilherme Sá.

A todas as pessoas, do presente ou do passado, que souberam me dar
apoio, em momentos de insatisfação pessoal ou profissional.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
1 INTRODUÇÃO	3
2 REFERENCIAL TEÓRICO	4
2.1 Alterações anatômicas e fisiológicas em plantas submetidas a baixa disponibilidade de oxigênio no meio.....	4
2.2 Alterações anatômicas e fisiológicas em plantas submetidas a baixa disponibilidade de água no meio	10
3 MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1 Época e localização do experimento.....	14
3.2 Material vegetal.....	14
3.3 Indução dos tratamentos e condução do experimento.....	14
3.4 Determinação do oxigênio dissolvido na água dos tanques de submersão.....	18
3.5 Características avaliadas.....	19
3.5.1 Características anatômicas.....	19
3.5.2 Características biofísicas.....	21
3.5.3 Características bioquímicas.....	21
3.5.3.1 Obtenção dos extratos.....	22
3.5.3.2 Proteínas	22
3.5.3.3 Aminoácidos	22
3.5.3.4 Açúcares solúveis totais.....	23
3.5.3.5 Açúcares redutores.....	23
3.5.3.6 Amido.....	24
3.5.3.7 Clorofila.....	24
3.5.3.8 Nitrogênio total.....	25
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
4.1 Características anatômicas.....	26

4.2 Características biofísicas.....	48
4.3 Características bioquímicas.....	58
5 CONCLUSÕES.....	76
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	77

RESUMO

MELO, Hyrandir Cabral de. **Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex. Massey e *Paspalum paniculatum* L. em função da disponibilidade de água e oxigênio no meio.** Lavras: UFLA, 2005. 94p. (Dissertação – Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal)*

O objetivo deste trabalho foi avaliar as alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum*, espécies potencialmente adaptáveis a ambientes com diferentes disponibilidades hídricas, quando submetidas a condições de baixa disponibilidade de água (BDA) e de oxigênio (BDO). Um mesmo grupo de plantas permaneceu 11 dias sob BDA e 49 dias sob BDO. Foram avaliados os efeitos das duas condições sobre as estruturas anatômicas em folhas e raízes, trocas gasosas, potencial hídrico foliar (Ψ), eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm), carboidratos, proteínas (P) e aminoácidos (AA) e somente da BDO sobre o conteúdo de clorofila e nitrogênio foliar (N). Foram verificadas diferentes variações sobre a densidade e tamanho dos estômatos, tamanho e diferenciação de células buliformes, espessura da lâmina foliar, feixe vascular, metaxilema, tecido fibroso, rizoderme, exoderme e córtex radicular. Houve aumento de aerênquima em raízes de plantas sob BDA e BDO. Sob BDA, a fotossíntese foi influenciada pela queda do Ψ e, sob BDO, as taxas fotossintéticas foram altas, apesar da baixa condutância estomática (g_s). Não houve variação na relação Fv/Fm em plantas submetidas a nenhuma das condições testadas. Foi observado aumento nos teores de P, AA e açúcares redutores (AR) em folhas de paspalo submetidas a BDA, ao mesmo tempo em que houve diminuição de P e carboidratos em folhas de setária. Sob BDO, foi verificado aumento nos teores de P e AA e redução nos teores de AR em folhas das duas espécies, aumento nos teores de amido em folhas e raízes de setária e AA em raízes de paspalo. Houve aumento no conteúdo de N e diminuição no conteúdo de clorofilas a e total em folhas de plantas sob BDO. As alterações desenvolvidas pelas duas espécies caracterizam tolerância às condições de BDA e BDO.

* Comitê Orientador: Prof. Evaristo Mauro de Castro - UFLA (Orientador), Prof. Ângela Maria Soares - UFLA, Prof. Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA.

ABSTRACT

MELO, Hyrandir Cabral de. **Anatomical and physiological alterations in *Setaria anceps* Stapf ex. Massey and *Paspalum paniculatum* L. in function of water and oxygen disponibility.** Lavras:UFLA, 2005. 94p. (Dissertation - Master in Agronomy/Plant Physiology)*

The aim of this study was to evaluate the anatomical and physiological changes in *Setaria anceps* and *Paspalum paniculatum*, species potentially tolerant to different water and oxygen disponibility, when submitted to reduction of water (BDA) and oxygen (BDO) disponibility. A same group of plants grew 11 days under BDA and 49 under BDO. The effects of both conditions were evaluated on leaves and roots anatomical structures, gaseous changes, water potential in leaves (Ψ), photochemical efficiency of the photosystem II (Fv/Fm), carbohydrates, proteins (P) and amino acids (AA), and only of the BDO, on the chlorophyll content and foliar nitrogen (N). Different variations were checked on size and density of stomatas, size and differentiation of the bulliform cells, thickness of the leaf lamina, vascular bundle, metaxylem, fibrous tissue, rhizodermis, exodermis and root cortex. There was increase of aerenchyma in roots of plants under BDA and BDO conditions. Under BDA, the photosynthesis was influenced by decrease of the Ψ and, under BDO, high photosynthetic rates were observed in spite of the reduced stomatal conductance (g_s). There wasn't variation in Fv/Fm relation in plants submitted to tested conditions. There was increase in content of P, AA and reducing sugars (AR) in leaves of paspalo submitted to BDA, at the same time, decrease of P and carbohydrates in leaves of setaria. Under BDO, increased the content of P and AA and decreased the content of soluble sugars in leaves of the two species, increased the content of starch in leaves and roots of setaria and AA in roots of paspalo. Increased and decreased, respectively, the content of N and chlorophyll a and total, in plants under BDO. As alterations developed by two species are characteristic of tolerance to BDA and BDO conditions.

* Guidance Committee: Prof. Evaristo Mauro de Castro- UFLA (Major Professor), Prof. Ângela Maria Soares - UFLA, Prof. Luiz Edson Mota de Oliveira - UFLA.

1 INTRODUÇÃO

O conhecimento dos mecanismos de tolerância das plantas às condições de baixa disponibilidade de água e oxigênio pode contribuir na seleção de espécies que potencialmente possam tolerar ambientes expostos a diferentes disponibilidades hídricas, como as regiões marginais de grandes barragens.

O deplecionamento do nível da água dos grandes reservatórios origina, em suas margens, um ecossistema heterogêneo, no espaço e no tempo, que pode ser caracterizado pela composição da comunidade vegetal. As plantas ocorrentes nestes ambientes podem sofrer estresse pela baixa disponibilidade de oxigênio no solo, desencadeado pela inundação e também pela baixa disponibilidade de água.

Algumas espécies têm a capacidade de tolerar ambientes com diferentes regimes hídricos, passando por períodos definidos de seca e inundação (Heathcote et al., 1987; Knapp et al., 1993). Muitas espécies da família Poaceae desenvolvem mecanismos fisiológicos e ou anatômicos que as tornam bem sucedidas em ambientes com diferentes regimes hídricos, subsidiando processos como o rápido crescimento durante períodos de maior disponibilidade hídrica e ou extração de água do solo quando este tem o seu suprimento restrito.

As poáceas *Setaria anceps* (setária) e *Paspalum paniculatum* (paspalo) são espécies introduzidas nas áreas marginais do Reservatório Hidrelétrico de Camargos, Itutinga, MG, e têm sido reportadas como tolerantes às condições ambientais a que foram submetidas (Ishida, 1998; Oliveira, 1994; Silva, 1999).

O objetivo deste trabalho é avaliar as alterações anatômicas e fisiológicas em setária e paspalo, em função da disponibilidade de água e oxigênio no meio, desencadeadas, respectivamente, pela supressão de irrigação e pela inundação do sistema radicular e da planta inteira.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Alterações anatômicas e fisiológicas em plantas submetidas à baixa disponibilidade de oxigênio no meio

Áreas marginais ao longo dos rios, grandes barragens, igapós e várzeas podem sofrer inundação permanente ou temporária do solo. Em solos alagados, os poros anteriormente ocupados por ar passam a ser ocupados por água e o pouco oxigênio remanescente na solução do solo é rapidamente consumido pelas raízes das plantas e microbiota (Drew & Lynch, 1988), desencadeando mudanças no pH do meio, no potencial de oxirredução, no teor de nitrato e nas concentrações de diversas substâncias, como ácidos orgânicos, álcoois e hidrocarbonetos (Drew & Stolszy, 1991; Ponnampereuma, 1984). Como a difusibilidade do oxigênio é baixa na água, um ambiente hipóxico ou anóxico é gerado em pouco tempo (Ponnampereuma, 1972).

O excesso de água no solo pode provocar uma condição de estresse às plantas pela baixa disponibilidade de oxigênio no meio (BDO) (Jackson & Drew, 1984). Diferentes graus de tolerância das plantas a esta condição variam entre espécies (Gibbs & Leitão Filho, 1978; Kozłowski, 1984) e entre genótipos da mesma espécie (Gill, 1970).

Segundo Harrington (1987), a sobrevivência e o crescimento de algumas espécies em condições de solos com BDO devem-se à alteração ou formação de estruturas morfoanatômicas e ou adaptações metabólicas. Epinastia, murchamento e abscisão foliar, modificações no número, tamanho ou localização dos estômatos, diminuição da taxa de crescimento e hipertrofia do caule, formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias e ou superficiais, queda no crescimento de raízes e formação de aerênquimas são alterações morfoanatômicas comuns e que podem subsidiar uma maior

tolerância de plantas submetidas a ambientes com baixa disponibilidade de oxigênio (Alves et al., 2002; Dantas et al., 2001; He et al., 1994; Kawase, 1981; Magalhães et al., 2000). No entanto, outros fatores estão envolvidos na capacidade de crescimento das plantas em solos com BDO, como a idade em que a planta foi submetida a esta condição (Newsome et al., 1982) e a duração do estresse (Drew & Stolsy, 1991; Kawase, 1981).

As condições de excesso de água no solo tendem a induzir alterações nas raízes, tais como aumento do diâmetro, redução dos pêlos absorventes, ramificação e encurtamento de raízes, aumento do número e dimensão dos espaços intercelulares, diminuição do tamanho da célula com aumento de suberização e lignificação das paredes celulares, e redução do peso radicular, o qual contribui para a diminuição da relação raiz/parte aérea (Durbim, 1971). A formação, ou a presença, de aerênquima constitutivo é um fator importante para uma maior sobrevivência de plantas submetidas a ambientes com BDO. Presença de aerênquima constitutivo foi observada em plantas jovens de *Euterpe oleracea* Mart (Menezes Neto, 1994), e em *Brachiaria mutica* Stapf e *Echinochloa polystachya* Rojas (Baruch & Mérida, 1995).

Segundo Kawase (1981), Lann & Blom (1990), a formação de aerênquimas e lenticelas em plantas inundadas viabilizam a difusão do oxigênio da parte aérea para os tecidos da raiz, causando uma maior tolerância das plantas às condições de BDO. Segundo He et al. (1994), a formação de aerênquimas pode ser oriunda de *lise* celular (rompimento celular) ou esquisogenia (afastamento celular). O desenvolvimento de aerênquima tem sido relacionado ao aumento na concentração de etileno nos tecidos e na atividade das celulases, proporcionando um afrouxamento das paredes celulares e uma conseqüente distribuição dos tecidos do córtex da raiz. Os espaços intercelulares aumentam a difusão do oxigênio atmosférico, mantendo a respiração aeróbica, bem como a absorção de água e nutrientes (He et al., 1994; Kawasi, 1981; Perata & Alpi,

1993). Além da presença de aerênquima em raízes contribuir para a tolerância de plantas às condições de hipoxia, sua presença nas folhas de *Paspalum dilatatum* Poir também constituiu um fator de adaptabilidade desta espécie às condições de BDO (Vasellati et al., 2001).

Os estômatos são estruturas fundamentais para a vida das plantas, pois, em condições normais de cultivo, é por eles que ocorrem as trocas gasosas. Portanto, qualquer variação no número e ou tamanho destes pode acarretar em uma maior ou menor eficiência da planta, seja quanto à taxa fotossintética ou no uso da água (Sun et al., 1995). O fechamento estomático é considerado como uma das respostas primárias em plantas submetidas à BDO (Kozlowsky & Pallardy, 1984). Segundo Jackson & Hall (1987), plantas de *Pisum sativum* L. em condições de deficiência de oxigênio no solo por 24 horas apresentaram um acúmulo de ácido abscísico (ABA) nas folhas suficiente para provocar o fechamento estomático, fato este que se assemelha ao observado em condições de déficit hídrico. Pallas & Kays (1982) verificaram que o etileno também afeta a abertura estomática em condições de solos inundados, já que este hormônio pode induzir modificações nas membranas das células-guarda, alterando o efluxo de íons na água. Além do ABA e do etileno, as citocininas também têm implicado em fechamento estomático em plantas submetidas a ambientes com BDO (Else et al., 1996).

Segundo Passioura (1982), o movimento estomático é o meio mais rápido de que a planta dispõe para ajustar-se às variações ambientais a que são submetidas. Em algumas plantas submetidas à inundação, o fechamento dos estômatos tem sido atribuído à desidratação foliar, devido à redução da absorção de água em resposta à queda da permeabilidade das raízes, uma vez que esta permeabilidade pode diminuir em meios com altas concentrações de CO₂ ou baixas concentrações de O₂. No entanto, Osonubi & Osundina (1987) demonstraram que o fechamento estomático pode ser independente do potencial

hídrico foliar em condições de solos com BDO, como observado em *Gmelina arborea* Roxb., *Tectona grandis* L. e *Nauclea diderrichii* Merr. Outras pesquisas também demonstraram resultados semelhantes aos destes autores, com *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, *Taxodium distichum* Rich (Pezeshki & Chambers, 1986) e *Pisum sativum* L. (Jackson & Hall, 1987). O potencial hídrico das folhas tem sido amplamente utilizado para avaliar a turgescência das plantas, dentre vários outros métodos indiretos, como murcha, mudanças na coloração, enrolamento foliar, temperatura, condutância estomática e taxa fotossintética (Turner, 1986).

Quedas das taxas fotossintéticas causadas pela menor condutância estomática são freqüentemente acompanhadas pela diminuição de perda de água pela transpiração (Crane & Davies, 1988; Tsukahara & Kozłowski, 1986). No entanto, a redução das taxas fotossintéticas pode ser devido às alterações na atividade das enzimas de carboxilação, uma vez que pode não haver diminuição da concentração interna de CO₂, mesmo havendo um alto grau de resistência estomática (Vu & Yelenosky, 1991). Outros fatores ainda podem influenciar na diminuição das taxas fotossintéticas em plantas submetidas a baixas disponibilidades de oxigênio do sistema radicular, como o potencial genético da planta, a disponibilidade nutritiva do meio, a capacidade de eliminação de substâncias como o etileno e ácido abscísico, quando produzidos em quantidade inadequada (Crawford, 1996), senescência foliar, e diminuição da concentração de clorofila (Akilan et al., 1997; Kozłowski & Pallardy, 1984). A atuação desses fatores na redução das taxas fotossintéticas pode ocorrer em conjunto ou isoladamente.

A diminuição de atividade dos cloroplastídeos também desencadeia prejuízos para a fotossíntese, uma vez que a fase fotoquímica é afetada pelo baixo fornecimento de energia proveniente do fotossistema II para os processos subseqüentes. Desse modo, a eficiência dos fotossistemas pode demonstrar uma

condição de estresse da planta e ser facilmente analisado pelo fluxo de elétrons obtido pela fluorescência (Schreiber et al., 1997).

O decréscimo na taxa fotossintética pode reduzir a disponibilização de fotoassimilados para os locais de intenso consumo, como as raízes (Leopold & Kriedman, 1975) e regiões de crescimento da parte aérea (Olien, 1987). No entanto, algumas plantas acumulam amido nas folhas durante o período de BDO, possivelmente devido à redução do metabolismo dos tecidos das raízes, provocada pela inundação do solo (Sharkey, 1985).

Alterações na produção e no transporte de carboidratos podem retardar o crescimento e o desenvolvimento de plantas que sejam sensíveis à inundação (Portfield et al., 1997). Segundo Drew (1997) e Visser et al. (2003), os açúcares solúveis são particularmente importantes fontes de energia para o metabolismo fermentativo, em condições de baixa disponibilidade de O₂.

Além das alterações na produção de açúcares, o estresse anaeróbico induz mudanças no padrão protéico em várias espécies. Segundo Kennedy et al. (1992) e Mujer et al. (1993), isso ocorre devido à alteração na síntese de proteínas associada à dissociação dos polirribossomos, impossibilitando a tradução do mRNA mensageiro e afetando, de maneira geral, o metabolismo e o nível energético celular. Quando ocorre tradução, esta se dá de maneira preferencial nos transcritos que codifiquem polipeptídeos anaeróbicos (Sachs et al., 1980; Andrews et al., 1993).

Subbaiah et al. (1994) observaram síntese de proteínas em plantas que inicialmente se desenvolvem em condições de alta disponibilidade de oxigênio e posteriormente são transferidas para condições anóxicas. O aumento na concentração de aminoácidos livres em raízes de plantas em condições de anoxia está também associado à degradação de proteínas, além das mudanças metabólicas dos ácidos orgânicos, em condições de anaerobiose (Regianni et al., 1988). O aumento da concentração dos aminoácidos livres totais nestas

condições ocorre, principalmente, em função do acúmulo de prolina (Wample & Bewlwy, 1975), glicina e serina (Guinn & Brinkerhoff, 1970), apesar da diminuição nas concentrações de glutamato, aspartato e glutamina (Bertani et al., 1981). O acúmulo de aminoácidos, principalmente, GABA, prolina e alanina pode reduzir a acidificação do citoplasma como consequência da baixa disponibilidade de oxigênio da célula, tornando-se essencial para a sobrevivência das plantas (Roberts et al., 1984).

A redutase do nitrato é a enzima que catalisa a redução do nitrato a nitrito, passo fundamental na assimilação do nitrogênio mineral até aminoácido. Em condições de baixa disponibilidade de oxigênio, alguns autores têm observado um aumento na atividade desta enzima (Drew & Lynch, 1988, Pelacani, 1993), enquanto outros verificam decréscimo de sua atividade (Saglio et al., 1988). Souza et al. (2001) verificaram que o acúmulo de aminoácidos e peptídeos, os quais são reservas temporárias de nitrogênio, estava relacionado ao decréscimo da atividade *in vivo* da redutase do nitrato em *Gossypium sp.*

Alguns autores afirmam que a redutase do nitrato apresenta um papel fundamental, juntamente com as vias fermentativas alcoólica e láctica, assim como a síntese de lipídeos, na oxidação do NADH, em condições de BDO no meio às plantas. A oxidação do NADH é essencial para a continuidade do ciclo dos ácidos tricarboxílicos e fluxo de carbono na regeneração de ATP. A redução do nitrato a amônio e sua reassimilação apresentam-se como uma fonte extra de seis prótons e quatro NAD^+ por ciclo de reação durante a anoxia (Naik et al., 1982). Como o nitrato é considerado um aceptor alternativo de elétrons durante anoxia, essa “respiração” tem sido sugerida como uma via de produção de ATP e regeneração do NAD^+ citoplasmático (Drew, 1997).

2.2 Alterações anatômicas e fisiológicas em plantas submetidas à baixa disponibilidade de água no meio

Diferentes estratégias de tolerância são utilizadas pelas plantas quando submetidas a condições de baixa disponibilidade de água (BDA), dentre as quais são comuns: a diminuição da área foliar, a abscisão foliar e o aprofundamento das raízes para manter a absorção de água.

Muitas espécies da família Poaceae são bem sucedidas em ambientes adversos devido ao seu crescimento rápido durante períodos de maior disponibilidade e ou extração de água do solo quando este tem o seu suprimento restrito. Tanto as alterações fisiológicas quanto as anatômicas podem propiciar uma maior tolerância das plantas a locais com BDA. Diferentes são os graus de tolerância que, por sua vez, dependem de fatores genéticos, do estágio de desenvolvimento no qual a planta foi submetida ao estresse, do órgão a ser considerado e da duração do estresse.

Larcher (2000) cita várias modificações comuns em plantas submetidas e ou ocorrentes em ambientes com BDA e que podem propiciar uma maior tolerância dessas plantas a esta condição ambiental, como a presença de epiderme com paredes celulares densamente cutinizadas e cobertas por espessas camadas de cera, estômatos geralmente menores e muitas vezes escondidos sob uma densa cobertura de tricomas ou mesmo em criptas estomáticas, otimizando, dessa forma, a perda de água e as trocas gasosas em decorrência de sua abertura. Também é observada redução no tamanho celular, aumento no tecido vascular e aumento na espessura da parede celular, muitas vezes associada a uma maior lignificação (Levitt, 1980; Pitman et al., 1983). Uma maior deposição de lignina ou suberina na endoderme, exoderme, camadas de células corticias e medula das raízes (Baruch & Mérida, 1995) pode auxiliar na proteção da planta contra dessecação e morte das células do córtex (Sharp & Davies, 1985).

Baruch & Mérida (1995) observaram diferenças no tamanho da área da seção transversal da raiz e proporção de aerênquimas em poáceas forrageiras submetidas a BDA. Os aerênquimas formados nestas condições podem interromper o movimento radial de água nas raízes, prevenindo, assim, a perda de água das plantas para o solo (Huang & Fry, 1998).

Uma outra característica marcante de adaptação às condições de BDA é a diminuição no diâmetro dos vasos do xilema, auxiliando, dessa forma, na manutenção da condução de água, embora, em menores taxas, durante períodos de seca (Blizzard & Boyer, 1980, Vasellati et al., 2001) e evitando embolismo nos vasos do xilema (Lo Gullo et al., 1995; Lovisolo & Schubert, 1998).

A regulação na abertura estomática ocorrida em plantas submetidas a déficit hídrico parece agir no sentido de minimizar as perdas de água por transpiração, limitando, conseqüentemente, o influxo de CO₂ para os sítios de carboxilação (França et al., 2000), podendo, dessa forma, reduzir as taxas fotossintéticas em decorrência do aumento da resistência difusiva dos estômatos (Kaiser, 1987; Swith & Griffiths, 1993). No entanto, há uma carência de estudos concernentes à atuação de efeitos estomáticos e não-estomáticos associados à queda nas taxas fotossintéticas em plantas submetidas a estresse hídrico (Chaves et al., 2003; Lawlor, 2002).

Korner et al. (1979) observaram que, apesar das poáceas C₄ terem uma capacidade fotossintética maior que as C₃, elas apresentam similaridade na condutância. Um ponto crítico para a justificativa dessa resposta, e que ainda não está totalmente esclarecido, é o conhecimento amplo dos complexos fatores que levam à regulação estomática nas plantas C₃ e C₄ (Jones, 1998).

Em condições de estresse hídrico moderado, o aparato fotossintético não é danificado e pode continuar a funcionar associado à ligação com a fotorrespiração (Brestic et al., 1995). Já em condições de estresse hídrico severo as plantas podem apresentar uma perda da capacidade fotossintética em

decorrência de uma menor atividade da Rubisco (Brodribb, 1996; Medina et al., 1999).

O enrolamento foliar é dependente do turgor das células buliformes e está relacionado, portanto, com o potencial hídrico foliar. O fato de ocorrer enrolamento foliar pode auxiliar as poáceas a minimizar a perda de água pela transpiração em condições de BDA. Entretanto, quando as folhas se enrolam, a área foliar efetiva para interceptação de luz é reduzida e a resistência difusiva ao CO₂ é aumentada, podendo, assim, reduzir a fotossíntese. Dessa maneira, o ajustamento osmótico que atrasa o enrolamento foliar pode ser uma das mais importantes respostas que capacitam a manutenção dos processos produtivos das poáceas ser mantida em acentuados déficits hídricos (Cutler et al., 1980; Turner & Jones, 1980).

O ajustamento osmótico em plantas sob déficit hídrico é dependente do acúmulo de metabólitos que proporcione à planta um abaixamento do potencial osmótico por meio de um aumento líquido nos solutos intracelular. Esse ajustamento pode auxiliar na manutenção do turgor, sustentando a elongação celular e a expansão de regiões de crescimento (Premachandra et al., 1992; Spollen & Nelson, 1994; Turner & Jones, 1980).

A manutenção no conteúdo de açúcares, que ocorre em folhas desidratadas, parece ser uma conseqüência de uma regulação coordenada estabelecida entre síntese e translocação de sacarose e hidrólise de amido (Arndt et al., 2001; Zrenner e Stitt, 1991), síntese por outras rotas ou mesmo decréscimos, na conversão para outros produtos (Hsiao et al., 1984). Pode ser observado em folhas desidratadas um acúmulo no conteúdo de açúcares redutores ou açúcares solúveis totais (Barlow et al., 1976), aumento de íons orgânicos, devido a aumento na absorção, redução na translocação ou mudanças desproporcionais no crescimento e absorção de nutrientes (Premachandra et al.,

1992) e aumento nos compostos de baixo peso molecular, contribuindo para o ajustamento osmótico (Chaves, 1991).

As alterações causadas pela BDA no metabolismo das plantas podem levar a um acúmulo ou perda de metabólitos, como carboidratos, ácidos orgânicos, ácido abscísico, aminoácidos, além de alterar a atividade de enzimas e síntese de proteínas (Kramer & Boyer, 1996; Marur et al., 1994).

A planta, quando passa por um déficit hídrico ou qualquer outro estresse, tem a necessidade de lançar mão de mecanismos para auxiliar na exportação de carbono assimilado e na remobilização de reservas para áreas de crescimento e, principalmente, órgãos reprodutivos. Alguns estudos evidenciam uma maior preferência no particionamento para raízes em detrimento da parte aérea quando as plantas são submetidas a BDA (Smit, 1992; Turner, 1986).

A remobilização de nitrogênio e carboidratos de órgãos fotossinteticamente ativos ou de folhas senescentes para regiões de crescimento da planta ou órgãos reprodutivos pode compensar a redução na absorção de carbono e nitrogênio em solos com baixa disponibilidade de água e garantir o desenvolvimento da planta (Barlow, 1986; Wardlaw, 1991).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Época e localização do experimento

Este trabalho foi desenvolvido, de maio a julho de 2004, na área experimental do setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, MG, localizada a 918m de altitude, latitude 21°14'S e longitude 45°00'W GRW.

→ 3.2 Material vegetal

Foram utilizadas as poáceas *Setaria anceps* Stapf ex. Massey (setária) e *Paspalum paniculatum* L. (paspalo-paniculado, paspalo), espécies que possuem um alto grau de tolerância às condições de estresse causado por baixa disponibilidade de oxigênio (BDO) e de água (BDA) (Alcântara & Bufarah 1988; Bacchi et al., 1972; Ishida, 1998; Oliveira, 1994; Silva, 1999). De acordo com a caracterização anatômica descrita por Laetsch (1974) e Hattersley (1992), estas espécies pertencem ao grupo de plantas com mecanismo fotossintético C₄.

3.3 Indução dos tratamentos e condução do experimento

As mudas foram obtidas a partir de propágulos assexuados oriundos de plantas existentes no banco de poáceas do campo experimental do Setor de Fisiologia Vegetal da UFLA.

Durante quatro meses as mudas se desenvolveram em vasos de plástico com capacidade de seis litros, contendo solo (Latossolo Vermelho Distroférico Típico), areia e esterco (2:1:1) e 2,5g de superfosfato simples por litro de substrato. Foram realizadas regas diárias, mantendo a umidade do substrato

próxima da capacidade de campo. Na época de indução do experimento, havia, em cada vaso, em média, uma planta matriz e quatro perfilhos.

Quatro dias antes do início da indução da baixa disponibilidade de água (BDA), as plantas foram transferidas das condições de campo, a céu aberto, onde se desenvolviam, para casa de vegetação coberta com plástico transparente, onde, durante 11 dias, 30 vasos de cada espécie foram regados diariamente, correspondentes ao tratamento controle e outros 30 foram submetidos à suspensão total de rega. O final do período experimental foi caracterizado pelo murchamento e enrolamento foliar das plantas das duas espécies.

Ao final do período de BDA, as plantas foram reirrigadas e, após um dia de recuperação, foram transferidas para tanques de concreto (300cm x 100cm x 60cm), totalmente forrados com lona plástica preta, localizados a céu aberto. As mesmas plantas que tinham sido submetidas às condições de BDA foram submetidas à submersão total (coluna de água de 60cm) ou somente de todo o sistema radicular (coluna de água de 25cm), durante 49 dias, correspondentes ao período de baixa disponibilidade de oxigênio (BDO). Plantas que constituíam o tratamento controle no período de BDA também permaneceram em tanques de concreto e foram regadas diariamente, de acordo com a necessidade de manter a umidade do substrato próxima da capacidade de campo, correspondendo, mais uma vez, ao tratamento controle do período de BDO.

Foram utilizados termoigrógrafo (FUESS), para caracterização de temperatura e umidade relativa do ar da casa de vegetação durante o período de BDA (Figura 1) e dados meteorológicos provenientes da Estação Climatológica Principal de Lavras, MG, situada cerca de 300m do local do experimento, para caracterização do ambiente durante o período de BDO (Figura 2). As médias de temperatura e umidade relativa do ar foram obtidas pelos métodos propostos pela Organização Mundial de Meteorologia (O. M. M.).

O experimento foi conduzido em delineamento experimental inteiramente casualizado. Após análise de variância dos resultados obtidos, utilizou-se o teste de Tukey, a 5% de erro.

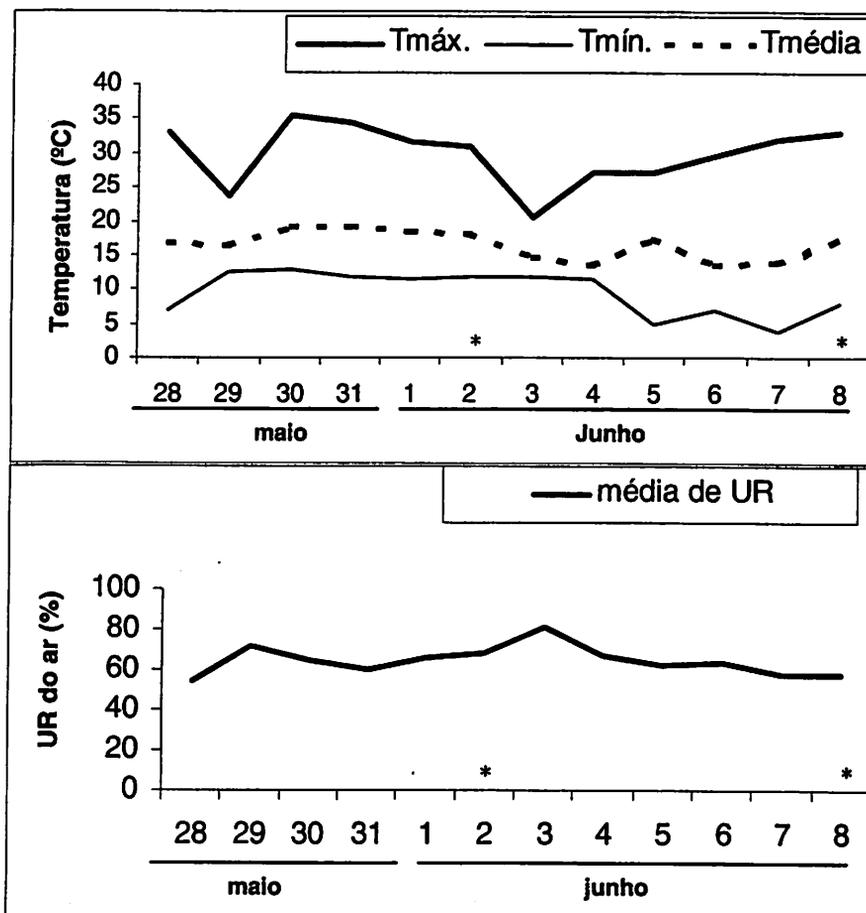


FIGURA 1. Temperatura do ar máxima, mínima e média e média de umidade relativa do ar na casa de vegetação durante o período experimental de baixa disponibilidade de água. Os asteriscos correspondem aos dias de avaliação. UFLA, Lavras, MG, 2005.

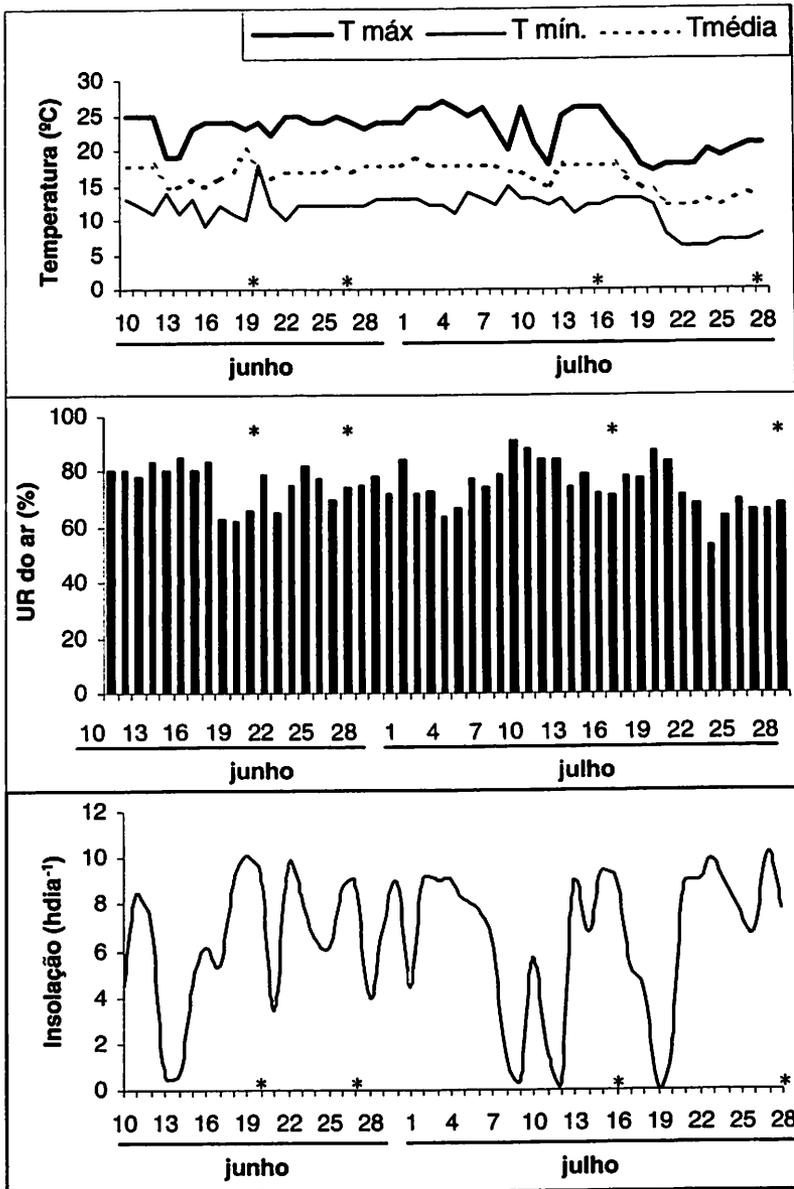


FIGURA 2. Temperatura do ar máxima, mínima e média, e médias de umidade relativa do ar e insolação durante o período experimental de baixa disponibilidade de oxigênio. Os asteriscos correspondem aos dias de avaliação. UFLA, Lavras, MG, 2005.

3.4 Determinação do oxigênio dissolvido na água nos tanques de submersão

Para a determinação do oxigênio dissolvido na água de submersão das plantas foi realizada coleta da água na altura do sistema radicular das plantas (a 20 cm de altura) e determinada a concentração de oxigênio segundo a metodologia de Golterman et al. (1978). Pelo gráfico da Figura 3 observa-se que as plantas foram submetidas, durante o período experimental de inundação, a um ambiente hipóxico, mantendo, aproximadamente, metade da concentração normal de oxigênio dissolvido na água considerada 100% saturada. Segundo Cleresci et al. (1988), essa concentração é de $9,1 \text{ mgL}^{-1}$ de oxigênio dissolvido.

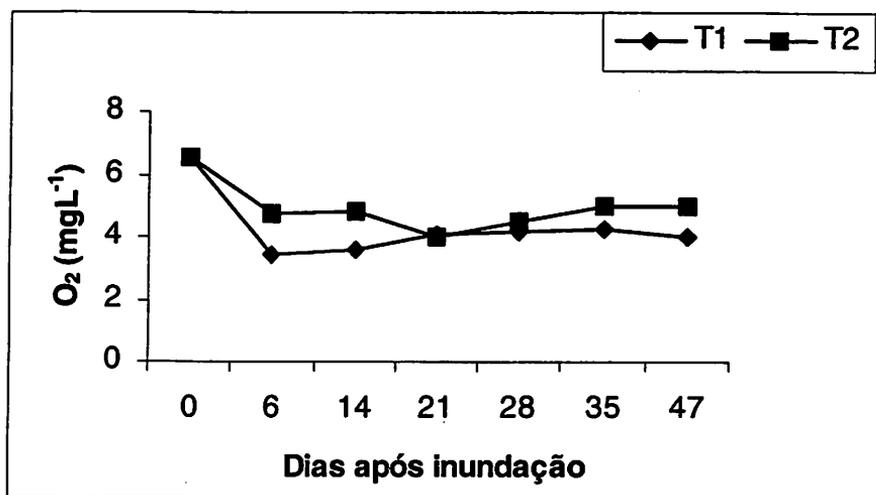


FIGURA 3. Oxigênio dissolvido na água dos tanques utilizada para submersão das plantas. T1: tanque com plantas completamente inundadas; T2: tanque com plantas com o sistema radicular inundado. UFLA, Lavras, MG, 2005.

3.5 Características avaliadas

→ 3.5.1 Características anatômicas

Ao final do período de BDA, aos 11 dias e ao final de 49 dias sob BDO, foram coletadas folhas completamente expandidas (+1), conforme esquema foliar de poáceas (Figura 4) e raízes de cinco indivíduos por tratamento, correspondentes às repetições, fixadas em FAA 70% (formaldeído + ácido acético + álcool etílico 70%) (Johansen, 1940).

Utilizou-se micrótomo de mesa para a obtenção de seções transversais do terço médio foliar e a $4 \pm 0,5$ cm do ápice de raízes. Os cortes paradérmicos foram realizados manualmente no terço médio das folhas. Para clarificação das seções transversais utilizou-se água sanitária 5% (Kraus & Arduim, 1997) e uma mistura de azul de astra e safranina para coloração (Kraus & Arduim, 1997). As seções paradérmicas foram coradas com solução de safranina 1%. Glicerina 50% foi utilizada na montagem das lâminas e as fotomicrografias foram feitas ao fotomicroscópio Olympus BX-60.

O número de estômatos foi determinado de acordo com metodologia de Laboreau et al. (1961), utilizando-se campos de $0,065 \text{ mm}^2$. Foram utilizados quatro campos de cinco indivíduos por tratamento, para determinação da densidade estomática e mensuração da espessura de células e tecidos. As determinações de espessura foram realizadas utilizando-se uma ocular micrométrica acoplada em microscópio de luz.

Utilizou-se como padrão para mensuração do metaxilema o elemento de vaso com maior diâmetro presente no feixe condutor mais central do terço basal da nervura mediana das folhas. O espessamento de tecido fibroso foi determinado na base da nervura mediana. Assim como em folhas, utilizou-se o metaxilema de maior espessura presente no cilindro vascular das raízes como

padrão para esta característica. As determinações de espessura do conjunto de células buliformes foram realizadas na face superior da nervura mediana em *Setaria anceps* e ao longo do limbo foliar em *Paspalum paniculatum*. A espessura do limbo foliar foi realizada na região intercostal.

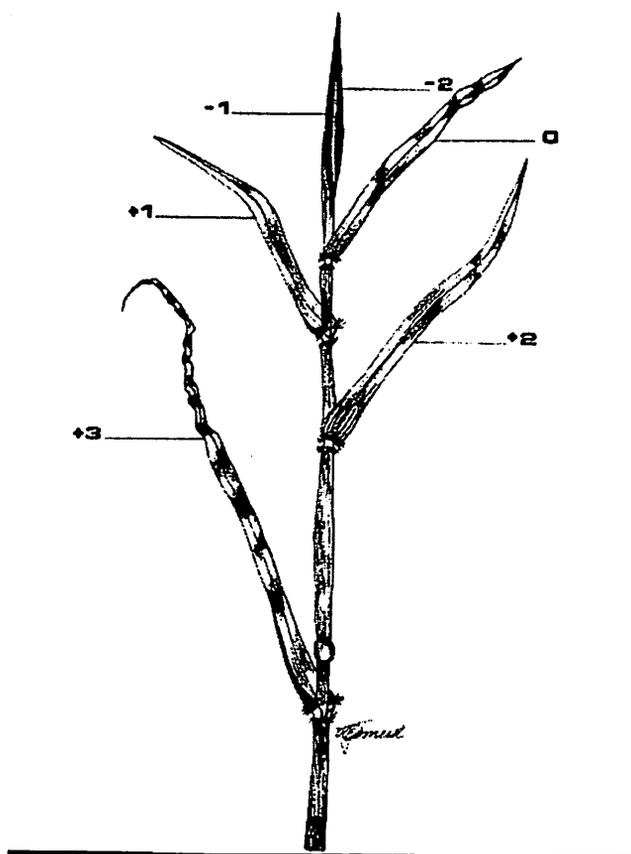


FIGURA 4. Diagrama da parte aérea de poácea com enumeração das suas respectivas folhas, segundo Oliveira (1985) e adaptada por Silva (1999). UFLA, Lavras, MG, 2005.

→ 3.5.2 Características biofísicas

Foram realizadas seis avaliações de caracterização biofísica, sendo duas durante o período BDA e quatro no período de BDO. Para as avaliações durante o período de BDO foram utilizadas apenas as plantas tratadas com inundação do sistema radicular e plantas do tratamento controle.

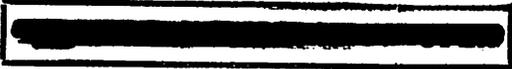
Com o uso de um analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo ADC-LCA-4, Hoddesdon, UK, foram avaliadas a fotossíntese (A), a condutância estomática (g_s) e a transpiração (E), em três plantas por tratamento, entre 11:00 e 12:00 horas, utilizando-se as folhas (+1 e +2, conforme Figura 4) juntas, em uma câmara estreita.

Para a determinação do potencial hídrico foliar (Ψ) foi utilizada uma câmara de pressão (Soil Moisture - modelo 3005) em folhas (+1), em três plantas por tratamento e uma folha por planta, antes do amanhecer (às 6:00h).

Um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser, Hansatech, King's Lynn, Nor Kfolk, UK) foi utilizado em quatro plantas por tratamento e uma folha por planta, entre 11:00 e 12:00 horas nas folhas (+1), para análise da eficiência fotoquímica do fotossistema II (F_v/F_m). Esta análise foi precedida de exposição da parte da folha a ser analisada a 30 minutos de escuro.

→ 3.5.3 Características bioquímicas

Para a determinação de características bioquímicas utilizaram-se folhas (+1), de acordo com a Figura 4, coletadas ao final do período de BDA, aos 11 dias e aos 49 dias do período de BDO. As amostras foliares foram coletadas de três plantas por tratamento, pesadas e armazenadas em freezer, embaladas em papel alumínio, até o momento da realização das análises de açúcares redutores e solúveis totais, proteínas, aminoácidos e amido. Em laboratório, foram



realizadas três repetições para as amostras de cada planta coletada. Após determinação do teor de água nos tecidos os resultados foram convertidos e expressos em matéria seca.

3.5.3.1 Obtenção de extratos

O extrato foi obtido pela homogeneização de três amostras, separadamente, de 0,5g de tecido de folhas e raízes, pesados antes do armazenamento, em 5 mL de tampão fosfato de potássio 0,1M, pH 7,5. O material foi homogeneizado em graal e centrifugado a 10.000g por 20 minutos. O precipitado foi ressuspenso duas vezes em 5 mL do extrator, repetindo-se o mesmo procedimento para centrifugação e reunidos os sobrenadantes.

3.5.3.2 Proteínas

As proteínas solúveis foram determinadas segundo a metodologia de Bradford (1976), utilizando-se alíquotas de 150 μ L de extrato foliar e 650 μ L para extrato de raízes, completados até 1.000 μ L, em 5mL do reagente Comassie, constituído de 0,01% de Comassie Blue G-250, 8,5% de ácido fosfórico e 4,7% de etanol 95%. As amostras foram homogeneizadas e lidas em espectrofotômetro a 595 nm. Os resultados foram calculados com base na curva padrão de BSA (soro albumina bovina) e expressos em mg.gMS^{-1} .

3.5.3.3 Aminoácidos

A determinação de aminoácidos foi realizada pelo método de Yemm & Cocking (1955). Alíquotas de 150 μ L dos extratos de folhas e raízes foram adicionadas a 1,7 mL do reagente composto por 0,5 mL de tampão citrato de sódio (0,2M e pH 5,0), 0,2 mL do reagente ninhidrina 5% (p/v) dissolvida em metilcelossolve (etileno glicol monometil eter) e 1,0 mL de KCN 2% (v/v) em

metilcelossolve. Após 20 minutos em banho-maria a 100°C, o material foi deixado em temperatura ambiente até esfriar e o volume completado até 4 mL com etanol 60%. As leituras foram feitas em espectrofotômetro a 570 nm. Os resultados foram calculados com base na curva padrão de glicina e expressos em mmol. gMS⁻¹.

3.5.3.4 Açúcares solúveis totais

Os açúcares solúveis totais foram quantificados segundo a metodologia descrita por Yemm & Willis (1954), utilizando-se alíquotas de 20 µL dos extratos de folhas e raízes em 980 µL de água e 2 mL do reagente antrona, composto de 20 mg de antrona, 0,5 mL de água destilada e 10 mL de ácido sulfúrico concentrado. Os tubos foram mantidos em banho de gelo para evitar aquecimento das amostras e depois levados a banho-maria a 100°C por 3 minutos. As amostras foram lidas em espectrofotômetro a 620 nm e os valores calculados com base na curva padrão de glicose e expressos em mmol.gMS⁻¹.

3.5.3.5 Açúcares redutores

Os açúcares redutores foram quantificados segundo a metodologia de Miller (1959), utilizando-se alíquota de 500 µL de extrato foliar e 1500 µL de extrato de raízes em 1mL do reagente DNS (ácido 3,5-dinitrosalicílico). Para o extrato foliar foram adicionados 500 µL de água destilada. Depois de homogeneizada, a mistura foi levada ao banho-maria por 5 minutos a 100°C e as leituras feitas em espectrofotômetro a 540 nm. Os resultados foram calculados com base na curva padrão de glicose e expressos em µmol.gMS⁻¹.

→ 3.5.3.6 Amido

O amido foi determinado pela reação com antrona (Hodge & Hodfreiter, 1962). Após o processo de homogeneização e centrifugação do tecido vegetal, descrito no item 3.5.3.1, o pélete resultante foi lavado duas vezes em etanol 80% e centrifugado a 10.000g por 20 minutos. Após este procedimento, o pélete foi mais uma vez ressuspenso em 3 mL de ácido perclórico 52%, levado a banho de gelo por 40 minutos sob agitação constante e posteriormente centrifugado a 10.000g por 20 minutos. Após este procedimento, recolheu-se o sobrenadante, completando-se com água destilada até o volume de 10 mL. O teor de amido foi obtido por meio da metodologia para açúcares solúveis totais, já descrita anteriormente, utilizando-se uma alíquota de 500 μ L do extrato final para folhas e raízes, e, de acordo com Purcher et al. (1948), o valor obtido foi multiplicado por 0,9. Os valores foram expressos em mmol.gMS^{-1} .

3.5.3.7 Clorofilas

Foi avaliada a evolução nos teores de clorofila ao longo do período de BDO somente nas plantas submetidas à submersão total. Foram utilizados, para quantificação de clorofilas, 200 mg de folhas frescas (+1), coletadas às 10:00 horas, maceradas em 25 mL de acetona 80%, em sala mantida apenas com uma fonte de luz verde e centrifugadas a 5.000g por 10 minutos. A partir do sobrenadante, foram realizadas leituras espectrofotométricas e as clorofilas determinadas conforme metodologia de Arnon (1949).

3.5.3.8 Nitrogênio total

Determinou-se o teor de nitrogênio foliar no tratamento em que as plantas foram submetidas à submersão total, ao longo do tempo de inundação e comparado às plantas controle. Foram utilizados 100 mg de folhas (+1) previamente secas e o teor de nitrogênio total determinado segundo a metodologia de Kjeldahl (1883).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Características anatômicas

Ao final do período em que as plantas foram submetidas às condições de baixa disponibilidade de água (BDA) foi observado um marcante enrolamento foliar e também era possível observar sintomas visuais característicos de início de clorose foliar nas plantas das duas espécies. De maneira geral, as plantas permaneceram com alto vigor vegetativo durante todo o período em que foram expostas à baixa disponibilidade de oxigênio (BDO), porém, sem que houvesse crescimento das plantas submetidas à inundação total (IT). Ao final do período em que as plantas estavam expostas à inundação total, os sintomas de clorose foram mais visíveis em plantas de setária e nas duas espécies era notável que as folhas mais velhas estavam mais danificadas, estando necrosadas em muitas delas.

→ Os valores da densidade estomática na epiderme adaxial em *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de água (BDA) e baixa disponibilidade de oxigênio (BDO) (Tabelas 1 e 2), assim como em *Paspalum paniculatum* (Tabelas 3 e 4), foram maiores que a densidade da epiderme na face abaxial em todos os tratamentos. Tanto em setária quanto em paspalo não ocorreram diferenças significativas quanto à densidade estomática entre os tratamentos conduzidos sob BDA (Tabelas 1 e 3) e nem entre os tratamentos conduzidos sob BDO (Tabelas 2 e 4) e seus respectivos controles. A exceção foi a epiderme na face adaxial de setária no período de BDO, no tratamento conduzido sob inundação do sistema radicular (ISR), a qual teve valor médio significativamente menor que das plantas dos tratamentos controle (C) e com plantas inteiramente inundadas (IT).

↳ Apesar da variação dos valores da densidade estomática ter ocorrido com maior frequência entre todos os tratamentos de um mesmo período experimental em relação aos tratamentos do outro (BDA e BDO) (Tabelas 1, 2, 3 e 4) e não entre tratamentos conduzidos no mesmo período experimental (BDA ou BDO), ocorreu variação no tamanho dos estômatos, em seus diâmetros polar e ou equatorial (Tabelas 1, 2, 3 e 4), nas plantas dos tratamentos do período experimental de BDA, em setária e paspalo, e de BDO em setária. Detalhes dos estômatos podem ser observados na Figura 5.

→ Essas variações no comportamento estomático, tanto em relação à densidade quanto ao tamanho dos estômatos, é uma característica muito variável em plantas em função do ambiente onde se encontram e caracterizam-se como um fator de adaptabilidade a condições ambientais adversas ao seu desenvolvimento e ou sobrevivência. O aumento da densidade e ou diminuição no tamanho dos estômatos são fatores reconhecidamente importantes na regulação do fechamento estomático, podendo otimizar as trocas gasosas de plantas submetidas a diferentes estresses. Isso porque folhas com estômatos menores apresentam maior eficiência no uso da água em detrimento de um menor tamanho de seus poros estomáticos, condicionando, assim, uma menor perda de água por transpiração. Bidwell (1964) já havia constatado que a diferença no tamanho da abertura estomática apresentava maior efeito sobre a difusão de água do que sobre a difusão de CO_2 , podendo, desse modo, manter ao mesmo tempo o influxo de CO_2 necessário à fotossíntese e uma menor perda de água por transpiração. Este mecanismo pode ser ainda mais eficiente para a sobrevivência de plantas C_4 , a exemplo das espécies estudadas neste trabalho, em decorrência do menor ponto de compensação de CO_2 que estas plantas apresentam em relação às plantas C_3 .

TABELA 1. Densidade estomática (nº de estômatos/mm²) e tamanho dos estômatos (µm) de *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de água. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DEEAd	DPEEAd	DEEEAd	DEEAb	DPEEAb	DEEEAb
C	69 a	45 a	26 a	55 a	45 ab	29 b
BDA	82 a	42 ab	26 a	58 a	47 a	33 a

C: controle; BDA: plantas sob baixa disponibilidade de água; DEEAd: densidade estomática da epiderme adaxial; DPEEAd: diâmetro polar dos estômatos da epiderme adaxial; DEEEAd: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme adaxial; DEEAb: densidade estomática da epiderme abaxial; DPEEAb: diâmetro polar dos estômatos da epiderme abaxial; DEEEAb: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme abaxial. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 2. Densidade estomática (nº de estômatos/mm²) e tamanho dos estômatos (µm) de *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DEEAd	DPEEAd	DEEEAd	DEEAb	DPEEAb	DEEEAb
C	104 ab	38 c	26 a	82 a	42 b	29 a
ISR	84 bc	42 ab	24 a	71 ab	48 a	29 a
IT	116 a	39 bc	25 a	78 a	41 b	27 a

C: controle; ISR: com inundação do sistema radicular das plantas; IT: com inundação total das plantas. DEEAd: densidade estomática da epiderme adaxial; DPEEAd: diâmetro polar dos estômatos da epiderme adaxial; DEEEAd: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme adaxial; DEEAb: densidade estomática da epiderme abaxial; DPEEAb: diâmetro polar dos estômatos da epiderme abaxial; DEEEAb: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme abaxial. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 3. Densidade estomática (nº de estômatos/mm²) e tamanho dos estômatos (µm) de *Paspalo paniculatum* submetido às condições de baixa disponibilidade de água. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DEEAd	DPEEAd	DEEEAd	DEEAb	DPEEAb	DEEEAb
C	238 a	27 a	16 b	208 b	30 a	22 a
BDA	242 a	28 a	18 a	236 ab	27 b	19 b

C: controle; BDA: plantas sob baixa disponibilidade de água; DEEAd: densidade estomática da epiderme adaxial; DPEEAd: diâmetro polar dos estômatos da epiderme adaxial; DEEEAd: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme adaxial; DEEAb: densidade estomática da epiderme abaxial; DPEEAb: diâmetro polar dos estômatos da epiderme abaxial; DEEEAb: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme abaxial. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 4. Densidade estomática (nº de estômatos/mm²) e tamanho dos estômatos (µm) de *Paspalo paniculatum* submetido às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DEEAd	DPEEAd	DEEEAd	DEEAb	DPEEAb	DEEEAb
C	286 a	26 a	17 ab	219 ab	27 b	19 a
ISR	272 ab	27 a	17 ab	231 ab	29 ab	18 a
IT	270 ab	28 a	18 a	250 a	27 b	18 a

C: controle; ISR: com inundação do sistema radicular das plantas; IT: com inundação total das plantas. DEEAd: densidade estomática da epiderme adaxial; DPEEAd: diâmetro polar dos estômatos da epiderme adaxial; DEEEAd: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme adaxial; DEEAb: densidade estomática da epiderme abaxial; DPEEAb: diâmetro polar dos estômatos da epiderme abaxial; DEEEAb: diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme abaxial. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

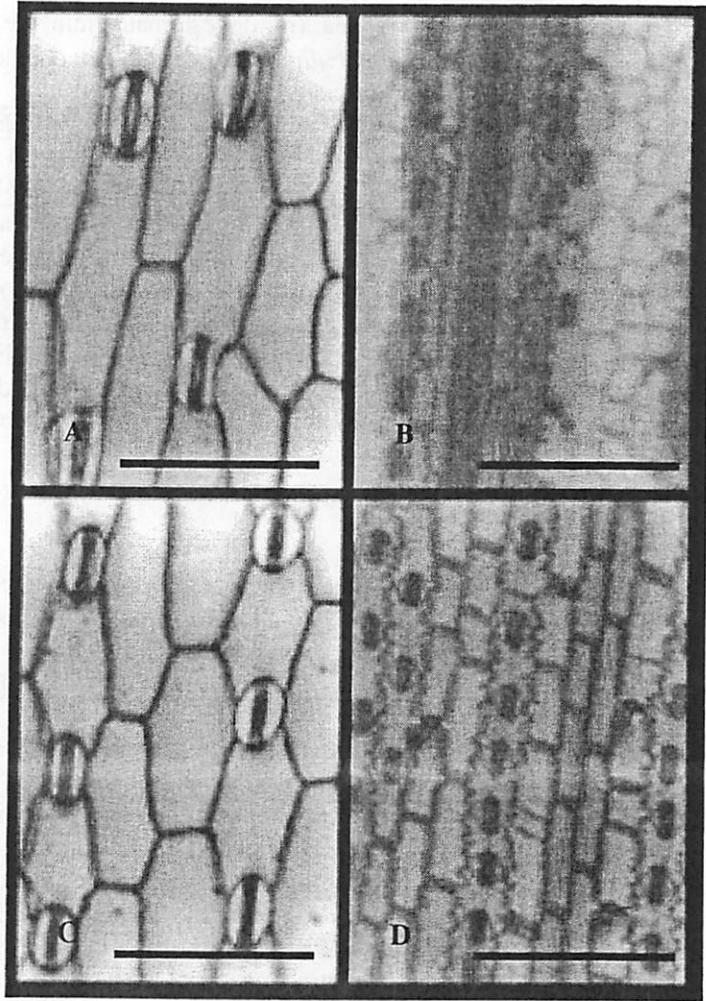


FIGURA 5. Seções paradérmicas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum*. A: epiderme adaxial de setária; B: epiderme adaxial de paspalo; C: epiderme abaxial de setária; D: epiderme abaxial de paspalo. Barras:100 μ m. UFLA, Lavras, MG, 2005.

As células buliformes presentes em setária durante o período experimental de BDO diferiram quanto ao seu tamanho entre os tratamentos ISR e IT e o controle (C), tendo, neste tratamento, atingido um tamanho maior

(Tabela 6, Figura 6). O mesmo ocorreu em paspalo, entre o tratamento IT e o seu controle (Tabela 8, Figura 7), assim como também no tratamento com baixa disponibilidade de água (BDA) comparado ao seu controle (Tabela 7, Figura 7). Além das modificações em seu tamanho, as células buliformes, aparentemente, encontravam-se menos diferenciadas nas plantas dos tratamentos sob BDO se comparadas às dos demais tratamentos (Figuras 6 e 7).

As maiores dimensões observadas nas células buliformes nos tratamentos controle e com BDA em detrimento dos tratamentos com BDO (Tabelas 5, 6, 7 e 8, Figuras 6 e 7), possivelmente, estão relacionadas à estratégia que aquelas folhas tinham de se enrolarem, diminuindo sua superfície à perda de água por transpiração, em determinados períodos do dia ou mesmo das condições do tratamento a que estavam submetidas. De acordo com Esau (2000), as células buliformes atuam como células motoras, tanto no dobramento quanto no enrolamento das folhas.

Em setária, os menores valores médios de espessura limbo foliar foram observados nos tratamentos conduzidos sob estresse, seja por BDA ou BDO (Tabelas 5 e 6). Em paspalo (Tabela 8), a única diferença ocorreu entre plantas do tratamento ISR e IT, conduzidas sob BDO, sendo, portanto, o tratamento IT menos espesso que o ISR. Estas mudanças podem ter um caráter positivo quanto à adaptação destas plantas às condições hídricas a que foram submetidas. A depender da plasticidade anatômica, algumas espécies desenvolvem mudanças na estrutura do seu mesofilo que condicionam a planta a uma melhor adaptabilidade a diferentes condições de estresse, como observado por Alves et al. (2001) e Hwang & Chen (1995). Neste trabalho não foi observada a formação de aerênquima no mesofilo em nenhuma das espécies estudadas, nas condições de inundação. Diferentemente do ocorrido neste trabalho, formação de aerênquima no mesofilo foi observada por Vasellati et al. (2001) em *Paspalum*

dilatatum Poir, quando submetido somente à inundação, sendo relacionado à tolerância desta espécie à condição a que estava exposta.

Nenhuma alteração foi observada no tamanho dos feixes vasculares em folhas de paspalo, quando submetidas às condições de BDA ou BDO (Tabelas 7 e 8, Figura 7). Em setária, apenas as plantas submetidas à BDA sofreram redução da espessura do feixe vascular (Tabelas 5, Figura 6). Apesar da pouca variação na espessura do feixe vascular, a espessura do metaxilema nas folhas de paspalo (Tabelas 7 e 8) submetidas às condições de BDA e BDO com inundação total das plantas (IT) foi significativamente menor que aquelas dos demais tratamentos. Em setária (Tabela 6), apenas nas plantas do tratamento ISR a espessura do metaxilema foi significativamente maior que as plantas dos demais tratamentos. Apesar da pouca plasticidade observada no paspalo em relação ao feixe vascular como um todo, observou-se um alto grau de plasticidade desta espécie em relação à espessura dos elementos de vaso.

Segundo Carlquist (1988) e Alves & Angyalossy-Alfonso (2000), os fatores ambientais afetam as dimensões e até mesmo o arranjo dos elementos vasculares, na tentativa de garantir um aumento na segurança do transporte quando a planta está sujeita a algum tipo de estresse. Raros são os estudos que relacionam o efeito de estresses sobre a anatomia foliar de monocotiledôneas e tampouco sobre o sistema vascular. Stoyanova et al. (2002), estudando o efeito do déficit hídrico e inundação do solo sobre a espessura dos feixes vasculares em folhas de *Zea mays* L., cultivar Kzena 611 2L, não observaram diferenças significativas neste parâmetro.

Em paspalo, houve um aumento na espessura de tecido fibroso na base da nervura mediana em folhas de plantas do tratamento com baixa disponibilidade de água (BDA) em relação àquelas do seu tratamento controle (Tabela 7) e uma diminuição dessa espessura em plantas submetidas ao tratamento com inundação do sistema radicular (ISR) em detrimento das plantas

submetidas à inundação total (IT) e controle (Tabela 8). Essa menor espessura também ocorreu em setária (Tabelas 5 e 6), em plantas dos tratamentos conduzidos sob BDA e BDO. A tendência de diminuição de tecidos lignificados, como esclerênquima fibroso, parece ser comum em algumas plantas submetidas à inundação. Núñez-Elisea et al. (1999), estudando o comportamento de tecido lignificado em sete espécies de *Annona*, observaram que as fibras e os vasos de xilema em caules inundados parecem ter paredes mais finas e menos lignificadas quando comparados aos de caules de plantas não inundadas.

As marcantes diferenças nos valores dos parâmetros estudados entre os tratamentos controle para BDA e controle para BDO podem estar relacionadas à diferença de temperatura durante a época de condução dos dois tratamentos, como discutido anteriormente. Efeitos de temperatura alterando a anatomia foliar foram observados em *Lolium perenne* L., por Ferris et al. (1996) e em *Coffea arabica* L., por Carvalho et al. (1998).

TABELA 5. Espessura (μm) de estruturas foliares de *Setaria anceps* submetidas à baixa disponibilidade de água. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DPCB	Limbo	Feixe vascular	Metaxilema	Fibra sob feixe
C	86,99 a	259 a	122 a	29 a	121 a
BDA	86,33 a	227 b	114 ab	28 a	92 b

C: controle; BDA: plantas sob baixa disponibilidade de água; DPCB: diâmetro polar de células buliformes. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 6. Espessura (μm) de estruturas foliares de *Setaria anceps* submetidas à baixa disponibilidade de oxigênio. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DPCB	Limbo	Feixe vascular	Metaxilema	Fibra sob feixe
C	103 a	236 a	105 a	29 b	97 a
ISR	78 bc	220 b	106 a	32 a	77 b
IT	75 c	220 b	106 a	27 b	78 b

C: controle; ISR: com inundação do sistema radicular das plantas; IT: com inundação total das plantas; DPCB: diâmetro polar de células buliformes. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

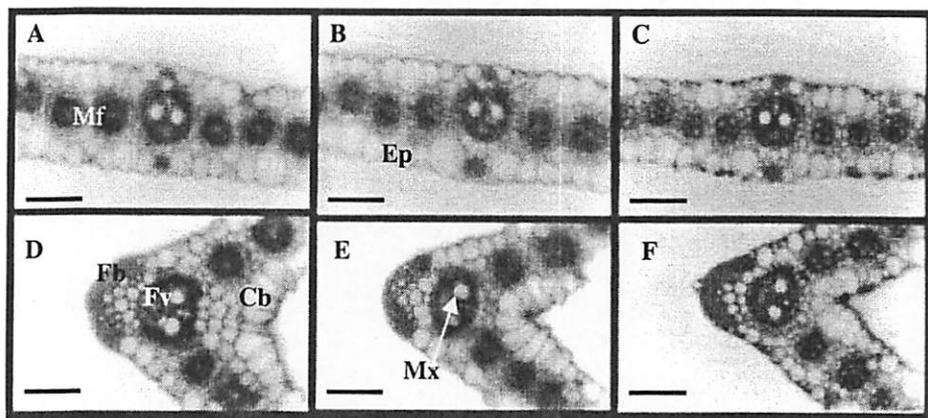


FIGURA 6. Seções transversais do limbo foliar (A, B, C) e da região da nervura mediana (D, E, F) de *Setaria anceps* submetida a três regimes hídricos. A e D: controle; B e E: plantas sob baixa disponibilidade de água; C e F: plantas totalmente inundadas. Mf: mesofilo; Ep: epiderme; Fb: fibras sob feixe; Fv: feixe vascular; Cb: células buliformes; Mx: metaxilema. Barras: 100 μm . UFLA, Lavras, MG, 2005.

TABELA 7. Espessura (μm) de estruturas foliares de *Paspalum paniculatum* submetidas às condições de baixa disponibilidade de água. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DPCB	Limbo	Feixe vascular	Metaxilema	Fibra sob feixe
C	58 b	208 ab	145 a	30a	47 b
BDA	66 a	216 a	147 a	28 ab	56 a

C: controle; BDA: plantas sob baixa disponibilidade de água; DPCB: diâmetro polar de células buliformes. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 8. Espessura (μm) de estruturas foliares de *Paspalum paniculatum* submetidas às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	DPCB	Limbo	Feixe vascular	Metaxilema	Fibra sob feixe
C	59 a	202 ab	145 a	27 a	51 a
ISR	56 bc	209 a	139 a	27 a	42 c
IT	50 c	199 b	144 a	24 c	48 b

C: controle; ISR: com inundação do sistema radicular das plantas; IT: com inundação total das plantas; DPCB: diâmetro polar de células buliformes. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

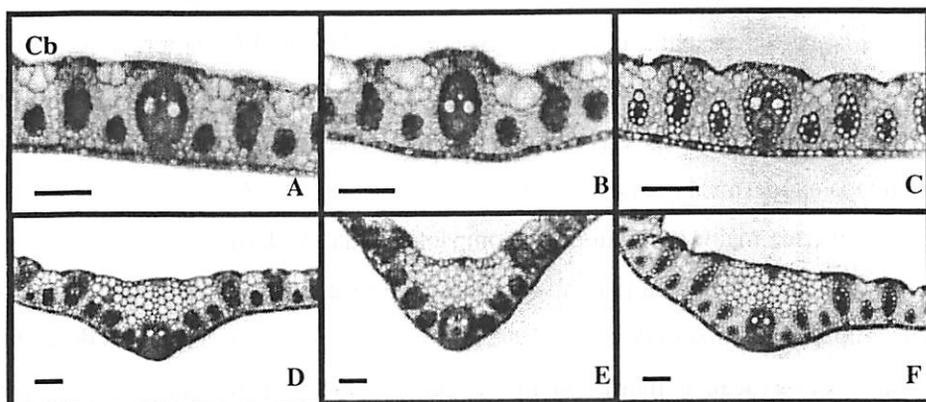


FIGURA 7. Seções transversais do limbo foliar (A, B, C) e da região da nervura mediana (D, E, F) de *Paspalum paniculatum* submetido a três regimes hídricos. A e D: controle; B e E: plantas sob baixa disponibilidade de água; C e F: plantas totalmente inundadas. Cb: células buliformes. Barras: 100 μm . UFLA, Lavras, MG, 2005.

Nenhuma variação significativa foi observada na espessura da rizoderme de raízes de setária entre os diferentes tratamentos sob BDA ou BDO (Tabelas 9 e 10, Figura 8). Em paspalo, apenas plantas submetidas a BDO tiveram redução significativa da rizoderme em relação às plantas do tratamento controle (Tabela 12, Figura 9). Apesar da epiderme ser um tecido bastante responsivo às alterações ambientais, não foram observadas variações na espessura da rizoderme de setária neste trabalho. Ferrer et al. (2004) observaram redução na espessura da rizoderme de *Zea mays* L., cv. Saracura, quando submetido somente à inundação, atribuindo este efeito à adaptação desta cultivar a ambientes com BDO. Silva (1999) observou uma redução no número de camadas de células na epiderme radicular de *Setaria anceps* submetida às condições de BDA e BDO, no entanto, não foi realizada medição da espessura dessas camadas.

A espessura da exoderme das plantas de setária submetidas aos tratamentos conduzidos sob BDA e BDO foi menor que a espessura das plantas dos tratamentos controle (Tabelas 9 e 10). Resultado semelhante foi encontrado em plantas de paspalo, conduzidas sob BDO (Tabela 12). Diferentemente do observado em paspalo, que tinha de duas a três camadas de células exodérmicas com paredes bem espessas (Figura 9), observou-se, em setária, apenas uma camada exodérmica com paredes muito delgadas (Figura 8).

Uma maior espessura e ou compactação da exoderme pode significar um aumento na proteção da planta submetida a BDA contra o ataque de organismos do solo às suas raízes (Peterson, 1992) e ainda pode proteger as células do córtex contra dessecação e morte (Sharp & Davies, 1985). Em condições de solos inundados, uma maior compactação da exoderme pode proteger as células do córtex contra um colapso proveniente da pressão hidrostática nas raízes submersas e é também necessária, por meio de atuação mecânica, à formação de aerênquima (Seago & Marsh, 1989). As alterações na espessura de tecido

exodérmico, assim como endodérmico, em poáceas submetidas a diferentes regimes hídricos são muito variáveis. Baruch & Mérida (1995) observaram uma diminuição na espessura da exoderme em plantas de *Echinochloa polystachya* Rojas submetidas às condições de déficit hídrico e inundação, ao mesmo tempo em que houve aumento desse tecido somente em condições de déficit hídrico em *Hyparrhenia rufa* Stapf e em condições de inundação, em *Brachiaria mutica* Stapf.

Pode ser observado, nas Figuras 8E, 8F e 9E, que, aparentemente, as raízes das plantas dos tratamentos com BDA e com inundação total (IT) têm ou uma quantidade maior de fibras ou mesmo uma maior deposição de lignina em suas fibras, se comparadas às plantas dos demais tratamentos. As alterações em tecidos que contêm suberina e ou lignina, como a exoderme, endoderme e fibras, variam as suas espessuras, quando submetidos a diferentes estresses, em função de uma maior ou menor deposição desses compostos químicos nas paredes celulares de suas células ou pelo aumento no número de células nesses tecidos. Núñez-Elisea et al. (1999) observaram que o aumento de tecidos lignificados, como fibras e células xilêmicas, ocorreu com mais frequência em espécies de *Annona*, em função de um maior espessamento de parede celular do que o aumento no número de células. Esse espessamento é muito variável entre espécies, quando submetidas às condições de déficit hídrico ou inundação (Baruch & Mérida, 1995; Núñez-Elisea et al., 1999; Vasellati et al., 2001).

Nas duas espécies estudadas, houve diminuição da espessura do córtex radicular em plantas submetidas às condições de BDA (Tabelas 9 e 11). Em condições de BDO, houve redução da espessura do córtex radicular de setária (Tabela 10) e aumento em plantas de paspalo (Tabela 12). Por meio da Figuras 8A e 9A observa-se a presença de aerênquima constitutivo nas duas espécies, visto sua ocorrência em plantas do tratamento controle. Tanto as condições de

BDA quanto as condições de BDO induziram ao aumento dos aerênquimas nos córtex de setária e paspalo (Figuras 8B, 8C, 9B e 9C).

A diminuição da espessura do córtex em plantas submetidas à BDA, associada à formação de aerênquimas, pode favorecer uma maior prevenção de perda de água da planta para o solo, uma vez que este tem diminuído o seu potencial hídrico abaixo do potencial hídrico da raiz (Huck et al., 1970). Em algumas espécies, a espessura do córtex varia em decorrência da diminuição do potencial hídrico da raiz que, por sua vez, conduz a uma contração das células corticais provocada pela diminuição do volume celular (Huang & Fry, 1998). Apesar da diminuição na seção cortical de raízes submetidas à BDA ser comum, a formação de aerênquima nessas condições é variável entre espécies. Baruch & Mérida (1995) citam o ácido abscísico como o hormônio associado ao desenvolvimento de aerênquima em raízes submetidas às condições de BDA. Estes autores, estudando o efeito do déficit hídrico em quatro espécies de poácea, observaram que apenas em uma espécie, *Hyparrhenia rufa* Stapf, houve aumento do percentual de aerênquima nas condições de BDA, enquanto que em *Echinochloa polystachya* Rojas, *Andropogon gayanus* Kunth e *Brachiaria mutica* Satpf houve ou diminuição desse percentual ou este se manteve igual às plantas do tratamento controle.

Notou-se uma formação adicional de aerênquima em setária e paspalo, estudados neste trabalho, quando submetidos à inundação (Figuras 8A, 8C, 9A e 9C). O aparecimento ou o aumento da proporção de aerênquima em raízes ou mesmo em folhas de plantas inundadas são tidos como uma resposta adaptativa comum de muitas espécies de plantas à anoxia. Nestas condições, o aerênquima tem um importante papel na difusão do O₂ oriundo da atmosfera ou do processo fotossintético, da parte aérea da planta para as raízes, na tentativa de manter a respiração aeróbica do vegetal (Baruch & Mérida, 1995).

Em condições hipóxicas, a formação de aerênquima em plantas está associada ao aumento da concentração de etileno (Drew et al., 1979). No entanto, em condições de hipoxia severa ou anoxia, há inibição do desenvolvimento de aerênquima (Saab & Sachs, 1996) e, mesmo se adicionando etileno no meio, oriundo de uma fonte exógena, não há indução de *lise* celular para a formação de aerênquima (Jackson et al., 1985). Isto sugere que células anóxicas podem ser deficientes na transdução do etileno ou na indução de enzimas-chave para o desenvolvimento de aerênquima. Sabe-se que o desenvolvimento de aerênquimas é precedido pela degradação de parede celular, bem como de organelas celulares, como as mitocôndrias (Campbell & Drew, 1983). Isso indica que o seu desenvolvimento envolve uma ativação coordenada de enzimas hidrolíticas e degradativas atuando sobre a parede celular e organelas (Saab & Sachs, 1996).

Espécies originárias de ambientes frequentemente inundados têm uma proporção maior de aerênquimas do que as espécies originárias de ambientes que raramente ou nunca são inundados. Adicionalmente, espécies que têm origem em ambientes inundados têm uma maior habilidade em aumentar a proporção de aerênquima quando inundadas (Justin & Armstrong, 1987). Estas evidências sugerem o valor adaptativo da presença de aerênquima constitutivo ou da habilidade de sua formação em raízes de plantas submetidas às condições de inundação. Uma formação adicional de aerênquima em raízes de poáceas submetidas somente à inundação foi observada em *Brachiaria mutica* Stapf (Baruch & Mérida, 1995) e em *Paspalum dilatatum* Poir (Vasellati et al., 2001).

Em setária, o diâmetro do metaxilema foi menor somente em raízes de plantas submetidas à inundação do sistema radicular (ISR) (Tabela 10). Em paspalo, raízes de plantas de todos os tratamentos conduzidos sob BDA ou BDO tiveram redução no diâmetro do metaxilema em relação às plantas dos tratamentos controle (Tabelas 11 e 12).

A redução no diâmetro do metaxilema é uma resposta comum em plantas submetidas a condições de estresse, principalmente com deficiência hídrica, podendo favorecer uma maior resistência ao fluxo de água na planta (Passioura, 1982). De acordo com Atkinson & Taylor (1996), um importante aspecto de resposta de plantas ao déficit hídrico é que à medida que a disponibilidade de água no solo declina, a tensão hidráulica ao longo do contínuo solo-planta-atmosfera aumenta até níveis em que a continuidade da coluna de água no xilema é interrompida por cavitação e o transporte de água é reduzido ou interrompido. A condutividade do xilema é determinada pela estrutura e tamanho dos vasos (Schultz & Matthews, 1993). Elementos de vaso com diâmetro mais largo são mais propensos à cavitação do que os elementos de vaso com diâmetro mais estreito (Carlquist, 1988). No entanto, há uma distância temporal entre a modificação da estrutura dos elementos de vaso e das condições que podem levar ao embolismo nos vasos, uma vez que as modificações no diâmetro dos vasos é um processo lento e dependente do crescimento vegetal, enquanto que o embolismo pode ser formado num tempo relativamente curto (Yang & Tyree, 1992).

Apesar do estreitamento do metaxilema favorecer a adaptabilidade das plantas submetidas às condições de deficiência hídrica, observou-se, neste trabalho, que houve diminuição do metaxilema em raízes de setaria e paspalo (Tabelas 10 e 12) e folhas de paspalo (Tabela 8) também em plantas submetidas à inundação. Isso possivelmente ocorreu devido a um reflexo comum das plantas aos diferentes estresses, uma vez que muitas respostas adaptativas na anatomia de plantas são semelhantes às diferentes situações de estresse ambiental.

As diferenças no diâmetro dos vasos têm um valor adaptativo, uma vez que espécies originárias de ambientes secos têm vasos mais estreitos que espécies originárias de ambientes úmidos (Carlquist, 1988). Da mesma forma como observado neste trabalho, vários autores observaram a diminuição no

diâmetro do metaxilema em plantas sob déficit hídrico (Lovisolo & Schubert, 1998; Nascimento, 2003; Vasellati et al., 2001).

TABELA 9. Espessura (μm) de células e tecidos radiculares de *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de água. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	Rizoderme	Exoderme	Córtex	Metaxilema
C	23 a	33 a	307 a	77 a
BDA	24 a	32 ab	228 c	75 a

C: controle; BDA: plantas sob baixa disponibilidade de água. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 10. Espessura (μm) de células e tecidos radiculares de *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	Rizoderme	Exoderme	Córtex	Metaxilema
C2	23 a	35 a	393 a	86 a
SRI	24 a	29 b	342 b	70 b
IT	22 a	27 b	263 d	87 a

C: controle; SRI: com inundação do sistema radicular das plantas; IT: com inundação total das plantas. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

TABELA 11. Espessura (μm) de células e tecidos radiculares de *Paspalum paniculatum* submetido às condições de baixa disponibilidade de água. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	Rizoderme	Exoderme	Córtex	Metaxilema
C	52 a	20 a	521 a	73 a
BDA	51 a	20 a	389 b	63 b

C: controle; BDA: plantas sob baixa disponibilidade de água. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

Tabela 12. Espessura (μm) de células e tecidos radiculares de *Paspalum paniculatum* submetido às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. UFLA, Lavras, MG. 2005.

Tratamento	Rizoderme	Exoderme	Córtex	Metaxilema
C	68 a	40 a	356 c	75 a
SRI	49 b	25 b	723 a	63 c
IT	53 b	24 b	709 a	68 bc

C: controle; SRI: com inundação do sistema radicular das plantas; IT: com inundação total das plantas. Médias seguidas da mesma letra, na coluna, não diferem entre si, pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.

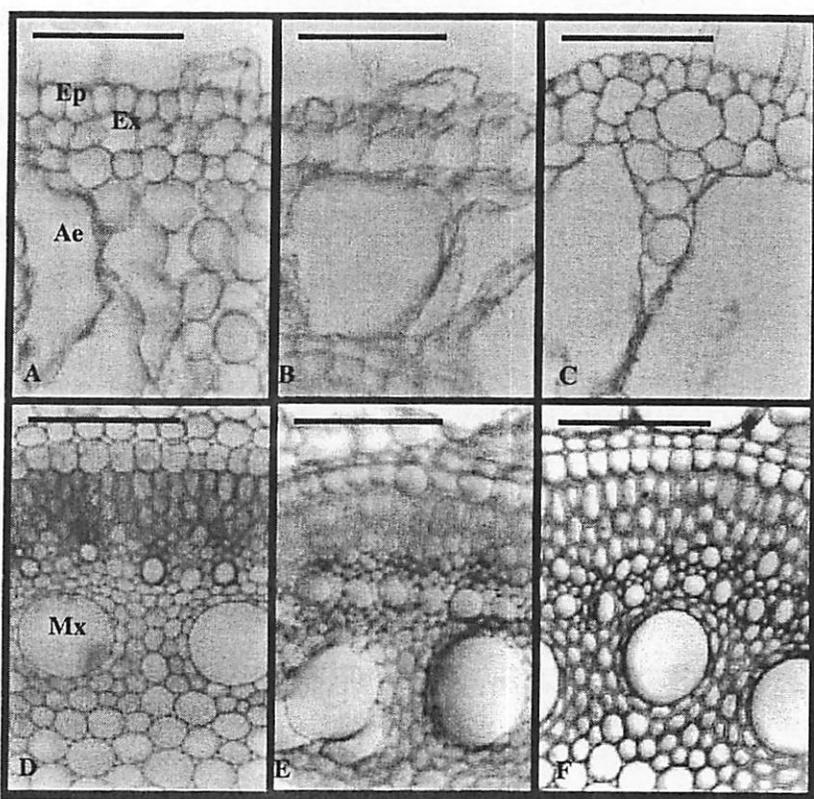


FIGURA 8. Seções transversais da rizoderme e córtex (A, B, C) e do cilindro vascular de raízes (D, E, F) de *Setaria anceps* submetida a três regimes hídricos. A e D: controle; B e E: plantas sob baixa disponibilidade de água; C e F: plantas totalmente inundadas. Ep: epiderme; Ex: exoderme; Ae: aerênquima; Mx: metaxilema. Barras: 100 μm . UFLA, Lavras, MG, 2005.

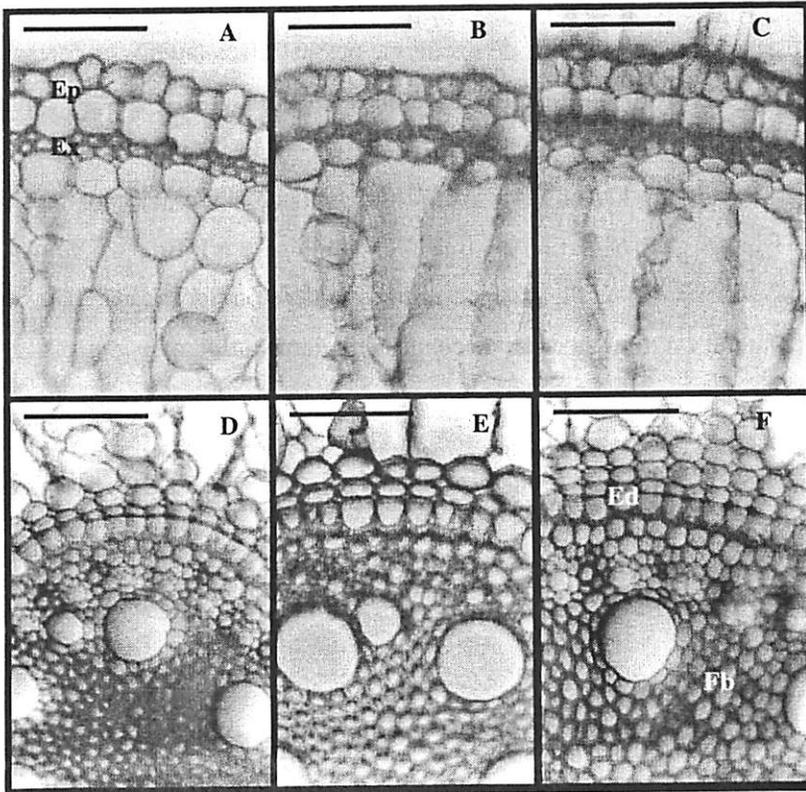
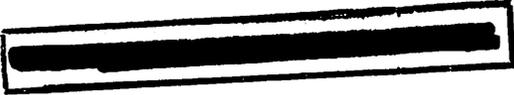


FIGURA 9. Seções transversais da rizoderme e córtex (A, B, C) e do cilindro vascular de raízes (D, E, F) de *Paspalum paniculatum* submetido a três regimes hídricos. A e D: controle; B e E: plantas sob baixa disponibilidade de água; C e F: plantas totalmente inundadas. Ep: epiderme; Ex: exoderme; Ed: endoderme; Fb: fibra. Barras: 100µm. UFLA, Lavras, MG, 2005.

Apesar das raízes de *Setaria anceps* terem uma exoderme muito delgada, aparentemente, esta exoderme, assim como em *Paspalum paniculatum*, foi capaz de interromper a saída de algumas raízes laterais para o solo (Figura 10). A presença de pequenas raízes laterais com alto grau de diferenciação junto ao tecido exodérmico evidencia a atuação desse tecido como uma barreira mecânica à saída dessas raízes para o meio externo. Nas Figuras 10A e 10E, é possível notar a origem pericíclica dessas raízes laterais que, ao final do tecido



cortical, chegando à epiderme, aparecem com alto grau de diferenciação, tanto em setária quanto em paspalo. Ainda em estágios iniciais de desenvolvimento foi possível notar a presença de exoderme nessas raízes laterais em crescimento (Figuras 10C e 10F), assim como a presença de aerênquima e tecidos condutores diferenciados (Figura 10F).

Na Figura 11, observa-se um alto grau de diferenciação, mesmo nas raízes laterais que romperam a camada exodérmica em *Paspalum paniculatum*. É possível observar, na Figura 11C, a suberização e ou lignificação da exoderme da raiz lateral e a diferenciação de células do xilema e floema.

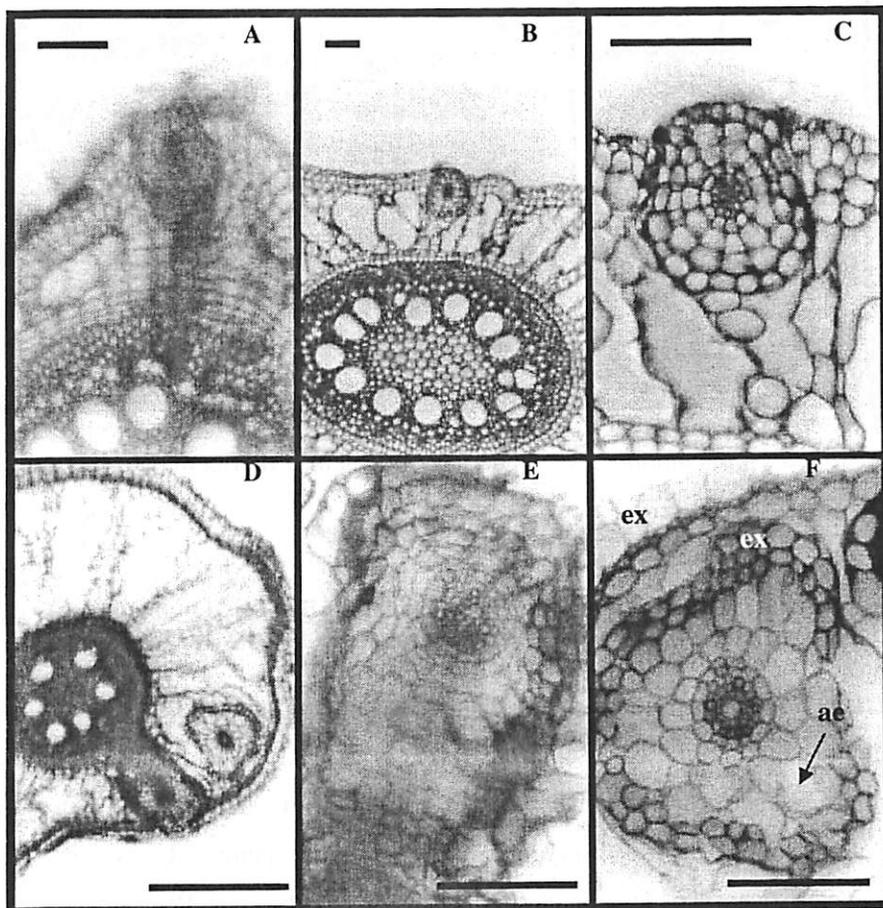


FIGURA 10. Detalhes da diferenciação e bloqueio da extrusão de raízes laterais em *Setaria anceps* (A, B, C) e *Paspalum paniculatum* (D, E, F). ae: aerênquima; ex: exoderme. Barras: 100 μ m. UFLA, Lavras, MG, 2005.

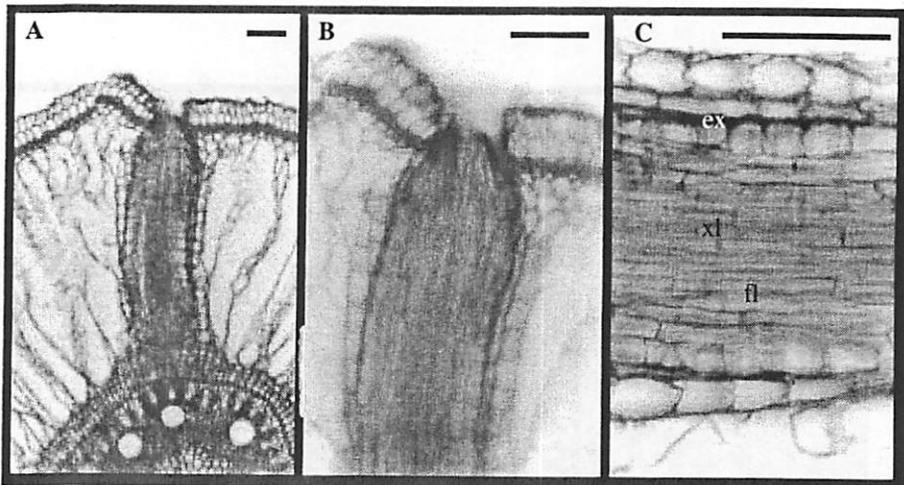


FIGURA 11. Detalhes da diferenciação e extrusão de raízes laterais em *Paspalum paniculatum*. ex: exoderme; xl: xilema; fl: floema. Barras: 100 μ m. UFLA, Lavras, MG, 2005.

Tanto em setária quanto em paspalo houve ocorrência de raízes adventícias ao final do período experimental de BDO. No entanto, essas raízes somente ocorreram no tratamento com o sistema radicular inundado (SRI). As raízes adventícias eram bem distintas das demais por sua cor esbranquiçada, contrastando com a cor escura das raízes originais, apresentavam um diâmetro muito superior às demais, não apresentavam ramificações e tinham pouquíssimos pêlos absorventes. Exceto para pêlos absorventes, essas características são semelhantes àquelas encontradas por Pelacani (1993) ao estudar o comportamento de espécies arbóreas e arbustivas submetidas à inundação.

A formação de raízes adventícias, assim como aerênquima e lenticelas, em diferentes espécies submetidas às condições de BDO, está associada ao aumento na produção de etileno em resposta ao metabolismo anaeróbico e é considerada uma estratégia de tolerância à baixa disponibilidade de oxigênio (Kawase, 1981; Newsome et al., 1982). As raízes adventícias podem contribuir para uma maior absorção de água e nutrientes da solução do solo, em resposta à

ineficiência da atividade das raízes originais e, pela maior oxigenação dos locais superficiais onde se desenvolvem (Tang & Kozlowski, 1984), ainda oxidam a rizosfera e transformam algumas toxinas próprias do solo em compostos menos prejudiciais (Hook & Brown, 1973), aumentando o suprimento de giberelinas e citocininas sintetizadas nas raízes para as folhas (Reid & Bradford, 1984).

É possível que as modificações observadas neste trabalho quanto às diferenças na espessura de córtex e metaxilema em raízes de setária, entre os tratamentos com o sistema radicular inundado (SRI) e plantas inteiramente inundadas (IT), assim como a formação de raízes adventícias somente em plantas do tratamento com o sistema radicular inundado, estejam associadas à dificuldade das plantas inteiramente inundadas na eliminação de substâncias tóxicas voláteis produzidas pelo metabolismo anaeróbico para o meio externo. Estas observações ainda podem ser estendidas às diferenças encontradas em plantas dos tratamentos SRI e IT quanto ao diâmetro do metaxilema em folhas de setária e paspalo e também à espessura de tecido fibroso em folhas de paspalo.

Estruturas como lenticelas hipertrofiadas em caules, aerênquima em raízes e folhas, raízes adventícias ou mesmo diferenças quanto ao seu geotropismo ocorrentes em plantas inundadas geralmente estão associadas à manutenção do suprimento de oxigênio na planta. No entanto, essas estruturas podem atuar como um meio de escape de substâncias tóxicas produzidas pelo metabolismo anaeróbico das plantas e pode, dessa maneira, contribuir ainda mais para a adaptação de plantas a ambientes inundados. Kawase (1981) e Newsome et al. (1982) observaram que, em algumas espécies tolerantes à inundação, as lenticelas não só mantinham a aeração interna dos tecidos, como também auxiliavam na eliminação de componentes tóxicos produzidos anaerobicamente, como o etanol, etileno e acetaldeído.

4.2 Características biofísicas

Aos cinco dias sob BDA observou-se nas plantas das duas espécies estudadas, uma significativa diminuição na condutância estomática (g_s) quando comparadas às do tratamento controle (Figuras 12 e 13). Aos onze dias sob BDA, observou-se uma menor diferença de condutância estomática entre plantas dos tratamentos controle e com BDA, uma vez que também houve diminuição da g_s em plantas do tratamento controle. No entanto, esse comportamento da condutância estomática não foi estreitamente acompanhado pela fotossíntese (A), a qual caiu bruscamente no tratamento com BDA, aos onze dias de tratamento (Figuras 12 e 13), comportamento este, no entanto, associado à diminuição do potencial hídrico foliar (Ψ), como observado nas Figuras 14 e 15.

Em setária, apesar da maior diferença na g_s entre tratamentos com BDA e controle ser observada aos cinco dias de tratamento, a transpiração (E) foi significativamente menor aos onze dias de tratamento com BDA quando comparado ao tratamento controle (Figura 12), tal qual o Ψ e A , diferentemente do que ocorreu em paspalo. Não se observaram nesta espécie diferenças significativas de E entre tratamentos seco e controle em nenhuma avaliação do período de BDA (Figura 13).

Apenas a segunda avaliação, feita no período experimental com BDO, aos 18 dias após indução do tratamento (DAIT), destacou-se das demais, pelo aumento da condutância estomática nas duas espécies estudadas (Figuras 12 e 13), o que pode estar associado a uma maior umidade relativa do ar na data desta avaliação (Figura 2). Esse aumento na condutância estomática foi acompanhado pelo aumento na transpiração de plantas do tratamento com BDO nas duas espécies estudadas (Figuras 12 e 13). Com exceção do tratamento controle em setária, na quarta avaliação do período experimental sob BDO, aos 49 DAIT, que significativamente teve valor de g_s maior que o do tratamento inundado, não

se observaram diferenças significativas entre o tratamento com BDO e controle durante o período experimental de inundação em nenhuma das duas espécies quanto a este parâmetro. O aumento de g_s do tratamento controle aos 49 DAIT em setária foi também acompanhado por aumento de transpiração (Figura 12).

Plantas de setária submetidas à BDA, quando inundadas, recuperaram seus valores de fotossíntese, atingindo taxas maiores até mesmo que plantas do tratamento controle na primeira avaliação após inundação, aos 11 DAIT sob BDO (Figura 12); no entanto, esses valores decaíram e foram significativamente menores aos 37 DAIT (Figura 12). Apesar do aumento nas taxas fotossintéticas em plantas de paspalo aos serem inundadas, não foram observadas diferenças significativas em suas taxas fotossintéticas nas três últimas avaliações quando comparadas às plantas do tratamento controle (Figura 13). Houve uma tendência de diminuição das taxas fotossintéticas ao longo do período de BDO, mesmo nas plantas do tratamento controle após 18 DAIT nas duas espécies (Figuras 12 e 13).

Observou-se, em setária, que, nas três primeiras avaliações após inundação, os valores de Ψ foram significativamente maiores em plantas inundadas que aqueles encontrados em plantas do tratamento controle (Figura 14). Este comportamento não foi observado em plantas de paspalo.

Não houve variação entre tratamentos da relação F_v/F_m em nenhuma das duas espécies estudadas nem quando submetidas à BDA e nem quando submetidas à BDO (Figuras 14 e 15).

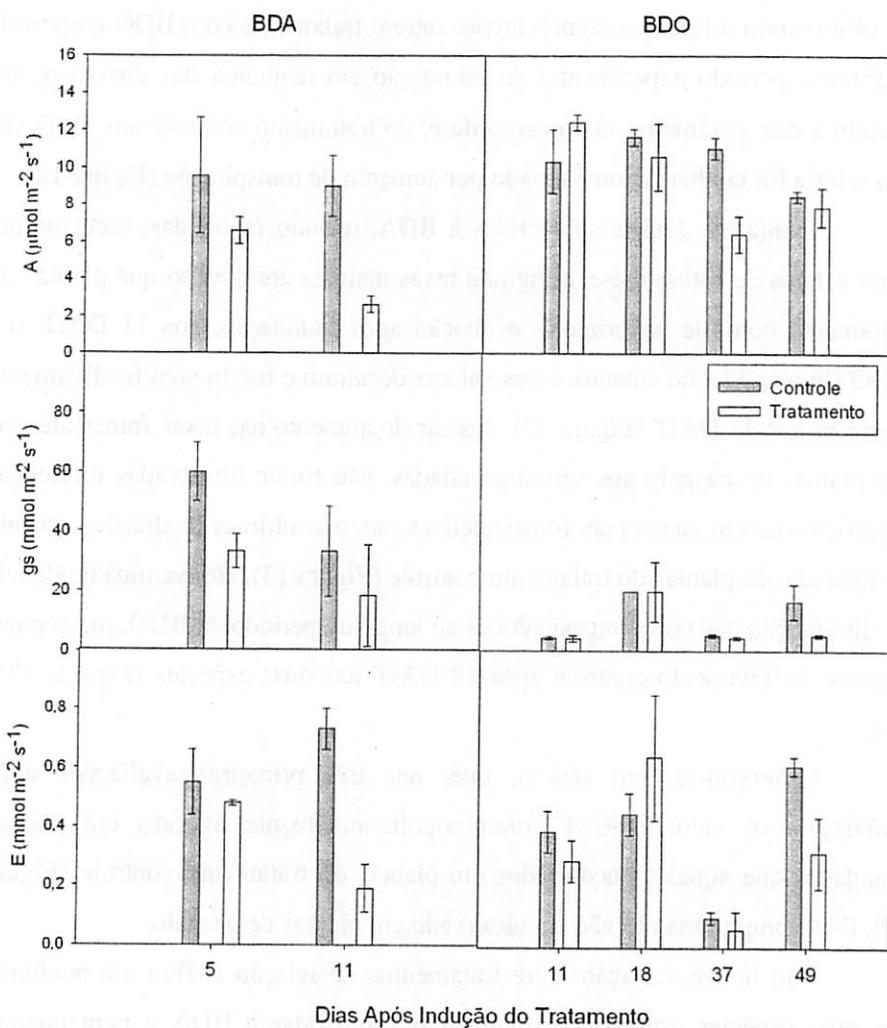


FIGURA 12. Fotossíntese (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E) em *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de água (BDA) e oxigênio (BDO). As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

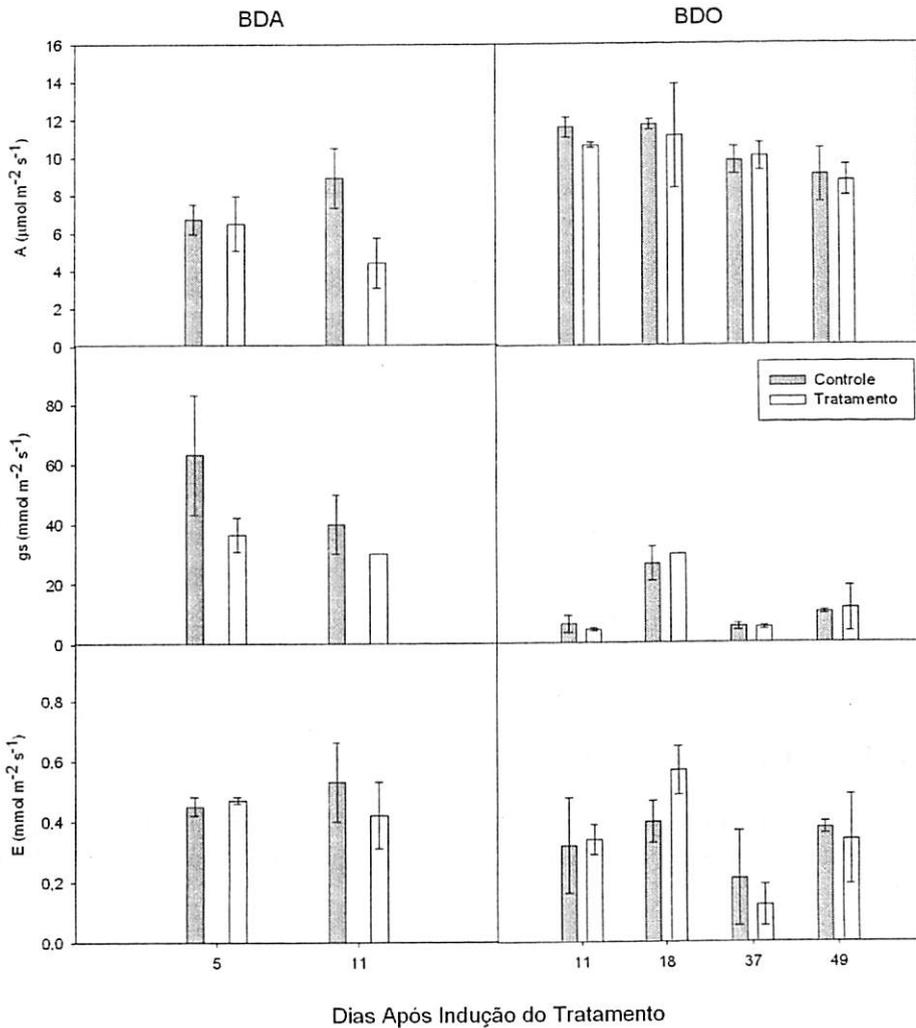


FIGURA 13. Fotossíntese (A), condutância estomática (gs) e transpiração (E) em *Paspalum paniculatum* submetida às condições de baixa disponibilidade de água (BDA) e oxigênio (BDO). As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

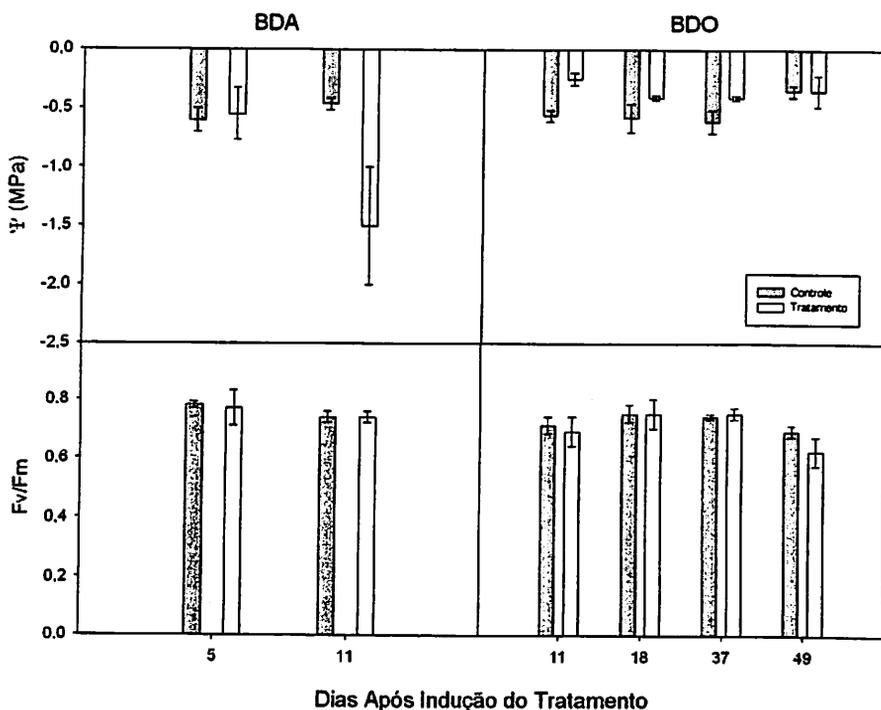


FIGURA 14. Potencial hídrico foliar (Ψ) antes do amanhecer e eficiência fotoquímica do fotossistema II (F_v/F_m) em *Setaria anceps* submetida às condições de baixa disponibilidade de água (BDA) e oxigênio (BDO). As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

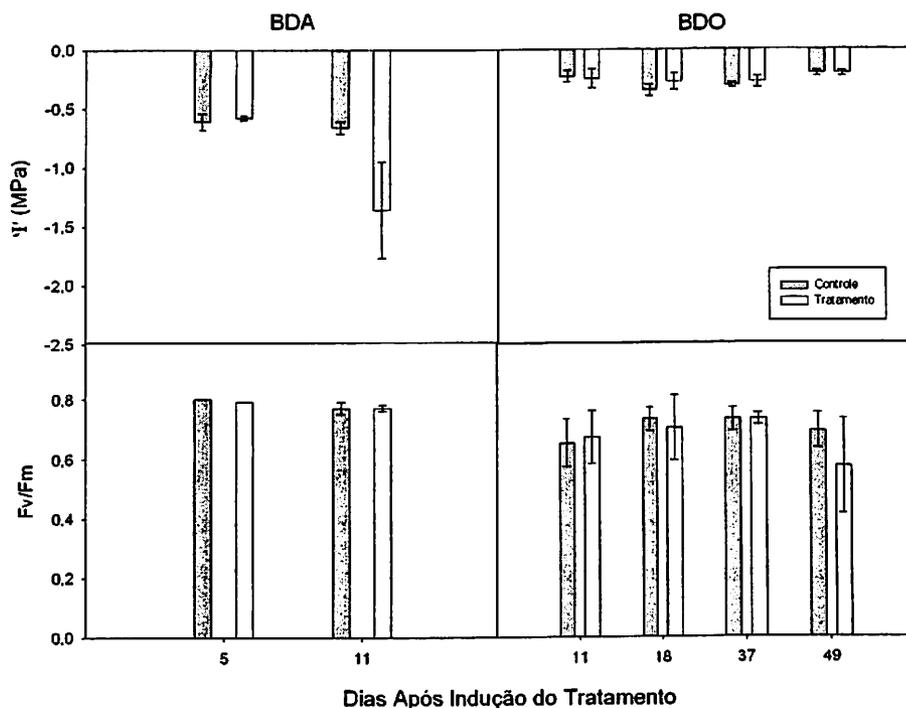


FIGURA 15. Potencial hídrico foliar (Ψ) antes do amanhecer e eficiência fotoquímica do fotossistema II (Fv/Fm) em *Paspalum paniculatum* submetida às condições de baixa disponibilidade de água (BDA) e oxigênio (BDO). As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

A diminuição da condutância estomática observada neste trabalho, em condições de BDA, possivelmente está associada a um aumento da concentração de ácido abscísico (ABA) atuando como um sinalizador químico. É comum, em condições de deficiência hídrica, mesmo que moderada, o desencadeamento de uma maior síntese de ácido abscísico nas raízes que, por sua vez, por meio de translocação via corrente transpiratória às folhas, provoca nestas o fechamento de seus estômatos. Além disso, ainda há liberação do ABA armazenado em cloroplastídeos para o apoplasto do mesófilo, contribuindo ainda mais para o desencadeamento do fechamento estomático (Taiz & Zeiger, 2004). Além do

aumento da concentração de ABA na seiva do xilema, originada pelo contato de raízes com solo seco, Stoll et al. (2000) ainda observaram aumento de pH na seiva de xilema, que também é conhecido como promotor do fechamento estomático sob condições de déficit hídrico (Davies et al., 2000).

Além do ABA, o aumento da resistência estomática em plantas sob BDO tem sido atribuído também ao aumento na concentração interna de etileno e citocininas, atuando como desencadeadores do fechamento estomático (Else et al., 1996; Jackson & Hall, 1987; Pallas & Kays, 1982). No entanto, neste trabalho foi observado que a baixa condutância estomática das plantas submetidas à BDO foi similar à condutância das plantas do tratamento controle nas duas espécies estudadas, com única exceção aos 49 DAIT em setária (Figura 12), indicando assim um efeito nulo do tratamento ou a presença de algum outro fator que sobrepujasse o efeito isolado de fatores exclusivos causados pela inundação. É possível que este resultado esteja associado ao comportamento térmico durante o período experimental de BDO, o qual encontrava-se com temperaturas médias e amplitude térmica relativamente baixas (Figura 2). Plantas C₄, reconhecidamente, necessitam de uma temperatura ótima à fotossíntese líquida acima de 30°C. De acordo com Leegood (1995) e Wang (1982), a exposição de plantas termófilas a baixas temperaturas, entre 0°C e 10°C, causa redução na taxa fotossintética em decorrência do fechamento estomático ou outros fatores como os bioquímicos. Em várias espécies, a fotossíntese tem sido menor em decorrência da diminuição da condutância estomática quando expostas ao frio, como *Phaseolus vulgaris* L (Siebeneichler et al., 1998), *Helianthus annuus* L. (Paul et al., 1991) e *Saccharum officinarum* L. (Grantz, 1989).

A ausência de efeito da hipoxia sobre a condutância estomática, em comparação com as plantas do tratamento controle, em setária e paspalo (Figuras 12 e 13), pode ser um indicativo de tolerância destas espécies a ambientes com

baixa pressão de oxigênio. Youssef & Saenger (1998) citam que somente um pequeno efeito do alagamento tem sido observado sobre a condutância estomática em condições de estresse gasoso, especialmente em plantas tolerantes a esse tipo de estresse. Baixo ou nenhum efeito do alagamento sobre a condutância estomática de plantas expostas somente às condições de BDO foram observados por Ishida (1998) em *Setaria anceps* Stapf ex. Massey e *Paspalum repens* Berg, Tribuzy (1998) em *Inga vera* Wild e por Baruch (1994) em *Brachiaria mutica* Stapf e *Echinochloa polystachya* Rojas.

Em condições de BDO, a transpiração teve um comportamento mais similar à condutância estomática que em condições de BDA, nas duas espécies e, inclusive, com relação ao baixo efeito do tratamento, como observado para g_s .

A diminuição das taxas fotossintéticas em setária e paspalo no tratamento sob BDA (Figuras 12 e 13) pode estar associada à diminuição da condutância estomática (Kaiser, 1987; Swith & Griffiths, 1993). No entanto, ainda é muito discutida a atuação de efeitos estomáticos e não-estomáticos associados à queda nas taxas fotossintéticas em plantas submetidas a estresse hídrico (Chaves et al., 2003, Lawlor, 2003).

Em condições de estresse hídrico moderado, o aparato fotossintético não é danificado continuando a funcionar graças à ligação com a fotorrespiração (Brestic et al., 1995) e ainda pode contar com uma maior eficiência no uso (EUA) da água em algumas plantas. No entanto, em estresse hídrico severo, as plantas tanto diminuem sua EUA como também podem apresentar uma perda da capacidade fotossintética em decorrência de uma menor atividade da rubisco (Brodribb, 1996; Medina et al., 1999).

Neste trabalho foi observado um acompanhamento entre a diminuição nas taxas fotossintéticas e a diminuição do potencial hídrico foliar das duas espécies quando submetidas às condições de BDA (Figuras 12, 13, 14 e 15). Segundo Chartzoulakis et al. (2002), um baixo potencial hídrico pode prejudicar

a fotossíntese devido ao prejuízo causado ao transporte de elétrons e à fosforilação oxidativa. Um baixo Ψ ainda pode estar relacionado à diminuição de atividades enzimáticas envolvidas no processo de fixação de CO_2 (Brodribb, 1996). Quedas nas taxas fotossintéticas relacionadas à queda de Ψ foi observada em citros por Machado et al. (1999) e em espécies de *Nothofagus* por Sun et al. (1995).

Não foi observada, neste trabalho, uma relação direta entre g_s e Ψ e g_s e A em condições de BDO (Figuras 12, 13, 14 e 15). Apesar da diminuição dos valores de g_s nas plantas durante o período de BDO, houve, ao mesmo tempo, aumento do potencial hídrico foliar e dos valores das taxas fotossintéticas. Esta alta A , por si só, já é um importante parâmetro de avaliação da capacidade de tolerância de plantas ao alagamento (Sena Gomes & Kozlowski, 1980) e, ainda, associada a uma baixa g_s , como visto em setária e paspalo neste estudo, evidencia ainda mais a alta tolerância destas espécies às condições de BDO.

Alguns fatores podem estar envolvidos nessa baixa relação entre A e g_s , como a alteração na concentração interna de CO_2 , que é aumentada como efeito de uma maior produção de etileno em condições de hipoxia (Pallas & Kays, 1982) e também a plasticidade anatômica foliar, que é conhecida, em condições de deficiência hídrica, como um fator importante na manutenção da fotossíntese, mesmo quando a planta apresenta baixa g_s (Chartzoulakis et al., 1999).

A progressiva diminuição da A observada nas duas espécies após os 18 DAIT sob BDO pode estar associada às diferentes alterações ocorridas quando as plantas são expostas à inundação, como prejuízo na atividade das enzimas de fixação e redução do carbono (Quick et al., 1989), alterações metabólicas (Liau & Lin, 1994), disponibilidade nutritiva do meio, capacidade de eliminação de substâncias como o etileno e ácido abscísico, quando produzidos em quantidade inadequada (Crawford & Braendle, 1996), senescência foliar e diminuição da concentração de clorofila (Akilan et al., 1997; Kozlowski & Pallardy, 1984).

A falta de variação na relação Fv/Fm (Figuras 14 e 15) é um indicativo de que a eficiência fotossintética do fotossistema II não foi influenciada pelas condições de BDA e BDO às quais as plantas foram submetidas neste trabalho. Essa manutenção do fotossistema II, diferentemente do que ocorre com outras espécies, inclusive de poáceas, que têm sua eficiência diminuída em condições de BDA, como observado por Heckathorn et al. (1997), ou mesmo espécies de outras famílias, quando submetidas à BDO, como observado por Tribuzy (1998), é um indicativo de adaptabilidade destas espécies às condições a que foram submetidas. Em estudo realizado com *Setaria anceps* Stapf ex. Massey e *Paspalum paniculatum* L., em condições de BDA por Silva et al. (2001), também não foi observada variação na relação Fv/Fm.

4.3 Características bioquímicas

Pouca variação foi observada no conteúdo de proteínas solúveis nas raízes das duas espécies entre os tratamentos, no entanto, observa-se nas folhas de setária uma grande variação dos teores protéicos entre plantas dos diferentes tratamentos (Figura 16).

Em folhas de setária houve um crescente e significativo acúmulo de proteínas nas plantas do tratamento com inundação do sistema radicular (SRI) e plantas com inundação total (IT), respectivamente, em relação ao seu controle (C2), enquanto que, em paspalo, isso ocorreu apenas em plantas do tratamento com IT. Em relação ao tratamento com BDA, não irrigado (NI), ocorreu um acúmulo de proteínas em folhas de paspalo, quando comparado ao seu controle (C1), enquanto que ocorreu um decréscimo em folhas de setária (Figura 16).

Da mesma forma que ocorreu um aumento no teor de proteínas solúveis em folhas de plantas submetidas à BDO, também ocorreu um aumento significativo de aminoácidos em folhas de setária e paspalo (Figura 17) quando submetidas à inundação total (IT), assim como também ocorreu em raízes de paspalo em plantas do tratamento com IT. No período experimental de BDA observou-se um aumento significativo de aminoácidos em folhas de paspalo submetidas ao tratamento com BDA em relação ao seu controle (C1).

Apesar do metabolismo de proteínas e aminoácidos ser reconhecidamente limitado como resposta à BDA na maioria das espécies, o acúmulo de proteínas observado em folhas de paspalo, no tratamento com BDA, pode estar associado ao ajustamento osmótico dessa espécie, ou seja, o poder de aumentar o conteúdo líquido de solutos por célula, independente das mudanças de volume resultante da perda de água (Taiz & Zeiger, 2004). Vários genes

codificam proteínas, induzidos por estresse osmótico, como as proteínas LEA (sigla do inglês *late embryogenesis abundant*) que, apesar de suas funções não serem bem compreendidas, são proteínas hidrofílicas, que se ligam fortemente à água, podendo assim, estar associadas à capacidade de reter água e de evitar, durante a desidratação, a cristalização de importantes proteínas e outras moléculas, além de poder contribuir na estabilização de membranas (Taiz & Zeiger, 2004). Por meio dessas características, as proteínas LEA são relacionadas a uma maior tolerância de plantas contra dessecação (Baker et al., 1988). Outras proteínas comuns codificadas em condições de ajustamento osmótico são aquelas envolvidas na rota biossintética de outras biomoléculas osmorreguladoras, como por exemplo, a prolina. Silva (1999) observou uma tendência de acúmulo de proteína em folhas (+1) de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum*, em condições de BDA, assim como observado neste trabalho para *Paspalum paniculatum*.

O aumento do teor de proteínas solúveis, observado neste trabalho, nas folhas de setária nos tratamentos SRI e IT e em paspalo, no tratamento IT (Figura 16), é um indicativo de tolerância destas espécies à hipoxia. Espécies tolerantes à hipoxia conseguem manter o nível de proteínas em seus tecidos mediante a síntese de polipeptídeos anaeróbicos, os quais compensam a repressão da síntese de proteínas da via aeróbica (Sachs et al., 1996). Esses polipeptídeos atuam como izoenzimas capazes de repor enzimas originais da via aeróbica, evitando, assim, o acúmulo de etanol tóxico. Sachs & Ho (1986), verificaram que quando raízes de milho são submetidas à anoxia, a síntese de proteína cessa, exceto para a produção de 20 polipeptídeos anaeróbicos. Aumento nos teores de proteínas foram encontrados em raízes de *Inga vera* Willd, aos 85 dias de inundação total, por Cunha (2003). Tribuzy (1998) também observou efeito semelhante em folhas de *Inga vera* Willd com o sistema radicular inundado, sem, no entanto, esse efeito ter sido observado em folhas de

plantas totalmente submersas. Moraes et al. (2001) observaram que, em *Echinochloa polystachia* Rojas, *Digitaria swazilandensis* Stent, *Polygonum acuminatum* Meisn e em *Brachiaria mutica* Stapf, os teores de proteína em plantas submetidas à hipoxia foram semelhantes às plantas do tratamento controle. Ishida (1998), trabalhando com folhas de *Setaria anceps* Stapf e *Paspalum repens* Berg, não observou acúmulo de proteína solúvel aos 30 dias de inundação do sistema radicular ou inundação total da planta.

Segundo Turner (1990) e Regianni et al. (1988), o aumento na concentração de aminoácidos livres em condições de anoxia pode estar associado à degradação de proteínas, além das mudanças metabólicas dos ácidos orgânicos, em condições de anaerobiose. No entanto, observou-se, neste trabalho, que o aumento no teor de aminoácidos em folhas e raízes de plantas inteiramente inundadas de paspalo e em folhas de plantas inteiramente inundadas de setaria não indica uma interconversão de proteínas e aminoácidos, uma vez que não foi observado um comportamento oposto no acúmulo destas biomoléculas, não havendo acúmulo de uma em detrimento da diminuição da outra (Figuras 16 e 17). O aumento da concentração dos aminoácidos livres totais em condições anaeróbicas ocorre, principalmente, em função do acúmulo de prolina (Wample & Bewlwy, 1975), glicina e serina (Guinn & Brinkerhoff, 1970), apesar da diminuição nas concentrações de aminoácidos como glutamato, aspartato e glutamina (Bertani et al., 1981). O acúmulo de aminoácidos, principalmente, GABA, prolina e alanina, pode reduzir a acidificação do citoplasma como consequência da baixa disponibilidade de oxigênio da célula, tornando-se essencial para a sobrevivência das plantas (Roberts et al., 1984). O acúmulo de aminoácidos observado nas condições de hipoxia deste trabalho não foi correspondente ao encontrado por Ishida (1998) em folhas de *Setaria anceps* Stapf e *Paspalum paniculatum* L. aos 30 dias de inundação, sem que houvesse prévia exposição à BDA, uma vez que houve diminuição na concentração desta

biomoléculas. No entanto, é correspondente aos resultados encontrados para raízes de *Inga vera* quando submetidas a 45 dias de inundação total da planta (Botelho, 1996) e em raízes e folhas de *Inga vera* Willd a partir de 15 dias de inundação total (Cunha, 2003).

O aumento da concentração de aminoácidos, observado em folhas de *Paspalum paniculatum* submetidas à BDA (Figura 17) pode contribuir no ajustamento osmótico desta espécie a estas condições. De acordo Navari-Izzo et al. (1990), o aumento no teor de aminoácido livre pode contribuir para a tolerância das plantas ao déficit hídrico, por meio de um aumento no potencial osmótico e mantendo o potencial hídrico do citoplasma em equilíbrio com o potencial hídrico vacuolar. Assim como ocorre em condições de hipoxia, o acúmulo de prolina também é comum em condições de BDA em muitas plantas (Stewart, 1981). Comportamento semelhante ao encontrado neste trabalho para aminoácidos também foi observado por Silva (1999), em *Paspalum paniculatum* L., aos 12 dias sob BDA.

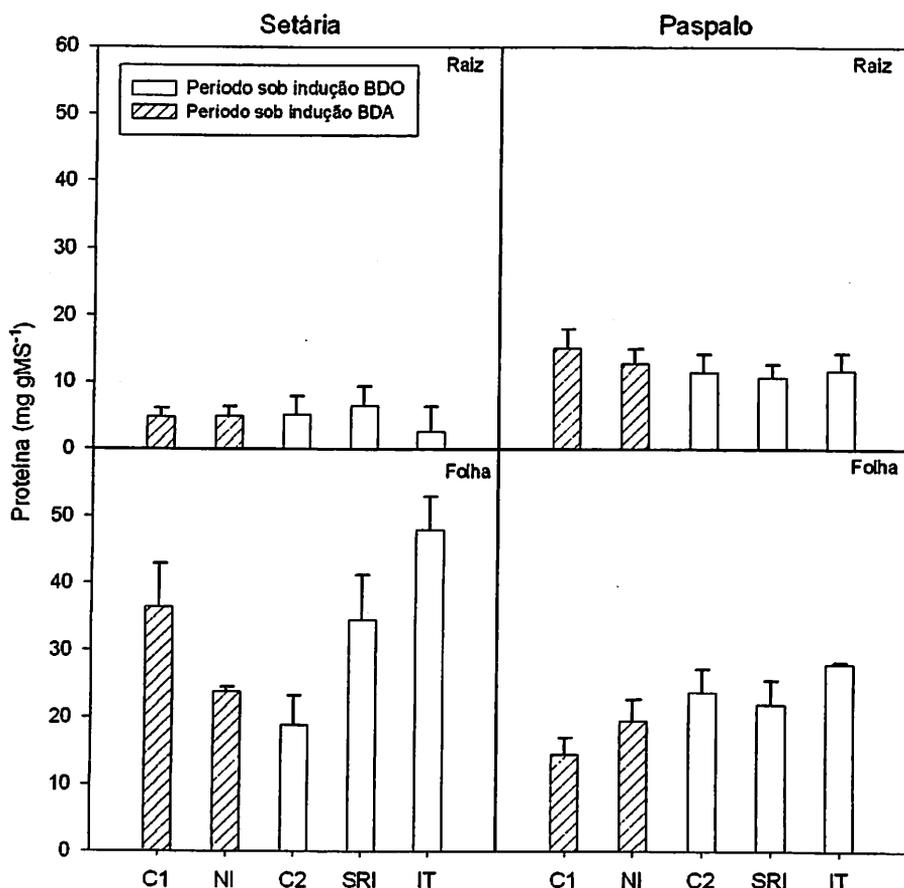


FIGURA 16. Teor de proteína em raízes e folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas a 11 dias de baixa disponibilidade de água (BDA) e 49 dias de baixa disponibilidade de oxigênio (BDO). C1: controle para BDA; NI: plantas não irrigadas; C2: controle para BDO; SRI: plantas com o sistema radicular inundado; IT: plantas submetidas à inundação total. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

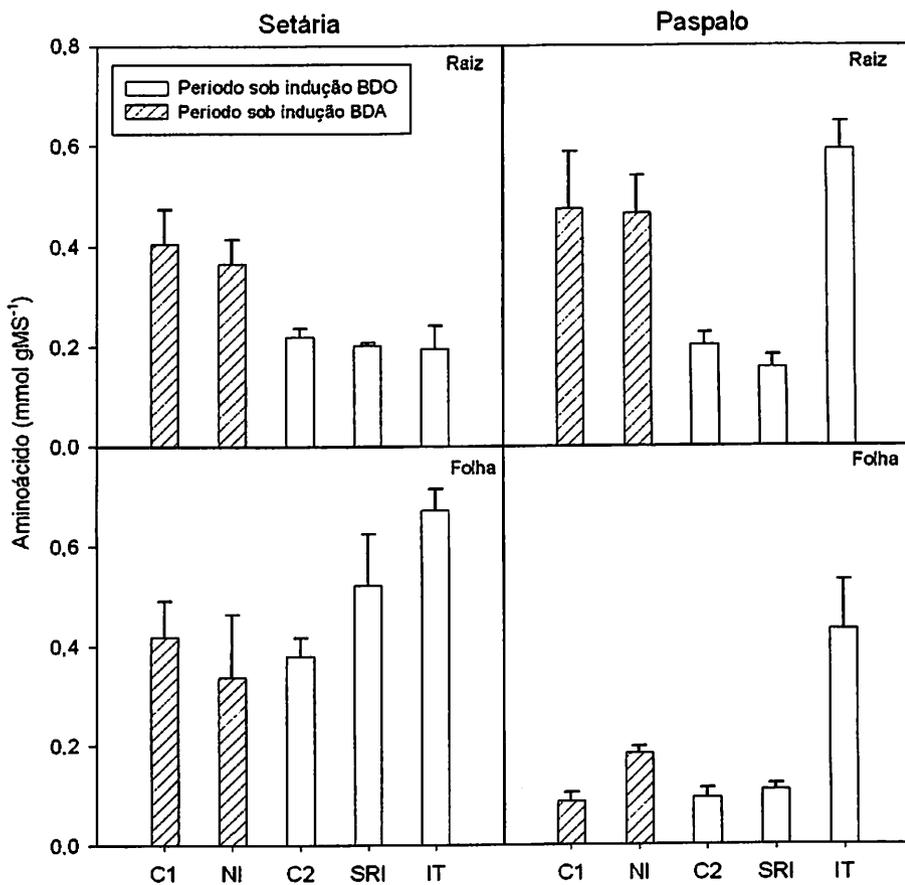


FIGURA 17. Teor de aminoácido em raízes e folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas a 11 dias de baixa disponibilidade de água (BDA) e 49 dias de baixa disponibilidade de oxigênio (BDO). C1: controle para BDA; NI: plantas não irrigadas; C2: controle para BDO; SRI: plantas com o sistema radicular inundado; IT: plantas submetidas à inundação total. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

Apesar das raízes das plantas do tratamento com sistema radicular inundado (SRI) terem um comportamento igual ao das plantas do tratamento controle, plantas das duas espécies submetidas à inundação total (IT) tiveram um aumento no teor de amido (Figura 20). Observou-se, ainda, que o teor de amido

em raízes foi muito superior àquele encontrado nas folhas, tanto em condições de BDA quanto em condições de BDO (Figura 20).

Em condições de BDA, nenhuma diferença significativa foi observada quanto aos teores de carboidratos em raízes de paspalo, no entanto, houve uma queda nos teores de AST e amido em raízes de setária submetidas à BDA em detrimento de seu controle (C1) (Figuras 18, 19 e 20).

Em folhas de setária observou-se uma redução nos teores de AST e AR, em condições de BDO, enquanto que folhas de paspalo, quando inundadas, mantiveram o nível de AST, apesar de ter havido redução de AR (Figuras 18 e 19). Tal qual ocorrido em raízes de setária, houve um significativo aumento no teor de amido nas folhas desta espécie, em plantas do tratamento IT, enquanto que, em paspalo, não ocorreram diferenças significativas entre plantas do tratamento controle (C2) e aquelas dos tratamentos inundados (ISR e IT), embora tenha ocorrido um significativo aumento do teor de amido das plantas submetidas à inundação do sistema radicular (ISR) em relação àquelas inundadas totalmente (IT) (Figura 20).

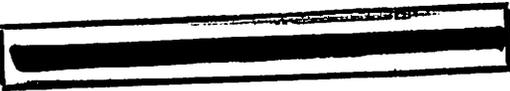
Em condições de BDA, assim como ocorreu um aumento nos teores de proteínas solúveis e aminoácidos (Figuras 16 e 17), ocorreu também um aumento nos teores de AR e AST, em folhas de paspalo submetidas à BDA (Figuras 18 e 19) comparadas às folhas de plantas do tratamento controle (C1). Contudo, ocorreu uma redução nos teores de AST, AR e amido em folhas de setária submetidas à BDA em comparação às plantas do tratamento controle (C1) (Figuras 18, 19 e 20).

A concentração de AST em folhas e raízes das duas espécies estudadas foi superior à concentração de AR, evidenciando, dessa forma, uma alta concentração nos teores de sacarose como o carboidrato presente em maior quantidade. Vários autores, como Cunha (2003), Ishida (1998) e Tribuzy (1998),

citam uma maior concentração de AST comparada à concentração de AR em plantas cultivadas sob baixa pressão de oxigênio.

O aumento nos teores de AR, associado ao aumento de aminoácidos, em folhas de paspalo submetidas às condições de BDA (Figuras 17 e 19), apesar da queda nas taxas fotossintéticas ocorridas durante este período (Figura 13), sugere uma atividade osmorregulatória desta espécie às condições BDA no solo. A diminuição na concentração de açúcares em folhas e raízes de setária, em condições de BDA, pode ser um indicativo de um baixo potencial osmorregulatório desta espécie, e possivelmente, esta diminuição está associada ao consumo dessas moléculas para a manutenção da sobrevivência, uma vez que a fotossíntese também caiu bruscamente nestas condições ambientais (Figuras 12, 18, 19 e 20). Apesar de ter havido diminuição nas concentrações de AR em folhas de setária quando submetidas à BDA, Silva (1999) observou um aumento destes açúcares em folhas (+1), as mesmas estudadas neste trabalho, em *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* e também associou esse aumento ao abaixamento do potencial hídrico do solo, sugerindo o aumento da concentração osmótica.

A diminuição nos teores de AR em folhas de setária e paspalo e de AST em folhas de setária submetidas à BDO (Figuras 18 e 19), pode ser um indicativo de tolerância destas espécies a esta condição. Isso porque, segundo Carvalho & Ishida (2002), há, comumente, um substancial acúmulo de açúcares solúveis em folhas de plantas submetidas à inundação e esse acúmulo, de acordo com Kozlowsky & Pallardy (1984), ocorre em função de uma reduzida translocação destes açúcares em plantas não-tolerantes a esta condição ambiental. Uma relação da diminuição destes açúcares em plantas inundadas, nas espécies estudadas neste trabalho, com a fotossíntese, não seria possível entre tratamentos, uma vez que as plantas do tratamento controle (C2) e com inundação do sistema radicular (ISR) tiveram a mesma tendência



comportamental quanto às oscilações nas taxas fotossintéticas durante o período experimental de inundação (Figuras 12 e 13). Ao mesmo tempo, a diminuição desses açúcares pode estar associada à produção de energia para subsidiar processos de proteção à sobrevivência momentânea das espécies, como o aumento dos teores de proteína (Figura 16) e aminoácidos (Figura 17) e também como um acúmulo energético para suprimento do desenvolvimento do vegetal pós-estresse, como o acúmulo de amido (Figura 20). Alguns trabalhos têm citado a diminuição no teor de açúcares solúveis, quando submetidas somente às condições de hipoxia, em plantas resistentes à inundação como *Setaria anceps* Stapf e *Paspalum repens* Berg. (Ishida, 1998) e *Inga vera* (Cunha, 2003; Tribuzy, 1998). Para outras espécies potencialmente não tolerantes à inundação tem sido reportado um acúmulo de carboidratos nas folhas, citado como resposta à baixa translocação e ao crescimento nulo ou reduzido dos vegetais quando inundados, como observado por Hsu et al. (1999) em *Malus* sp., Vu e Yelenosky (1991) em *Citrus* sp. e Wample & Davis (1983) em *Helianthus annuus* L..

O acúmulo de amido observado nas plantas submetidas à BDO, neste trabalho (Figura 20), tem sido reportado como uma resposta comum em várias espécies tolerantes ou não tolerantes à inundação parcial, como em *Malus* sp. (Hsu et al., 1999), *Helianthus annuus* L. (Wample & Davis, 1983), *Inga vera* Willd. (Tribuzy, 1998) e *Setaria anceps* Stapf e *Paspalum paniculatum* L. (Ishida, 1998). O acúmulo de amido em folhas de plantas inundadas tem sido atribuído à reduzida translocação de carboidratos das folhas para as raízes (Barta, 1987) e, em raízes, à diminuição do crescimento e metabolismo que levam, aparentemente, a uma redução na demanda de carboidratos (Wample & Davis, 1983).

Segundo Arndt et al. (2001), é comum que as mudanças metabólicas na síntese de carboidratos estejam associadas a um aumento na degradação de amido ou diminuição na sua formação. De acordo com Zrenner & Stitt (1991), o

déficit hídrico estimula a síntese de sacarose e inibe a síntese de amido e também estimula a quebra do amido já formado. A sugestão da interconversão de amido em outros açúcares não foi observada em folhas de paspalo sob BDA, onde não houve alteração significativa nos teores de amido (Figura 20), apesar do aumento no teor de AR (Figura 19) e, em folhas de setária, apesar da diminuição no teor de amido (Figura 20), também se observou uma queda nos teores de AR e AST (Figuras 18 e 19). Este mesmo comportamento foi observado em raízes de paspalo submetidas à BDA, que manteve seus teores de amido, AR e AST igual ao das raízes de plantas do tratamento controle (C1) e houve queda nos teores de amido e AST em raízes de setária submetidas à BDA (Figuras 18, 19 e 20).

A translocação de assimilados entre folhas e raízes parece não ter sido influenciada pelos tratamentos, uma vez que o comportamento no acúmulo de açúcares, proteínas e aminoácidos, entre plantas submetidas aos diferentes regimes hídricos e seus respectivos tratamentos controle, de maneira geral, ou foi similar ou indiferente entre os dois órgãos, apesar de algumas biomoléculas estarem presentes em maiores concentrações em folhas ou raízes, independentemente do tratamento.

A falta de evidência diferenciada de redistribuição de fotoassimilados entre raízes e folhas, observada neste trabalho, ocorreu mesmo com as plantas tendo desenvolvido estruturas anatômicas que possivelmente facilitem essa translocação, como aerênquimas em raízes (Figuras 8 e 9) como citado por Schumacher & Smucker (1985). Tribuzy (1998) também faz referência a uma indiferença na redistribuição de carboidratos entre folhas e raízes de plantas de *Inga vera* Willd submetidas à inundação.

Mudanças na partição de fotoassimilados também estão associadas à produção ou à degradação de estruturas anatômicas de plantas sob estresse, as quais podem interferir na partição desses fotoassimilados, principalmente de

carboidratos (Kozłowski, 1997). A formação de raízes adventícias, o aumento no tecido aerenquimático e as mudanças de espessamento celular, como, por exemplo, de lignina em fibras perivasculares ou de cilindro central (citados no item características anatômicas), são potenciais mudanças estruturais observadas neste trabalho, quanto à partição de carboidratos. De acordo com Kozłowski (1997), em muitas espécies, a BDO altera o uso proporcional de carboidratos para a produção de células de xilema e também para o espessamento de parede celular, como observado por Yamamoto et al. (1995) em plantas de *Fraxinus mandshurica* Rupr. Que, quando inundadas, aumentavam no número de fibras, mas diminuía o espessamento de suas paredes.

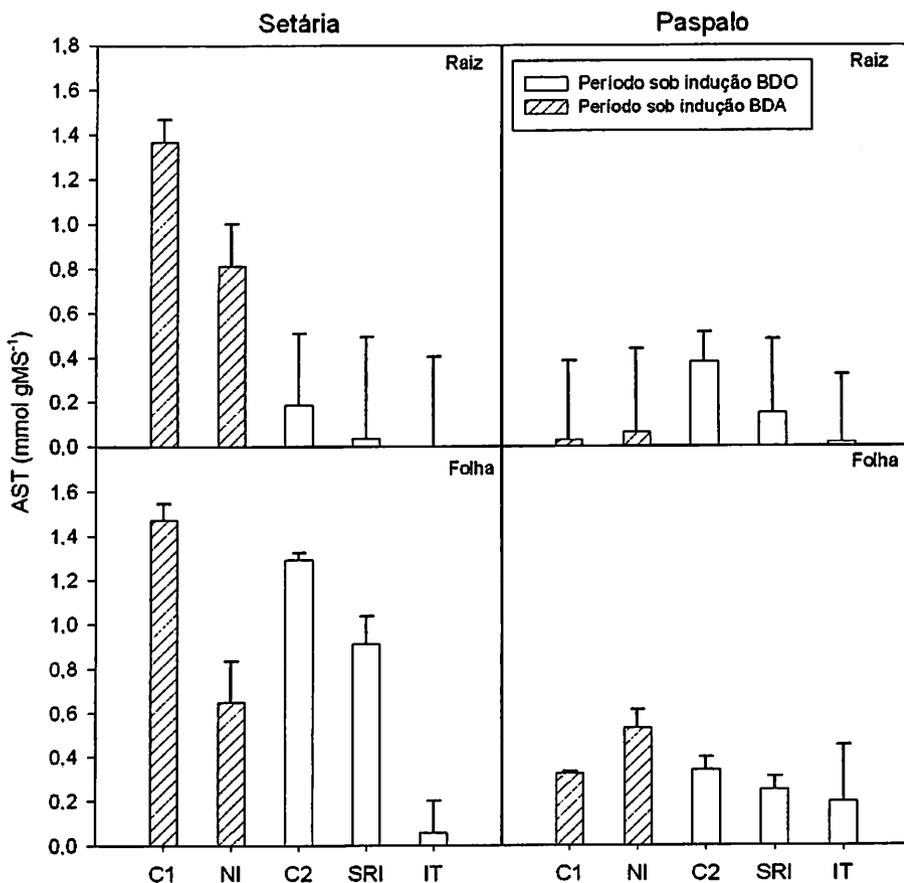


FIGURA 18. Teor de açúcares solúveis totais (AST) em raízes e folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas a 11 dias de baixa disponibilidade de água (BDA) e 49 dias de baixa disponibilidade de oxigênio (BDO). C1: controle para BDA; NI: plantas não irrigadas; C2: controle para BDO; SRI: plantas com o sistema radicular inundado; IT: plantas submetidas à inundação total. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

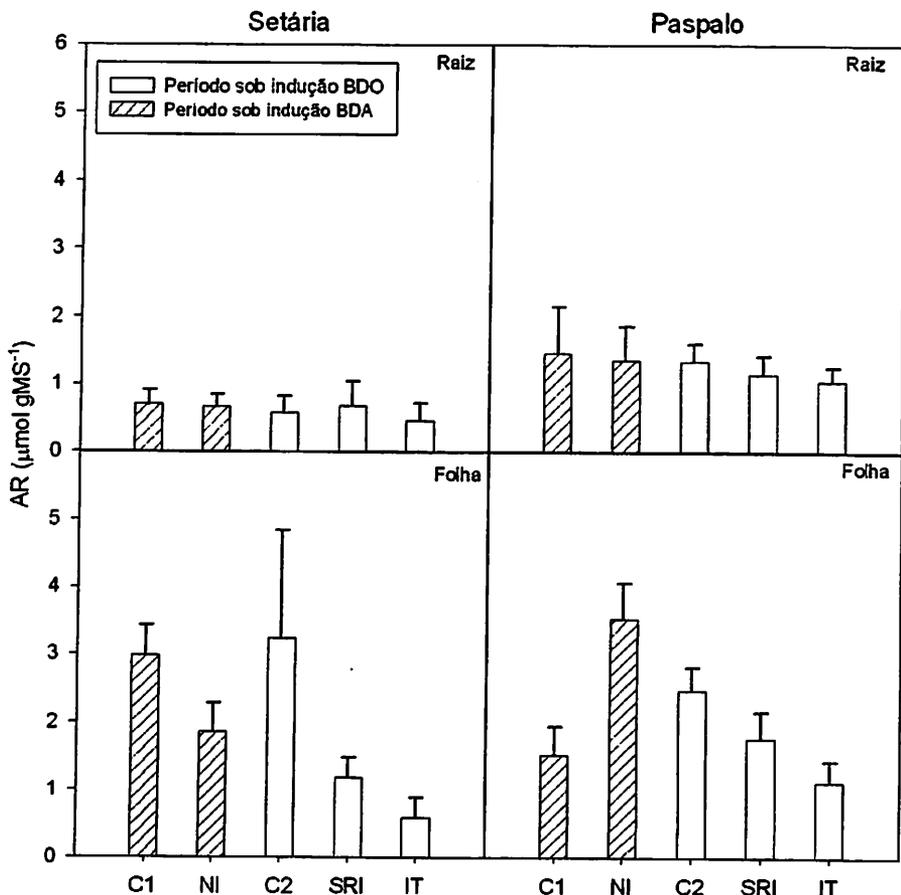


FIGURA 19. Teor de açúcares redutores (AR) em raízes e folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas a 11 dias de baixa disponibilidade de água (BDA) e 49 dias de baixa disponibilidade de oxigênio (BDO). C1: controle para BDA; NI: plantas não irrigadas; C2: controle para BDO; SRI: plantas com o sistema radicular inundado; IT: plantas submetidas à inundação total. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

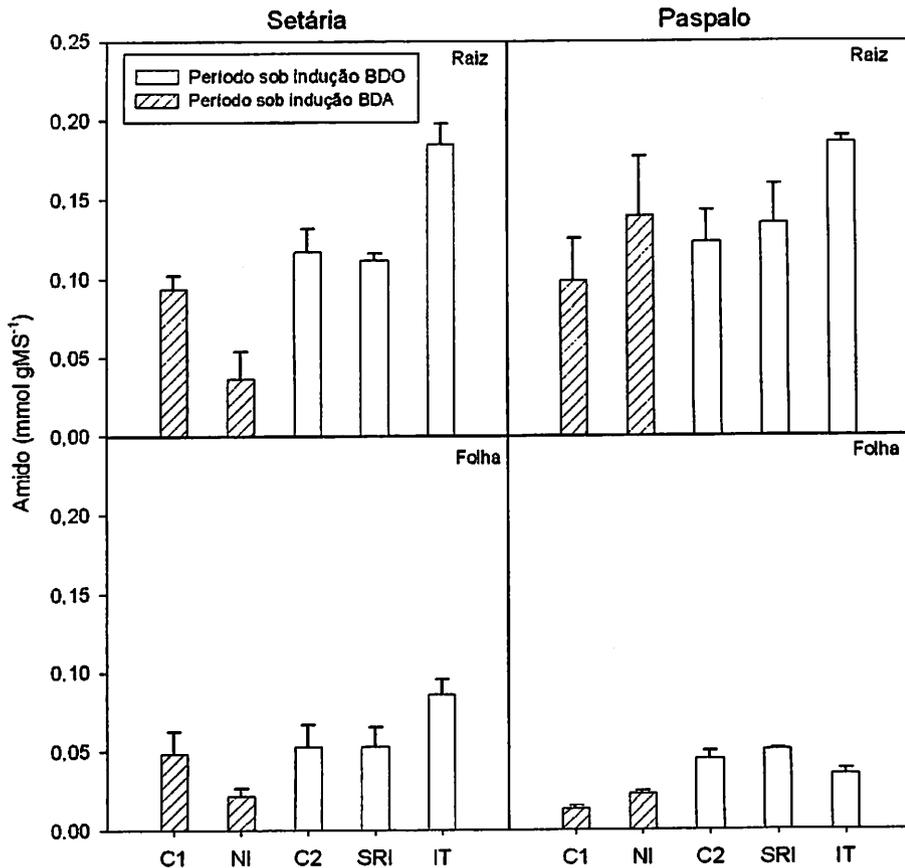


FIGURA 20. Teor de amido em raízes e folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas a 11 dias de baixa disponibilidade de água (BDA) e 49 dias de baixa disponibilidade de oxigênio (BDO). C1: controle para BDA; NI: plantas não irrigadas; C2: controle para BDO; SRI: plantas com o sistema radicular inundado; IT: plantas submetidas à inundação total. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

Logo após a inundação total das plantas, observou-se um aumento, entre as avaliações, nos teores de clorofila a e total em plantas de paspalo, tendo estes teores reduzidos aos 32 e 49 DAIT (Figura 21). Em setária, um aumento nos teores de clorofila a, b e total somente pôde ser observado aos 16 DAIT. Nesta espécie, ao contrário do paspalo, ocorreu uma queda nos teores de clorofila após uma semana de inundação (Figura 21). Não foram observadas variações expressivas nos teores de clorofila b entre as diferentes épocas de avaliação em paspalo. É possível que o acúmulo de clorofila em plantas, ocorrido até duas semanas após a inundação total das plantas, esteja relacionado a um resposta inicial de recuperação, necessária à sobrevivência das plantas que estavam sob BDA e, visualmente, já com um certo grau de clorose, em decorrência das condições ambientais a que estavam expostas.

A diminuição nos teores de clorofila em plantas submetidas à BDO, tal qual ocorrido neste trabalho após 16 DAIT (Figura 21), pode estar relacionada à redução de sua síntese em consequência do acúmulo de etileno (Senna Gomes & Kozlowski, 1998), da alta taxa de degradação (Huang et al., 1994) e, ainda, à redução na síntese de citocininas (Zhang et al., 2000). Diferentes espécies têm redução na concentração de clorofila quando submetidas à BDO, como observado para *Setaria anceps* Stapf e *Paspalum repens* Berg. (Ishida et al., 2002), pupunheira (Carvalho & Ishida, 2002), trigo (Huang et al., 1994) e citrus (Joseph & Yelenosk, 1991).

Alguns autores, como Carvalho & Ishida (2002) e Drew (1991), relacionam a diminuição das concentrações de clorofila, em plantas inundadas, à redução dos teores de nutrientes em suas folhas, principalmente o nitrogênio. Esta relação não foi observada neste trabalho, uma vez que, em condições de inundação, os teores de nitrogênio foliar aumentaram (Figura 22).

Um outro fator que, neste trabalho, pode ter contribuído na redução das concentrações de clorofila, foi a exposição das plantas a baixas temperaturas

(Figura 2). Baixas temperaturas podem provocar diminuição na biossíntese de clorofila pelo bloqueio em rotas metabólicas, incluindo aquelas envolvidas na síntese de precursores da clorofila (Hodgins & Van Huystee, 1986).

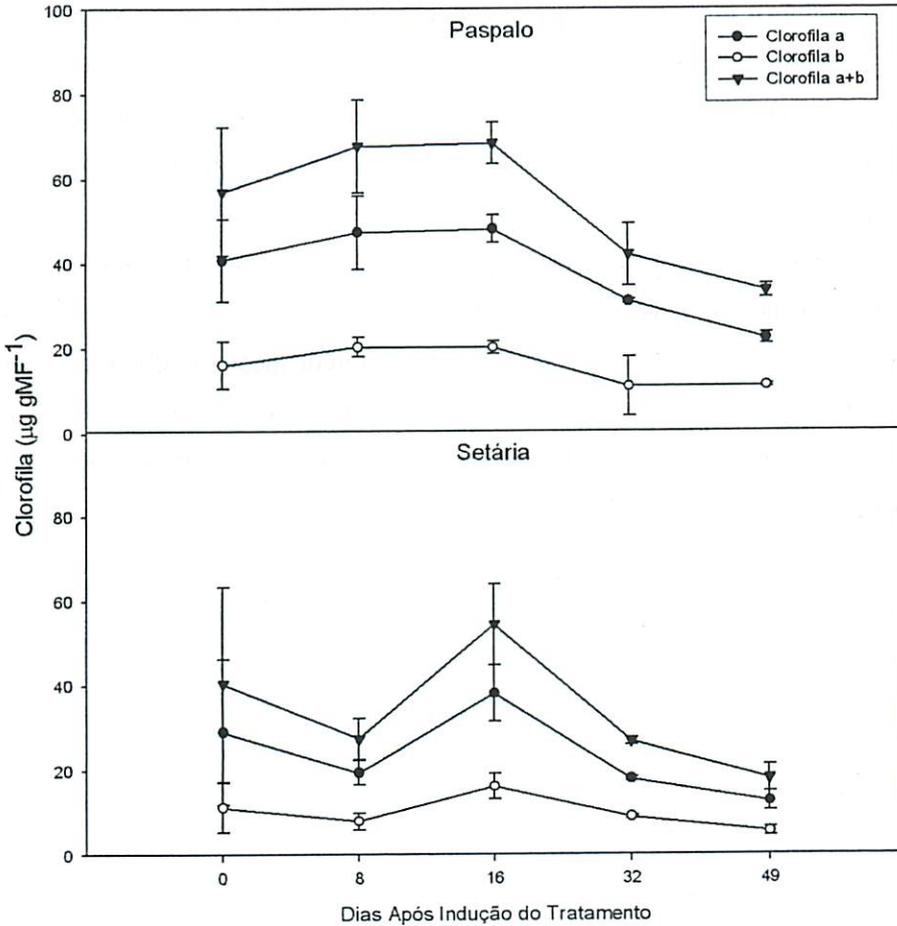


FIGURA 21. Teor de clorofila em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

Nas folhas das duas espécies estudadas neste trabalho, quando submetidas à inundação total, houve aumento no teor de nitrogênio total (Figura 22), apesar da diminuição nos teores de clorofila (Figura 21). Em paspalo, houve um aumento progressivo até a terceira avaliação, estabilizando na quarta e, em setária, houve um aumento após 16 dias de inundação, permanecendo estável nas demais avaliações (Figura 22).

Uma vez que o crescimento das plantas sob inundação total foi praticamente nulo, isso pode ter contribuído para o acúmulo de nitrogênio nas folhas.

Segundo Kozłowski & Pallardy (1984), plantas não-tolerantes à BDO têm um menor conteúdo de nitrogênio em seus tecidos como consequência da redução na absorção de nutrientes minerais. Diferentemente do observado neste trabalho, a redução no teor de nitrogênio foi observada em macieira por Olien (1989) e em ingá e virola por Botelho (1996), quando submetidas a condições de BDO.

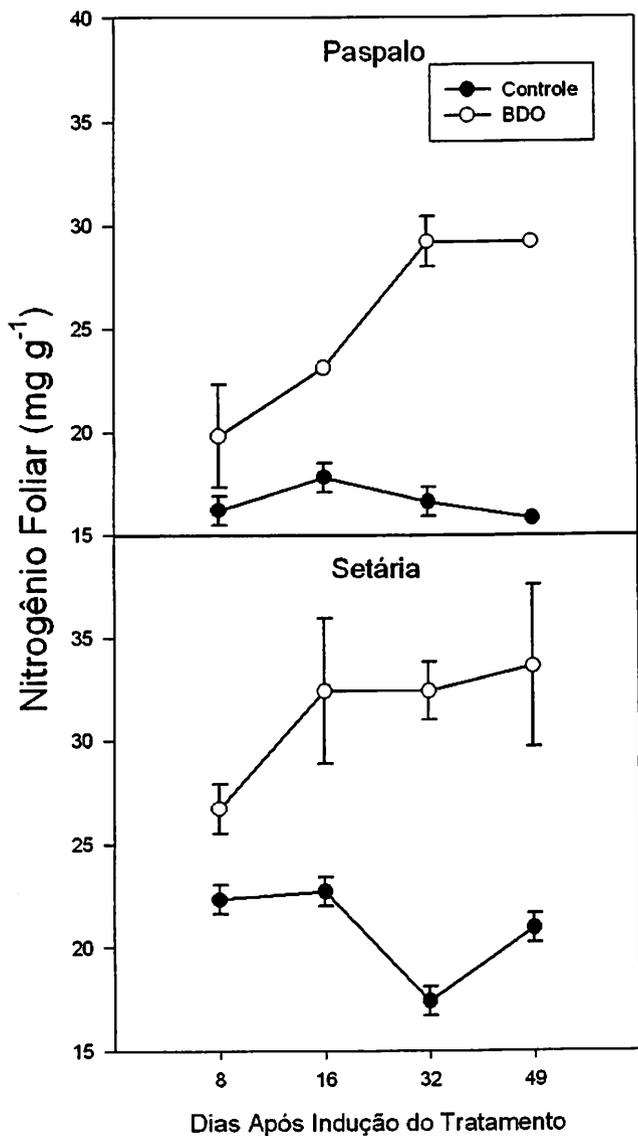


FIGURA 22. Teor de nitrogênio total em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* submetidas às condições de baixa disponibilidade de oxigênio. As barras representam o desvio padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras, MG, 2005.

5 CONCLUSÕES

As duas espécies estudadas desenvolveram alterações anatômicas e morfológicas de tolerância às condições de baixa disponibilidade de água e oxigênio.

Em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio não houve efeito de tratamento sobre a condutância estomática e não houve correspondência entre condutância estomática e taxas fotossintéticas.

Ocorreu diminuição nos teores de proteínas solúveis e carboidratos em plantas de setária submetidas à baixa disponibilidade de água, ao mesmo tempo em que houve aumento deste compostos em plantas de paspalo.

Apesar da diminuição nos teores de clorofilas a e total, ocorreu acúmulo no teor de nitrogênio foliar em plantas submetidas à inundação total.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AKILAN, K.; FARRELL, R. C. C.; BELL, D. T. Responses of clonal river gum (*Eucalyptus camaldulensis*) to waterlogging by fresh and salt water. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, Collingwood, v. 37, n. 2, p. 243-248, 1997.

ALCÂNTARA, P. B.; BUFARAH, G. **Plantas forrageiras: gramíneas e leguminosas**. São Paulo: Nobel, 1988. 162 p.

ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood of some Brazilian species: growth rings and vessels. **IAWA Journal**, Leiden, v. 21, n. 1, p. 3-30, 2000.

ALVES, E. S.; GIUSTI, P. M.; DOMINGOS, M. Anatomic studies on *Trandescantia* hibrid clone 4430 leaves: changes caused by urban air pollution. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 4, p. 561-566, 2001. Suplemento.

ALVES, J. D.; MAGALHÃES, M. M.; GOULART, P. F. P.; DANTAS, B. F.; GOUVÊA, J. A.; PURCINO, R. P.; MAGALHÃES, P. C.; FRIES, D. D.; LIVRAMENTO, D. E.; MEYER, L. E.; SEIFFERT, M.; SILVEIRA, T. Mecanismos de tolerância da variedade de milho "Saracura" (BRS 4154) ao alagamento. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 1, p. 33-40, 2002.

ANDREWS, D. L.; COBB, B. G.; JOHNSON, J. R.; DREW, M. C. Hypoxic and anoxic induction of alcohol dehydrogenase in roots and shoots of seedlings of *Zea mays*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 101, n. 2, p. 407-414, Feb. 1993.

ARNDT, S. K.; CLIFFORD, S. C.; WANEK, W.; JONES, H. G.; POPP, M. Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, n. 11, p. 705-715, July 2001.

ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 24, n. 1, p. 1-15, Jan. 1949.

ATKINSON, C. J.; TAYLOR, J. M. Effects of elevated CO₂ on the stem growth, vessel area and hydraulic conductivity of oak and cherry seedlings. **New Phytologist**, Oxford, v. 133, n. 4, p. 617-626, Aug. 1996.

BACCHI, O.; LEITÃO FILHO, H. F.; ARANHA, C. **Plantas invasoras de culturas**. São Paulo: HUCITEC, 1972. v. 1, 291 p.

BAKER, J.; STEELE, C.; DURS, L. III. Sequence and characterization of 6 Lea proteins and their genes from cotton. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 11, n. 3, p. 277-291, 1988.

BARLOW, E. W. R. water relations of expanding leaves. **Australian Journal Plant Physiology**, Victoria, v. 13, n. 1, p. 45-58, 1986.

BARLOW, E. W. R.; BOERSMA, L.; YOUNG, J. L. Root temperature and soil water potential on growth and soluble carbohydrate concentration of corn seedlings. **Crop Science**, Madison, v. 16, n. 1, p. 59-62, Jan./Feb. 1976.

BARTA, A. L. Supply and partitioning of assimilates to roots of *Medicago sativa* L. and *Lotus corniculatus* L. under anoxia. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 10, n. 2, p. 151-156, Mar. 1987.

BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. I. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutrients. **Plant and Soil**, Dodrecht, v. 164, n. 1, p. 87-96, July 1994.

BARUCH, Z.; MÉRIDA, T. Effects of drought and flooding on root anatomy in four tropical forage grasses. **International Journal the Plant Science**, Chicago, v. 156, n. 4, p. 514-521, July 1995.

BERTANI, A.; MENEGEUS, F.; BOLLINI, R. Some effects of anaerobiosis on protein metabolism in rice roots. **Zeitschrift Pflanzenphysiologie**, Kaiserslautern, v. 103, p. 37-43, 1981.

BIDWELL, R. G. S. Protein synthesis and turn over in cultured plant tissue: sources of carbon jofr and the fate of the protein breakdown products. **Nature**, London, v. 203, n. 494, p. 367-373, 1964.

BLIZZARD, W. F.; BOYER, J. S. Comparative resistance of the soil and plant to water transport. **Plant Physiology**, Washington, v. 66, n. 5, p. 808-814, May 1980.

BOTELHO, M. N. Estudo de características adaptativas à submersão de plantas jovens de ingá (*Inga vera* Willd.), virola (*Virola surinamensis* (Roland ex Rottb.) Warb.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell Arg.).

1996. 52 p. Dissertação de (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, New York, v. 72, n. 1/2, p. 248-258, 1976.

BRESTIC, M.; CORNIC, G.; FRYER, M. J.; BAKER, N. R. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in french bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta*, Berlin, v. 126, n. 3, p. 450-457, June 1995.

BRODRIBB, T. Dynamics of changing intercellular CO₂ concentration (C_i) during drought and determination of minimum functional C_i. *Plant Physiology*, Washington, v. 111, n. 1, p. 179-185, May 1996.

CAMPBELL, R.; DREW, M. C. Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage. *Planta*, Berlin, v. 157, n. 4, p. 350-357, 1983.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledons wood.** Berlin: Springer Verlag, 1988.

CARVALHO, C. J. R.; ISHIDA, F. Y. Respostas de pupunheiras (*Bactris gasipaes* Kunth) jovens ao alagamento. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 37, n. 9, p. 1231-1237, set. 2002.

CARVALHO, L. M.; SILVA, E. A. M.; MOSQUIM, P. R.; AZEVEDO, A. A.; CECON, P. R. Alterações morfofisiológicas em cafeeiros submetidos a baixas temperaturas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, São Carlos, v. 10, n. 2, p. 131-136, ago. 1998.

CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; BOSABALIDIS, A. M. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olives cultivars. *Environmental and Experimental of Botany*, Oxford, v. 42, n. 2, p. 113-120, Oct. 1999.

CHARTZOULAKIS, K.; PATAKAS, A.; KOFIDIS, G.; NASTOU, A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, Amsterdam, v. 95, n. 1/2, p. 39-50, Aug. 2002.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 42, n. 234, p. 1-16, Jan. 1991.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, Collingwood, v. 30, n. 6, p. 239-599, 2003.

CLERESCI, L. S.; GREENBERG, A. E.; EATON, A. D. **Standard methods for examination of water and wastewater**. American Publishing Health Association, 1998. 1220 p.

CRANE, J. H.; DAVIES, F. S. Periodic and seasonal flooding effects on survival, growth and stomatal conductance of young rebbiteye blueberry plants. **Journal American Society Horticultural Science**, Alexandria, v. 113, n. 4, p. 483-493, July 1988.

CRAWFORD, R. M. M.; BRAENDLE, R. Oxygen deprivation stress in changing environment. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 47, n. 295, p. 145-149, Feb. 1996.

CUNHA, R. L. **Fotossíntese, assimilação de nitrogênio e metabolismo anaeróbico em plantas de ingá (*Inga vera* Willd.) durante períodos de submersão total e pós-submersão**. 2003. 63 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

CUTLER, J. M.; SHAHAN, K. M.; STEPONKUS, P. L. Alteration of the internal water relations of rice response to drought hardening. **Crop Science**, Madison, v. 20, p. 307-310, May/June 1980.

DANTAS, B. F.; ARAGÃO, C. A.; ALVES, J. D. Cálcio e o desenvolvimento de aerênquimas e atividade de celulase em plântulas de milho submetidas a hipoxia. **Scientia Agrícola**, Piracicaba, v. 58, n. 2, p. 251-257, abr./jun. 2001.

DAVIES, W. J.; BACON, M. A.; THOMPSON, D. S.; SOBEIH, W.; RODRIGUEZ, L. G. Regulation of leaf and fruit growth in plants' chemical signaling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 350, p. 1617-1626, Sept. 2000.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root environment and plant mineral nutrition. In: JACKSON, M. B.; DAVIS, D. D.; LAMBERS, H. (Ed.) **Plant life**

under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry. The Hague: SBP Academic, 1991. p. 303-316.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 48, p. 223-250, 1997.

DREW, M. C.; JACKSON, M. B.; GIFFARD, S. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. **Planta**, Berlin, v. 147, n. 1, p. 83-88, 1979.

DREW, M. C.; LYNCH, J. M.; Soil anaerobiosis, microorganisms and root function. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 18, p. 37-66, 1988.

DREW, M. C.; STOLZY, L. H. Growth under oxygen stress. In: WAISEL, T.; ESHEL, A.; KAFKAKI, U. (Ed.). **Plant roots the hidden half**. New York: Maecel Dekker, 1991. p. 331-50.

DURBIN, R. D. Abiotic diseases induced by unfavorable water relations. In: KOZSLOWSKI, T. T. **Water deficits and plant growth: water and plant disease**, New York: Academic Press, 1971. v. 5, 101 p.

ELSE, M. A.; TIEKSTRA, A. E.; CROKER, S. J.; DAVIES, W. J.; JACKSON, M. B. Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transpirant in xilem sap. **Plant Physiology**, Rockville, v. 112, n. 1, p. 239-247, Sept. 1996.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blusher, 2000. 293 p.

FERRER, J. L. R.; CASTRO, E. M.; ALVES, J. D.; ALENCAR, M. A.; SILVA, S.; VIEIRA, C. V.; MAGALHÃES, P. C. Efeito do cálcio sobre as características anatômicas de raízes de milho (*Zea mays* L.) "Saracura" BRS 4154 submetido ao alagamento em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 3, n. 2, p. 172-181, 2004.

FERRIS, R.; NIJS, I.; BEHAEGHE, T.; IMPENS, I. Elevated CO₂ and temperature have diaerent eaects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer. **Annals of Botany**, London, v. 78, n. 4, p. 489-497, Oct. 1996.

FRANÇA, M. G. C.; THI, A. T. P.; PIMENTEL, C.; ROSSIELLO, R. O P.; ZUILY-FODIL, Y.; LAFFRAY, D. Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 43, n. 3, p. 227-237, 2000.

GIBBS, P. E.; LEITÃO FILHO, H. F. Floristic composition of on area of gallery Forest near Mogi-Iguaçu, state of São Paulo, S. E. Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 1, n. 2, p. 151-156, dez. 1978.

GILL, C. J. The flooding tolerance of woody species – a review. **Forestry Abstracts**, Farhan Royal, v. 31, p. 671-688, 1970.

GOLTERMAN, H. L.; CLYMO, R. S.; OHNSTAD, M. A. M. **Methods for physical and chemical analysis of freshwaters**. Oxford: Bleckwell Scientific Publications, 1978. 213 p. (IBP Handbook, n. 8).

GRANTZ, D. A. Effects of cool temperatures on photosynthesis and stomatal conductance in field grown sugarcane in Hawaii. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 22, n. 2, p. 143-155, Sept. 1989.

GUINN G.; BRINKERHOFF, L. A. Effects of roots aeration on amino acid level in cotton plants. **Crop Science**, Madison, v. 10, n. 2, p. 175-178, Mar./Apr. 1970.

HARRINGTON, C. A. Responses of red alder and black cotton wood seedlings to flooding. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 69, n. 1, p. 35-48, Jan. 1987.

HATTERSLEY, P. W. C4 photosynthetic pathway variation in grasses (*Poaceae*): its significance for arid and semi-arid lands. In: CHAPMAMN, G. P. (Ed.). **Desertified grasslands: their biology and management**. London, UK: Academic Press, 1992. p. 181-212.

HE, C. J.; DREW, M. C.; MORGAN, P. W. Induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *Zea mays* during hypoxia or nitrogen starvation. **Plant Physiology**, Rockville, v. 105, n. 3, p. 861-865, July 1994.

HEATHCOTE, C. A.; DAVIES, M. S; ETHERINGTON, J. R. Phenotypic flexibility of *Carex flacca*. Tolerance of soil flooding by populations from

contrasting habitats. **New Phytologist**, Oxford, v. 105, n. 3, p. 381-391, Mar. 1987.

HECKATHORN, S. A.; DELUCIA, E. H.; ZIELINSKI, R. E. The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decreases in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 101, n. 1, p. 173-182, Sept. 1997.

HODGE, J. E.; HODFREITER, B. R. Determination of reducing sugars and carbohydrate. In: WILSTER, R. C.; WOLFRON, M. I. (Ed.) **Methods in carbohydrate chemistry**, New York: Academic Press, 1962. v. 1, p. 380-398.

HODGINS, R.; VAN HUYSTEE, R. B. Delta-aminolevulinic acid metabolism in chill stressed maize (*Zea mays* L.) **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 126, n. 3/4, p. 257-268, 1986.

HOOK, D. D.; BROWN, C. L. Root adaptations and relative flood tolerance of five hardwood species. **Forest Science**, Bethesda, v. 19, n. 3, p. 225-229, 1973.

HSIAO, T. C.; O'TOOLE, J. C.; YAMBAO, E. B.; TURNER, N. C. Influence to osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.) **Plant Physiology**, Rockville, v. 75, n. 2, p. 338-341, 1984.

HSU, Y. M.; TSENG, M. J.; LIN, C. H. The fluctuation of carbohydrates and nitrogen compounds in flooded wax-apple trees. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, Taipei, v. 40, n. 3, p. 193-198, July 1999.

HUANG, B.; FRY, J. D. Root anatomical physiological and morphological to drought stress for tall fescue cultivars. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 4, p. 1017-1022, July/Aug. 1998.

HUANG, B.; JHONSON, J. W.; NESMITH, T. S.; BRIDGES, D. C. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 45, n. 271, p. 193-202, Feb. 1994.

HUCK, M. G.; KLEPER, B. L.; TAYLOR, H. M. Diurnal variations in root diameter. **Plant Physiology**, Rockville, v. 45, n. 4, p. 529-530, Apr. 1970.

HWANG, Y. H.; CHEN, S. C. Anatomical responses in *Kandelia candel* (L.) druce seedlings growing in the presence of different concentration of NaCl.

Botanical Bulletin of Academia Sinica, Taipei, v. 36, n. 3, p. 181-188, July 1995.

ISHIDA, F. Y. **Crescimento, trocas gasosas, fluorescência e assimilação de nitrogênio em plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* submetidas a inundação parcial e total.** 1998. 78 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

ISHIDA, F. Y.; OLIVEIRA, L. E. M.; CARVALHO, C. J. R.; ALVES, J. D. Efeitos da inundação parcial e total sobre o crescimento, teor de clorofila e fluorescência de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 26, n. 6, p. 1152-1159, Nov./Dec. 2002.

JACKSON, M. B.; DREW, M. C. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: KOSLOWSKI, T. T. **Flooding and plant growth.** Orlando: Academic Press, 1984. p. 47-128.

JACKSON, M. B.; FENNING, T. M.; DREW, M. C.; SAKER, L. R. Stimulation of ethylene production and gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. **Planta**, Berlin, v. 165, n. 4, p. 486-492, 1985.

JACKSON, M. B.; HALL, K. C. Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficit. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 10, n. 2, p. 121-130, Mar. 1987.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique.** 2. ed. New York: Mc Graw-Hill, 1940. 523 p.

JONES, H. G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. **Journal Experimental of Botany**, London, v. 49, p. 387-398, Mar. 1988. Supplement.

JOSEPH, C. V. V.; YELENOSKY. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 81, p. 7-14, Jan. 1991.

JUSTIN, S. H. F.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant responses to soil flooding. **New Phytologist**, London, v. 106, n. 3, p. 465-495, July 1987.

KAISER, W. M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. **Physiology Plantarum**, Copenhagen, v. 71, n. 1, p. 142-149, Sept. 1987.

KAWASE, M. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. **HortScience**, Alexandria, v. 16, n. 1, p. 30-34, Feb. 1981.

KENNEDY, R. A.; RUMPHO, M. E.; FOX, T. C. Anaerobic metabolism in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 100, n. 1, p. 1-6, Sept. 1992.

KJELDAHL, J. Z. A new method for the determination of nitrogen in organic bodies. **Analytical Chemistry**, Washington, v. 22, p. 366, 1883.

KNAPP, A. K.; FAHNESTOCK, J. T.; HAMBURG, S. P.; STATLAND, L. B.; SCHIMEL, D. S. Landscape patterns in soil-plant water relations and primary production in tallgrass prairie. **Ecology**, Washington, v. 74, n. 2, p. 549-560, Mar. 1993.

KORNER, C. H.; SCHEEL, J. A.; BAUER, H. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. **Photosynthetica**, The Hague, v. 13, n. 1, p. 45-82, 1979.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of wood plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**, Victoria, n. 1, p. 1-29, 1997. Disponível em: <<http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/kozowski.pdf>>. Acesso em: 28 jan. 2005.

KOZLOWSKI, T. T. Response of woody plants to flooding. In: KOZLOWSKI, T. T. **Flooding and Plant Growth**. London: Academic Press, 1984. p. 129-163.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: KOZLOWSKI, T. T. **Flooding and plant growth**. London: Academic Press, 1984. p. 129-163.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plants and soils**. New York: Academic Press, 1996. 495 p.

KRAUS, J. E.; ARDUIM, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica, RJ: EDUR, 1997. 198 p.

LAAN, P.; BLOM, C. W. P. M. Growth and survival response of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 41, n. 228, p. 775-783, July 1990.

LABOREAU, L. G.; OLIVEIRA, J. G.; SALGADO-LABOREAU, M. L. Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell) Toledo I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 23, n. 2, p. 237-257, 1961.

LAETSCH, W. M. The C4 syndrome: a structural analysis. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, v. 25, p. 27-52, 1974.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima Artes e textos, 2000. 531 p.

LAWLOR, D. W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 871-885, June 2002. Supplement.

LEEGOOD, R. C. Effects of temperature on photosynthesis and photorespiration. In: SMIRNOFF, N. (Ed.) **Environment and Plant Metabolism**. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1995. p. 45-62.

LEOPOLD, C. A.; KRIEDMAN, P. E. **Plant Growth and Development**, 2 ed. New York, 1975. 545 p.

LEVITT, J. Responses of plants to environmental stress. **Water, radiation, salt, and other stress**. New York: Academic Press, 1980. v. 2, 339 p.

LIAO, C. T.; LIN, C. H. Effects of flooding stress on photosynthetic activities of *Mormodica charantia*. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 32, n. 4, p. 479-485, July/Aug. 1994.

LO GULLO, M. A.; SALLEO, S.; PIACERI, E. C.; ROSSO, R. Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. **Plant, Cell and environment**, Oxford, v. 18, n. 6, p. 661-669, June 1995.

LOVISOLO, C.; SCHUBERT, A. Effects of water stress on vessel size and xilem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 321, p. 693-700, Apr. 1998.

MACHADO, E. C.; MEDINA, C. L.; GOMES, M. M. A. Teor de água no substrato de crescimento e fotossíntese em laranja "valência". **Bragantia**, Campinas, v. 58, n. 2, p. 217-226, 1999.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; ANDRADE, C. de L. T. de; OLIVEIRA, A. C. de; GAMA, E. E. G. Adaptação do milho a diferentes condições de alagamento. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 23. , 2000, Uberlândia, M. G. **Resumos expandidos. . .** Uberlândia: ABMS, 2000. CD-ROM.

MARUR, C. J.; SODEK, L.; MAGALHÃES, A. C. Free amino acids in leaves of cotton plants under water deficits. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, v. 6, n. 2, p. 103-108, dez. 1994.

MEDINA, C. L.; MACHADO, E. C.; GOMES, M. M. A. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranjeira “Valencia” com deficiência hídrica. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Brasília, v. 11, n. 1, p. 29-34, abr. 1999.

MENEZES NETO, M. A. **Influência da disponibilidade de oxigênio sobre a germinação, crescimento e atividade das enzimas álcool desidrogenase e lactato desidrogenase em açaí (*Euterpe oleracea* Mart.).** 1994. 50 p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

MILLER, E. L. Use of dinitrosalicylic and reagent determination of sugar. **Analytical Chemistry**, Washington, v. 31, p. 426-428, 1959.

MORAES, M. G.; ALVES, J. D.; OLIVEIRA, L. E. M.; VITORINO, P. F. P. G.; MAGALHÃES, M. M. Caracterização do crescimento e da atividade das desidrogenases alcoólica e láctica em seis espécies herbáceas sob condições de hipoxia. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 25, n. 1, p 86-95, jan./mar. 2001.

MUJER, C. V.; RUMPHO, M. E.; LIN, J.; KENNEDY, R. A. Constitutive and inducible aerobic and anaerobic stress proteins in the *Echinochloa* complex and rice. **Plant Physiology**, Rockville, v. 101, n. 1, p. 217-226, Jan. 1993.

NAIK, M. S.; ABROL, Y. P.; NAIR, T. U. R.; RAMARAO, C. S. Nitrate assimilation. Its regulation and relationship to reduced nitrogen in higher plant. **Photochemistry**, Oxford, v. 21, n. 3, p. 495-504, Mar. 1982.

NASCIMENTO, C. F. **Aspectos anatômicos, fisiológicos e fitoquímicos de plantas jovens de *Mikania glomerata* Sprengel (guaco) submetidas a diferentes regimes hídricos.** 2003. 63 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

NAVARI-IZZO, F.; QUARTACCI, M. F.; IZZO, R. Water-stress induced changes in protein and free amino acids in field-grown maize and sunflower. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 28, n. 4, p. 531-537, July/Aug. 1990.

NEWSOME, R. D.; KOZLOWSKI, T. T.; TANG, Z. C. responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 60, n. 9, p. 1688-1695, Sept. 1982.

NÚÑEZ-ELISEA, R.; SCHAFFER, B.; FISHER, J. B.; COLLS, A. M.; CRANE, J. H. Influence of flooding on net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* Species. **Annals of Botany**, London, v. 84, n. 6, p. 771-780, Dec. 1999.

OLIEN, W. C. Effects of seasonal soil water logging on vegetative growth and fruiting apples trees. **Journal American Society Horticultural Science**, Alexandria, v. 112, n. 2, p. 209-214, Mar. 1987.

OLIEN, W. C. Seasonal soil waterlogging influences water relations and leaf nutrient of bearing apple trees. **Journal American Society Horticultural Science**, Alexandria, v. 114, n. 4, p. 537-542, July 1989.

OLIVEIRA, L. E. M. Comportamento fisiológico de plantas de cana-de-açúcar (*Saccharum* sp) sob condições de deficiência hídrica: alterações da assimilação do nitrato e mobilização de açúcares. 1985. 126 p. Tese (Doutorado) – Universidade de Campinas, Campinas.

OLIVEIRA, P. C. Avaliação de gramíneas cultivadas em três níveis de fertilidade do solo, visando a revegetação de áreas sujeiras à inundação. 1994. 88 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

OSONUBI, O.; OSUNDINA, M. A. Stomatal responses of wood seedlings to flooding in relation to nutrients status in leaves. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 38, n. 192, p. 1166-1173, July 1987.

PALLAS, J. E.; KAYS, S. J. inhibition of photosynthesis by ethylene – a stomatal effect, **Plant Physiology**, Rockville, v. 70, n. 2, p. 598-601, 1982.

PASSIOURA, J. B. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, D. B.; ZIEGLER, H. (Ed.) **Physiological**

plant ecology II. Encyclopedia of plant physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1982. v. 12B, p. 5-33.

PAUL, M. J.; DRISCOLL, S. P.; LAWLOR, D. W. The effect of cooling on photosynthesis, amounts of carbohydrate and assimilate export in sunflower. **Journal Experimental of Botany**, Oxford, v. 42, n. 240, p. 845-852, July 1991.

PELACANI, C. R. **Estratégias de sobrevivência de espécies herbáceas em áreas inundáveis e comportamento fisiológico de espécies arbóreas e arbustivas submetidas às condições de inundação do sistema radicular.** 1993. 110 p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

PERATA P.; ALPI, A. Plant responses to anaerobioses. **Plant Science**, Limerick, v. 93, n. 1-2, p. 1-17, 1993.

PETERSON, R. L. Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 70, n. 4, p. 661-675, Apr. 1992.

PEZESHKI, S. R.; CHAMBERS, J. L. Variation in flood-induced stomatal and photosynthetic responses of three bottomland tree species. **Forest Science**, Bethesda, v. 32, n. 4, p. 914-923, Dec. 1986.

PITMAN, W. D.; HOLT, E. C.; CONRAD, B. E.; BASHAW, E. C. Histological differences in moisture-stressed and nonstressed kleingrass forage. **Crop Science**, Madison, v. 23, n. 4, p. 793-795, July/Aug. 1983.

PONNAMPERUMA, F. N. The chemistry of submerged soils. **Advance Agronomy**, New York, v. 24, p. 29-95, 1972.

PONNAMPERUMA, F. N. Effects of flooding on soil. In: KOZLOWSKI, T. T. (Ed.) **Flooding and plant growth.** Orlando: Academic Press, 1984. p. 47-128.

PORTFIELD, D. M.; CRISP, M. L.; MUSGRAVE, M. E. Changes in soluble sugar, starch, and alcohol dehydrogenase in *Arabidopsis thaliana* exposed to N₂ diluted atmospheres. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 38, n. 12, p. 1354-1358, Dec. 1997.

PREMACHANDRA, G. S.; SANEOKA, H.; FUGITA, K.; OGATA, S. Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 43, n. 256, p. 1451-1456, Nov. 1992.

PURCHER, G. W.; LEAVENWORTH, C. S.; VICKERY, H. B. Determination of starch in plant tissues. **Analytical Biochemistry**, New York, v. 20, n. 9, p. 850-853, 1948.

QUICK, P.; SIELG, G.; NEUHAUS, E. Short-term water stress leads to stimulation of sucrose synthesis by activation sucrose-phosphate synthase. **Planta**, New York, v. 117, n. 4, p. 535-546, Apr. 1989.

REGIANNI, R.; CANTU, C. A.; BRAMBILLA, I.; BERTANI, A. Accumulation and interconversion of amino acid in rice roots under anoxia. **Plant Cell Physiology**, Tokyo, v. 29, n. 6, p. 981-987, Sept. 1988.

REID, D. M.; BRADFORD, K. J. Effects of flooding on hormone relations. In: KOZLOWSKI, T. T. (Ed.) **Flooding and plant growth**. Orlando: Academic Press, 1984. p. 195-219.

ROBERTS, J. K. M.; CALLIS, J.; WEMMER, D.; WALBOT, V.; JARDETSKY, O. Mechanism of cytoplasmatic pH regulation in hypoxic maize roots tips and its role in survival under hypoxia. **Proceedings of National Academic Science of Unit States of America**, Washington, v. 81, n. 11, p. 3379-3383, 1984.

SAAB, I. N.; SACHS, M. M. A flooding-induced xyloglucan endotransglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. **Plant Physiology**, Rockville, v. 112, n. 1, p. 385-391, Sept. 1996.

SACHS, M. M.; FREELING, M.; OKIMOTO, R. The anaerobic proteins of maize. **Cell**, Cambridge, v. 20, n. 3, p. 761-767, 1980.

SACHS, M. M.; HO, D. T. H. Alteration of gene expression during environmental stress in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 37, p. 363-376, 1986.

SACHS, M. M.; SUBBAIAH, C. C.; SAAB, I. N. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. **Journal Experimental Botany**, Oxford, v. 47, n. 294, p. 1-15, Jan. 1996.

SAGLIO, P. H.; DREW, M. C.; PRADET, A. Metabolic acclimation to anoxia induced by low (2-4 Kpa partial pressure) oxygen pretreatment (hypoxia) in root tips of *Zea mays*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 86, n. 1, p. 61-66, Jan. 1988.

SCHRAIBER, U.; GAADEMANN, R.; RALPH, P. J.; LARKUN, A. W. D. Assessment of photosynthetic performance of Prochloron in *Lisocinum patella* in hopite by chlorophyll fluorescence measurements. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 38, n. 8, p. 945-951, Aug. 1997.

SCHULTZ, H. R.; MATTHEWS, M. A. Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.): evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. **Planta**, Berlin, v. 190, n. 3, p. 393-406, June 1993.

SCHUMACHER, T. E.; SMUCKER, A. J. M. Carbon transport and root respiration of split root systems of *Phaseolus vulgaris* subjected to short term localized anoxia. **Plant Physiology**, Rockville, v. 78, n. 2, p. 359-364, 1985.

SEAGO, J. L. Jr.; MARSH, L. C. Adventitious root development in *Thypha glauca*, with emphasis on the cortex. **American Journal of Botany**, Ames, v. 76, n. 6, p. 909-923, June 1989.

SENNA GOMES, A. R.; KOZLOWSKI, T. T. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. **Biotropica**, Washington, v. 20, n. 4, p. 286-296, June 1998.

SENNA GOMES, A. R.; KOZLOWSKI, T. T. Responses of *Melaleuca quinquenervia* seedlings to flooding. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 49, n. 4, p. 373-377, Dec. 1980.

SHARKEY, T. D. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants; physics, physiology, and rate limitations. **Botanical Review**, Bronx, v. 51, n. 1, p. 53-105, 1985.

SHARP, R. E.; DAVIES, W. J. Root growth and water uptake by maize plants in dry soil. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 36, n. 170, p. 1441-1456, 1985.

SIEBENEICHLER, S. C.; SANT'ANNA, R.; MARTINEZ, C. A.; MOSQUIM, P. R.; CAMBRAIA, J. Alterações na fotossíntese, condutância estomática e eficiência fotoquímica induzidas por baixa temperatura em feijoeiros. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, São Carlos, v. 10, n. 1, p. 37-44, abr. 1998.

SILVA, S. Respostas fisiológicas de três gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas a diferentes

regimes hídricos. 1999. 73 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

SILVA, S.; SOARES, A. M.; OLIVEIRA, L. E. M.; MAGALHÃES, P. C. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 25, n. 1, p. 124-133, jan./mar. 2001.

SMIT, J. Root growth and water use efficiency of douglas-fir (*Pseutsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and oidgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) seedlings. **Tree Physiology**, Victotia, v. 11, p. 401-410, 1992.

SOUZA, J. G. de; MACEDO BELTRÃO, N. E. de; SANTOS, J. W. dos. Fisiologia e produtividade do algodoeiro em solo encharcado na fase de plântula. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 3, p. 425-430, mar. 2001.

SPOLEN, W. G.; NELSON, C. J. Response of fructan to water in growing leaves of tall fescue. **Plant Physiology**, Rockville, v. 106, n. 2, p. 329-336, Oct. 1994.

STEWART, C. R. Proline accumulation: biochemical aspects. In: PALEG, L. G.; ASPINALL, D. (Ed.). **The physiology and biochemistry of drought resistance in plants**. New York: Academic, Sydney, 1981.

STOLL, M.; LOVEYS, B.; DRY, P. Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 360, p. 1627-1634, Sept. 2000.

STOYANOVA, D.; TCHAKALOVA, E.; YORDANOV, I. Influence of different soil moisture on anatomy of maize leaves and ultrastructure of chloroplasts. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, Varna, v. 28, p. 11-20, 2002.

SWITH, J. A. C.; GRIFFITHS, J. **Water deficits: plant responses from cell to community**. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1993, 345 p.

SUBBAIAH, C. C.; ZHANG, J.; SACHS, M. M. Involvement of intracellular calcium in anaerobic gene expression and survival of maize seedling. **Plant Physiology**, Rockville, v. 105, n. 1, p. 369-376, Sept. 1994.

SUN, O. J.; SWEET, G. B.; WHITEHEAD, D.; BUCHAN, G. D. Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. **Tree Physiology**, Victoria, v. 15, n. 10, p. 629-638, Oct. 1995.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.

TANG, Z. C.; KOZLOWSKI, T. T. Ethylene production and morphological adaptations of wood plants to flooding. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 62, n. 8, p. 1659-1664, 1984.

TRIBUZY, E. **Metabolismo do carbono e do nitrogênio em plantas de ingá (*Inga vera* Willd.) submetidas a diferentes alturas e tempos de submersão**. 1998. 64 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

TSUKAHARA, H.; KOZLOWSKI, T. T. Effects of flooding and temperature regime on growth and stomatal resistance of *Betula platyphylla* var. japonica seedlings. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 92, n. 1, p. 103-112, 1986.

TURNER, L. B. The extent and pattern of osmotic adjustment in white clover (*Trifolium repens* L.) during the development of water stress. **Annals of Botany** London, v. 66, n. 6, p. 721-727, Dec. 1990.

TURNER, N. C. Crop water deficits: a decade of progress. **Advances in Agronomy**, New York, v. 39, p. 1-51, 1986.

TURNER, N. C.; JONES, M. M. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P. J. **Adaptation of plant to water and high temperature stress**. New York: John Wiley, 1980. p. 87-104.

VASELLATI, V.; OESTERHELD, M.; MEDAN, D.; LORETI, J. Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. **Annals of Botany**, London, v. 88, n. 3, p. 355-360, Sept. 2001.

VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J.; VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Flooding and plant growth. **Annals of Botany**, London, v. 91, p. 107-109, Jan. 2003. Supplement.

VU, J. C. V.; YELENOSKI, G. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 81, n. 1, p. 7-14, Jan. 1991.

WAMPLE, R. L.; BEWLEY, J. D. Proline accumulation in flooded and wilted sunflower and the effects of benzyladenine and abscisic acid. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 53, n. 23, p. 2893-2896, 1975.

WAMPLE R. L.; DAVIS, R. W. Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Plant Physiology**, Rockville, v. 73, n. 1, p. 195-198, 1983.

WANG, C. Y. Physiological and biochemical responses of plants to chilling stress. **HortScience**, Alexandria, v. 17, n. 2, p. 173-186, Apr. 1982.

WARDLAW, I. F. The control of carbon partitioning in plants. **New Phytologist**, London, v. 116, n. 3, p. 341-381, Nov. 1991.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, S.; TENAZAWA, K. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. **Tree Physiology**, Victoria, v. 15, n. 11, p. 713-719, Nov. 1995.

YANG, S.; TYREE, M. T. A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *Acer saccharum*. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 15, n. 6, p. 633-643, Aug. 1992.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, London, v. 80, p. 209-213, 1955.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrona. **The Biochemical Journal**, London, v. 57, n. 3, p. 508-514, 1954.

YOUSSEF, T.; SAENGER, P. Photosynthetic gas exchange and accumulation of phytotoxins in mangrove seedlings in response to soil physico-chemical characteristics associated with waterlogging. **Tree Physiology**, Victoria, v. 18, n. 5, p. 317-324, May 1998.

ZHANG, J.; TOAI, T. VAN; HUYNH, L.; PREISZNER, J.; VAN TOAI, T. Development of flooding-tolerant *Arabidopsis thaliana* by autoregulated cytokinin production. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 6, n. 2, p. 135-144, 2000.

ZRENNER, R.; STITT, M. Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 14, n. 9, p. 939-946, Dec. 1991.