

**SILVANA DA SILVA**

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE TRÊS GRAMÍNEAS  
PROMISSORAS PARA REVEGETAÇÃO CILIAR DE  
RESERVATÓRIOS HIDRELÉTRICOS, SUBMETIDAS A  
DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS**

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

**Orientadora**

**Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Angela Maria Soares**

**LAVRAS**

**MINAS GERAIS – BRASIL**

**1999**

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

Silva, Silvana da

Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos submetidos a diferentes regimes hídricos / Silvana da Silva. – Lavras : UFLA, 1999.

73 p. : il.

Orientador: Ângela Maria Soares.

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Gramínea. 2. Revegetação. 3. Característica fisiológica. 4. Deficiência hídrica. 5. Inundação. 6. Canarana. 7. Setária. 8. Paspalo. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-633.2  
-633.20887

**SILVANA DA SILVA**

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE TRÊS GRAMÍNEAS  
PROMISSORAS PARA REVEGETAÇÃO CILIAR DE  
RESERVATÓRIOS HIDRELÉTRICOS, SUBMETIDAS A  
DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS**

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

**APROVADA em 9 de abril de 1999**

**Profº Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira**

**UFLA**

**Dr. Paulo César Magalhães**

**EMBRAPA**

  
**Prof.ª Dr.ª Angela Maria Soares**  
**(Orientadora)**

**LAVRAS  
MINAS GERAIS - BRASIL**

*A minha mãe, Noêmia; meu pai, Dirceu; meu irmão, Ronaldo; minhas irmãs,  
Nadir, Luciana, meus amores, Kely Aline e Marília e ao meu companheiro de  
todo dia, André.*

*Dedico*

## **AGRADECIMENTOS**

- Em primeiro lugar, agradeço a Deus por ter me dado capacidade para vencer mais essa etapa na minha vida.
- Aos meus pais, Noêmia e Dirceu, pelo amor e carinho, e em especial, a minha mãe, pela interseção a Deus por mim, em suas orações.
- Ao meu companheiro, André, pelo incentivo nos momentos difíceis e por tudo que compartilhamos.
- Ao casal, André e Eva, pela amizade e ajuda durante o tempo de convivência.
- Ao curso de pós-graduação, através do Departamento de Biologia da UFLA, pela oportunidade do curso.
- À professora Ângela Maria Soares, pela orientação, incentivo, ensinamentos e por participar da minha formação profissional.
- Ao professor Luiz Edson Mota de Oliveira, pelo apoio e sugestões neste trabalho.
- Ao Dr. Paulo César Magalhães, pela participação na banca de defesa com suas sugestões.
- Aos professores Amauri, Renato, Donizetti, Ângela e Luiz Edson, pelos ensinamentos passados durante meu curso.
- Aos funcionários de campo, Odorêncio e Joel que tanto me auxiliaram em serviços de campo e pela convivência por esses anos.
- Ao Izonel, Evaristo, Dartagnan e Lena, pelo auxílio em vários momentos, e muito pela convivência nesses anos.

- Aos colegas, Rafael, Rodrigo, Eduardo, Eva, Cláudia, Aline, Cecília e Graziela, pela ajuda durante etapas do meu trabalho.
- Ao professor Evaristo, pela orientação e auxílio na anatomia.
- À professora Valéria, pelo seu talento na confecção de pranchas.
- A minha amiga Eva, pelos momentos de convivência e ao seu marido André pelo grande auxílio na estatística.
- Aos meus amigos de curso, Ana, Guilherme, Dária e Eva, pela companheirismo e momentos agradáveis.
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de estudos.
- A minhas amigas, Lucilene, Rita, Júlia, Bete, Irinéia, Noeme e Mirian, que mesmo distantes estava torcendo por mim.

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO	i
ABSTRACT	ii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO	3
2.1. Revegetação de margens de reservatórios hidrelétricos	3
2.2. Alterações fisiológicas e anatômicas em plantas sob déficit hídrico	4
2.3. Alterações fisiológicas e anatômicas em plantas sob baixa disponibilidade de O <sub>2</sub> no sistema radicular	12
3. MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1. Aspectos gerais	15
3.2. Características avaliadas	23
3.3. Delineamento e análise estatística	29
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	31
4.1. Características biofísicas	31
4.2. Características bioquímicas	42
4.3. Características anatômicas	49
5. CONCLUSÕES	54
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
ANEXOS	69

## RESUMO

Silva, S. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos submetidas a diferentes regimes hídricos. Lavras: UFLA, 1999, (Dissertação – Mestrado em Agronomia – Área de concentração Fisiologia Vegetal).\*

O objetivo deste trabalho foi avaliar características fisiológicas e anatômicas de três gramíneas (*Echinochloa pyramidalis*, *Setaria anceps*, *Paspalum paniculatum*) submetidas a três regimes hídricos. Visando assim, obter informações sobre adaptações fisiológicas e/ou anatômicas dessas espécies, potencialmente promissoras, para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, que apresentam condições contrastantes em relação ao regime hídrico. O trabalho foi desenvolvido em casa-de-vegetação na Universidade Federal de Lavras, Lavras/MG, sendo as plantas cultivadas em vasos, submetidas a diferentes regimes hídricos: com regas diárias (tratamento irrigado); com suspensão da rega (tratamento não irrigado). Parte das plantas que passaram pela suspensão da rega foram, posteriormente, submetidas a um tratamento que constituiu da submersão do sistema radicular, que foram utilizadas para as comparações anatômicas. Nos tratamentos irrigado e não irrigado foram avaliadas a condutância estomática; potencial hídrico foliar antes do amanhecer; transpiração; eficiência fotoquímica do fotossistema II; teores de aminoácidos, amido, proteínas, açúcares solúveis totais (AST), açúcares redutores (AR) em lâminas foliar; crescimento em altura da planta, produção de matéria seca e algumas características anatômicas. O potencial hídrico foliar mostrou-se uma medida sensível à baixa disponibilidade de água, apresentando valores próximos de  $-3,0$  MPa para o tratamento não irrigado ao final do período experimental. Apresentando diferenças significativas, para as três espécies, entre os tratamentos irrigado e não irrigado, sendo ao 5<sup>o</sup> dia após a suspensão da rega para canarana e setária e ao 7<sup>o</sup> dia para o paspalum. A condutância estomática e transpiração em todas espécies e tratamentos variaram de acordo com o déficit de pressão de vapor. As espécies apresentaram sintomas visuais de sensibilidade à baixa disponibilidade de água, murcha para a canarana e a setária e enrolamento foliar para o paspalum. Os teores de AR e AST foram mais afetados pela baixa disponibilidade de água no solo. O acúmulo de amido e eficiência fotoquímica não foram influenciados pela condição de baixa disponibilidade de água, sugerindo ausência de alteração na atividade fotossintética. Os cortes anatômicos mostraram que todas as espécies estudadas sofreram modificações em relação ao número e espessamento das células das camadas da epiderme, exoderme e endoderme, em condições de baixa disponibilidade de água. Essas alterações também foram observadas em condições de submersão do sistema radicular, acrescentadas de aumento na proporção de aerênquimas no córtex e esclerificação do parênquima medular. As adaptações observadas nas espécies estudadas, certamente contribuem para explicar a ocorrência dessas espécies em áreas, que passam por períodos de seca e inundações sucessivas.

\*Comitê de Orientação: Ângela Maria Soares – UFLA (Orientador), Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA

## ABSTRACT

Silva, S. Physiological responses of promising grasses for sideline revegetation of hydroelectrical reservoirs subjected to different water regimes. Lavras: UFLA, 1999, (Dissertation – Master in Agronomy – Plant Physiology).\*

The objective of this work was to evaluate physiological and anatomical characteristics of three grasses (*Echinochloa pyramidalis*, *Setaria anceps*, *Paspalum paniculatum*) submitted to three water regimes. Aiming to obtain information about physiological and anatomical adaptations of those species, potentially promising for sideline revegetation of hydroelectrical reservoirs, that has contrasting water regimes. This work was carried out in greenhouse at Federal University of Lavras (UFLA), Lavras/MG. The plants cultivated in pots were submitted to different water regimes: irrigated and not irrigated treatments. Some of the not irrigated plants were, later on, submitted to the submersion of its roots, and were used for anatomical comparisons. The plants of the irrigated and not irrigated treatments were evaluated for: stomatal conductance; predawn leaf water potential; transpiration; photochemical efficiency of the photosystem II; levels of amino acids, starch, proteins, total soluble sugars, reducing sugars in leaves; plant growth in height, production of dry matter and some anatomical characteristics. The predawn leaf water potential was sensitive water deficit, with values close of -3,0 MPa in the non-irrigated treatment at the end of the experimental period, with significant differences in the treatments at the fifth day for *E. pyramidalis* and *S. anceps* and at the seventh day for *P. paniculatum*. The stomatal conductance and transpiration of the studied species and treatments varied with agreement with the pressure vapor deficit. The species presented visual symptoms of sensibility to water deficit: wilting in *E. pyramidalis* and *S. anceps* and leaf rolling in *P. paniculatum*. The reducing sugar and total soluble sugar content were most affected by low soil water levels, however, the accumulation of starch and photochemical efficiency were not influenced by this condition, suggesting no alteration of the photosynthetic activity. The transversal sections showed differences in cell number and width at the epiderm, exoderm and endoderm caused by oxygen deprivation in all species. These alterations were also observed in root submersion, with increased aerenchyma proportion in the cortex and medular parenchyma esclerification. The adaptations observed in the studied species, certainly contribute to explain their occurrence areas with alternate drought and flooding periods.

---

\* Guidance Committee: Angela Maria Soares – UFLA (Advisor), Luiz Edson Mota de Oliveira – UFLA

## 1. INTRODUÇÃO

Sabe-se que há no mundo cerca de oitocentas mil barragens nos rios que correm pelos cinco continentes. Dessas, cerca de quarenta e cinco mil atingem mais de quinze metros de altura, denominadas, por isso, “grandes barragens”.

Tendo-se conhecimento que em países em desenvolvimento há uma enorme carência em eletricidade, a construção de usinas hidrelétricas pode ser, segundo Goldemberg, em artigo publicado em “O Estado de São Paulo” de 06/04/1999, a única ou a melhor opção disponível.

Contudo, a construção de reservatórios hidrelétricos – grandes ou pequenos – afeta o curso normal dos rios e pode dar origem a problemas sociais, ambientais ou econômicos, dependendo do local onde são construídos. Pode-se mencionar, como problema ambiental, o desequilíbrio do ecossistema aquático e, também, dificuldades para a implantação e o estabelecimento de vegetação ciliar.

Para as companhias hidrelétricas, a resolução dessa questão ambiental, principalmente, com relação à recomposição da cobertura vegetal, além do aspecto ecológico, também tem importância à manutenção da vida útil dos reservatórios de água, uma vez que as áreas marginais sem cobertura vegetal, podem sofrer erosão, o que contribui para o assoreamento dos mesmos.

Também, as áreas marginais a represas, além dos danos causados pela retirada da camada superficial do solo, estão sujeitas aos efeitos das inundações periódicas, seguidas – paradoxalmente – por períodos característicos de restrição de água no solo.

Portanto, se o desenvolvimento das plantas é condicionado pela disponibilidade de recursos naturais, como a água e os nutrientes, como revegetar?

Em geral, as pesquisas relacionadas ao déficit hídrico e ao excesso de água no solo têm sido desenvolvidas, com ênfase a espécies de interesse agrônômico, visando a obter cultivares tolerantes a curtos períodos de estresse. Verifica-se que são poucos os estudos com o objetivo de recomendação de espécies que suportem, tanto a baixa disponibilidade de água no solo como o excesso, estresses esses característicos das áreas marginais a reservatórios hidrelétricos.

Essas considerações evidenciam a importância de estudos que visem a avaliar, a partir de características fisiológicas, o comportamento de diferentes espécies a essas condições adversas. Fornecendo, assim, subsídios necessários para recomendação de espécies para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos. Nesse contexto, é interessante buscar compreender as estratégias fisiológicas de espécies, cujo habitat natural é marcado por condições semelhantes às alterações observadas nas áreas marginais de reservatórios hidrelétricos, ou seja, secas e inundações periódicas.

Na área do reservatório de Camargos – Itutinga/MG, de propriedade da CEMIG, alguns trabalhos têm sido desenvolvidos, tanto com espécies herbáceas e lenhosas; nativas e exóticas, com o objetivo de obter informações úteis para revegetação das áreas marginais. Aspectos, tais como, fertilidade, inundação total ou parcial, deficiência hídrica, abordados nesses estudos, permitiram revelar algumas gramíneas promissoras, entre elas, *Echinochloa pyramidalis*, *Setaria anceps*, *Paspalum paniculatum* (Oliveira, 1998).

Com a hipótese de que o estabelecimento dessas espécies em condições de secas e inundações periódicas está relacionada à capacidade de desenvolver estratégias para suportar essas condições adversas ao seu desenvolvimento, esse trabalho teve como objetivo avaliar características fisiológicas e anatômicas de três gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos (*Echinochloa pyramidalis*, *Setaria anceps*, *Paspalum paniculatum*) submetidas a

diferentes regimes hídricos. Espera-se, portanto, com esse estudo, obter informações sobre adaptações fisiológicas e/ou anatômicas dessas espécies promissoras para a revegetação de áreas marginais a reservatórios hidrelétricos.

## **2. REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1. Revegetação de margens de reservatórios hidrelétricos**

A variação do nível da água de alguns reservatórios hidrelétricos permite a formação de faixas de solo, geralmente sem cobertura vegetal, que são denominadas faixas de depleção. Essas áreas são caracterizadas por regimes hídricos, distintos ao longo do ano, em função da necessidade do reservatório principal e à precipitação.

A erosão provocada pelas marolas durante a precipitação e pelo deplecionamento, em função da declividade e das características do solo predominante na faixa de depleção, pode causar o carreamento de partículas sólidas. Esses fatores contribuem para uma diminuição da vida útil do reservatório, devido ao assoreamento (Salvador, 1986).

As áreas de depleção possuem algumas particularidades que devem ser consideradas em programas de revegetação de ambientes modificados. O deplecionamento do nível da água origina, em suas margens, um ecossistema heterogêneo, no tempo e espaço, marcado em termos de regime hídrico, por situações extremas de déficit hídrico e excesso de oferta de água. Esta heterogeneidade é caracterizada pelas diferenças na composição da comunidade de plantas, sendo que, muitas espécies resistentes à inundação não são encontradas onde a seca é severa e espécies resistentes à seca não se encontram em ambientes inundados (Mc Naughton 1983; Medina e Motta 1990; Bertness,

Wikler, Chatkpt, 1992;). Entretanto, existem algumas espécies que são encontradas em áreas com regimes hídricos contrastantes, passando por períodos definidos de seca e inundação (Heathcote, Davies, Etherington, 1987, Knapp et al. 1993).

O déficit hídrico e o excesso de água promovem alguns efeitos comuns e outros distintos sobre as plantas. Entretanto, existem muitas diferenças nos efeitos fisiológicos dos dois fatores, possibilitando, assim, uma seleção de espécies tolerantes. Embora em alguns ambientes as plantas cheguem a experimentar ambos estresses, existem poucos trabalhos na literatura que estudam espécies que apresentam estratégias que permitam a adaptação destas ao déficit hídrico e excesso de oferta de água.

## **2.2. Alterações fisiológicas e anatômicas em plantas sob déficit hídrico.**

A disponibilidade de água limitante do solo é uma das principais condições adversas, responsáveis por vários distúrbios biofísicos e bioquímicos capazes de influir significativamente no crescimento e desenvolvimento das plantas. O grau da injúria causado pelo estresse hídrico depende, em considerável extensão, da espécie, do estágio de desenvolvimento, da parte da planta considerada e também da duração do estresse.

Uma planta é considerada tolerante à baixa disponibilidade de água no solo quando desenvolve uma ou mais das seguintes estratégias: (1) habilidade para limitar os danos durante a seca; (2) habilidade para manter a integridade de macromoléculas e membranas pelo acúmulo de proteínas de estresse hídrico e solutos compatíveis; (3) habilidade para recuperar rapidamente os danos ocorridos durante o déficit hídrico; (4) minimizar o acúmulo de toxinas e danos de radicais livres, gerados, quando o metabolismo torna-se prejudicado (Bewley e Krochko, 1982; Vertucci e Farrant, 1995; Sherwin e Farrant, 1996). As

gramíneas são bem sucedidas em ambientes adversos devido a seu crescimento rápido durante os períodos de maior disponibilidade de água no solo, e, também, extraindo água do mesmo solo quando esta tem seu suprimento restrito, e, sobrevivendo, assim, a longos períodos de seca. (Bittman e Simpson, 1989)

O estado hídrico da planta é resultado da interação de vários fatores: demanda evaporativa da atmosfera, estado hídrico do solo, densidade e distribuição do sistema radicular e processos fisiológicos (Clark e Hiler, 1973). Para se caracterizar o estado hídrico foliar, alguns métodos indiretos têm sido utilizados. Estes incluem, entre outras, avaliações de murcha, mudanças na coloração, enrolamento foliar, temperatura, espessura, condutância estomática, potencial hídrico e taxa fotossintética. Diante da dificuldade de realização de medidas em outras partes da planta, ou mesmo de outras características indicadoras do estado hídrico, o potencial hídrico das folhas obtido com a bomba de pressão, tem sido amplamente utilizado para avaliar a turgescência das plantas (Turner, 1986). Essa utilização, segundo Millar, Gardner, Goltz (1971) é devido a sua influência mais direta nos processos metabólicos comparado a outra característica de avaliação do déficit hídrico. Mesmo sendo o potencial hídrico a variável mais examinada nos estudos sobre relações hídricas, e considerado como o responsável pelo controle direto da perda de água pela planta, essa função é conferida aos reguladores hormonais e a pressão de turgor nas células-guardas (Winkel e Rambal, 1990).

O movimento estomático é o meio mais rápido de que a planta dispõe para ajustar-se às variações ambientais a que são submetidas (Passioura, 1982; Chaves, 1991). Dentre os fatores ambientais que afetam a abertura estomática, são destacadas a radiação solar, o déficit de pressão de vapor da atmosfera e a temperatura do ar. Condições favoráveis à fixação de carbono facilitam a abertura estomática, enquanto condições favoráveis à perda de água conduzem ao fechamento. A regulação da abertura estomática ocorre por mecanismos

complexos (Raschke, 1979), parecendo agir, no entanto, no sentido de minimizar as perdas de água, limitando, conseqüentemente, de forma menos intensa o influxo de CO<sub>2</sub> (Cowan e Troughton, 1971).

O controle dos movimentos estomáticos, durante períodos de seca, está envolvido com sinais metabólicos emitidos pelas raízes, decorrentes de alguma perturbação no ambiente solo (Saab e Sharp, 1989; Waringer et al., 1990; Tardieu e Davies, 1992). Essa indicação pode fornecer algumas medidas de disponibilidade futura de água no solo e capacitar a planta a desenvolver um modelo de eficiente utilização da água a longos períodos (Cowan, 1982). O movimento de substâncias químicas, a partir das raízes, pode ser sinais exercendo influência na perda de água pela planta. Essa resposta pode ser detectada antes de uma substancial mudança no transporte de água (Blackman e Davies, 1985). Logo, esses sinais podem levar a uma redução na condutância estomática, como uma resposta precoce ao déficit hídrico, antes de uma redução no potencial hídrico foliar ou no acúmulo de peso fresco (Zhang e Davies, 1989).

Há evidências de que em déficit hídrico a fotossíntese pode ser reduzida pelo fechamento estomático, acarretando um aumento na resistência difusiva à entrada do CO<sub>2</sub> (Boyer, 1976; Kaiser, 1987; Swith e Griffiths, 1993). Esse déficit pode também causar efeitos na bioquímica dos cloroplastos, contribuindo para a queda no desempenho fotossintético (Boyer, 1976; Farquar e Sharkey, 1982). Reduções na concentração intercelular de CO<sub>2</sub> e disfunções bioquímicas do cloroplasto podem reduzir a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> na folha e, com isso, uma redução na eficiência do transporte acíclico de elétrons (Epron e Dreyer, 1993). Diferenças na tolerância à seca entre espécies podem ser devido a particularidades na sensibilidade dos processos fotossintéticos nos tecidos desidratados. Entretanto, não é muito claro se o déficit hídrico foliar tem efeito direto sobre processos fotossintéticos do mesófilo (conversão da energia

fotoquímica e/ou metabolismo do carbono), ou somente efeito indireto via fechamento estomático e subsequentes limitações da difusão do CO<sub>2</sub> para o cloroplasto (Epron e Dreyer, 1990).

A fluorescência da clorofila a, pode ser utilizada na avaliação de danos causados por estresse hídrico. O principal parâmetro utilizado na avaliação destes danos ao sistema fotossintético é a razão  $F_v/F_m$ , onde  $F_v$  é a fluorescência variável e  $F_m$  a fluorescência máxima, que indica a eficiência fotoquímica do fotossistema II. Embora essa razão, normalmente, decresça em plantas submetidas a algum tipo de estresse (Krause e Weis, 1991), alguns autores (Bjorkman e Powles, 1984; Epron e Dreyer, 1990, 1993) não detectaram reduções na eficiência fotoquímica do fotossistema II em plantas sob déficit hídrico, enquanto Cornic e Briantais (1991) observaram um decréscimo nesta eficiência nas mesmas condições. Em gramíneas Heckathorn, DeLucia, Zielinski (1997) utilizando análise da fluorescência, detectou pouco prejuízo fotossintético durante a seca.

O estresse hídrico pode produzir efeito no metabolismo das plantas, levando a um acúmulo ou perda de metabólitos como carboidratos, ácidos orgânicos, ABA e aminoácidos, além de alterar a atividade de enzimas e síntese de proteínas (Maranville e Paulsen, 1970; Marur, Sodek e Magalhães, 1994; Kramer, 1996). Assim, vários processos fisiológicos, tais como, crescimento de células, síntese de parede, metabolismo de nitrogênio e clorofila são afetados. A duração e severidade do estresse, o genótipo e o estágio de desenvolvimento em que a planta se encontra podem tornar ou não estas alterações irreversíveis.

O acúmulo de metabólitos em plantas sob déficit hídrico é conhecido como ajustamento osmótico, que proporciona a planta um abaixamento do potencial osmótico através de um aumento líquido nos solutos intracelular. Esse ajustamento pode auxiliar a planta a manter o turgor, desta maneira, sustentando a alongação celular e expansão de regiões de crescimento com o

desenvolvimento do déficit. (Turner e Jones, 1980; Morgan, 1984; Turner, 1986; Barlow, 1986; Premachandra et al., 1992; Spollen e Nelson, 1994). Esse acúmulo de solutos também pode servir como substrato para respiração durante a seca e retomada do crescimento (Kigel e Daton, 1982). O declínio na taxa de fotossíntese em folhas velhas, devido ao decréscimo na capacidade fotossintética e na interceptação de luz, e o aumento da demanda por assimilados em outras partes da planta, podem ser os responsáveis pela redução na capacidade para osmoregulação em folhas mais velhas (Morgan, 1984). No entanto, as folhas mais velhas, com a senescência induzida pelo estresse, podem servir como fonte de solutos para regiões de crescimento (Scharp e Davies, 1979; Barlow, 1986).

A manutenção ou aumento no conteúdo de açúcares que ocorre em folhas desidratadas parece ser uma consequência de uma regulação coordenada estabelecida entre síntese e translocação de sucrose, hidrólise de amido (Maranville e Paulsen, 1970), síntese por outras rotas ou decréscimos na conversão para outros produtos (Hsiao et al., 1984). Pode ser observado em folhas desidratadas um aumento no conteúdo de açúcares redutores e açúcares solúveis totais (Barlow, Boersma, Young, 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 um ajustamento osmótico (Chaves, 1991).

A planta quando passa por um déficit hídrico ou qualquer outro estresse tem a necessidade de lançar mão de mecanismos para auxiliar na exportação do carbono assimilado e na remobilização de reservas para áreas de crescimento e principalmente para órgãos reprodutivos. Alguns estudos evidenciam uma maior preferência no particionamento para raízes em detrimento da parte aérea quando as plantas são submetidas ao déficit hídrico (Turner 1986; Smit 1992). Segundo Hsiao, Acevedo, Henderson (1973) e Pelleschi, Rocher, Prioul (1997) pode-se

explicar estas reduções diferenciais nas percentagens de acúmulo de matéria seca das raízes, caules e folhas, sugerindo que as raízes podem ser superiores à parte aérea na capacidade de ajustar-se osmoticamente. Um aumento líquido no crescimento da raiz e um aumento na razão raiz/parte aérea em plantas crescendo em condições de baixa disponibilidade de água, pode portanto, ser interpretado como uma importante característica adaptativa. (Sharp e Davies, 1979). O atraso no desenvolvimento em alguns estádios, durante o estresse hídrico pode estar associado com redução na expansão foliar e/ou aumento no particionamento de assimilados para as raízes (Simane, Peacock, Struik, 1993).

As mudanças no particionamento em relação à planta toda pode ocorrer em resposta ao déficit hídrico como alocação de carbono a níveis celular e foliar em respostas ao estresse moderado. Essas mudanças podem ser, a curto período, como aumento na razão sucrose/amido do carbono recentemente fixado e, em longos períodos, como o aumento no pool de compostos de baixo peso molecular; eles são, provavelmente, parte de uma resposta regulatória da planta para manter o turgor em baixa disponibilidade de água.

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 (McPherson e Boyer, 1977; Barlow, 1986; Wardlaw, 1991; Machado e Lagôa, 1994; Caruso et al., 1996; Machado et al., 1996)

O crescimento e fenologia das plantas são afetados pelo déficit hídrico dependendo da duração e intensidade, podendo antecipar seu ciclo de vida ou diminuindo a taxa de crescimento, evitando, assim, uma alta demanda por água nessas condições de limitações hídricas. Essa resposta adaptativa pode ser o resultado de mudanças periódicas na taxa de crescimento e tem sido referida como plasticidades no desenvolvimento ou flexibilidade ontogenética (Van

Andel e Jager, 1981). Segundo Poorter (1989) as plantas com alta taxa de crescimento relativo têm a oportunidade de adquirir uma grande fração do recurso limitante quando comparadas às de baixa taxa de crescimento. Devido a essa baixa taxa de crescimento relativo, as plantas têm menor demanda por recursos e, conseqüentemente, são pouco prováveis de consumir os recursos limitantes. Dessa maneira, resguardam-se para crescimento posterior.

A redução no crescimento é um dos mais notáveis efeitos da restrição hídrica sobre as plantas, principalmente causado por uma inibição da elongação da folha e caule quando o potencial hídrico decresce, sendo este efeito diferente entre espécies (Hsiao, Acevedo, Henderson, 1973; Begg e Turner, 1976). Entretanto, órgãos totalmente expandidos, como folhas maduras, são também afetadas por uma inibição das trocas gasosas fotossintéticas e por modificações metabólicas frequentemente associadas com osmoregulação (Pelleschi, Rocher, Prioul, 1997).

O crescimento foliar requer que as células em expansão mantenham um potencial hídrico menor que o do xilema. Nomani e Boyer (1990a) atribuíram a inibição do crescimento de plantas sob déficit hídrico a um colapso no gradiente de potencial hídrico entre o xilema e o tecido em crescimento. Essa redução no crescimento celular pode acontecer antes mesmo de qualquer mudança no estado hídrico da parte aérea, em resposta à seca no solo (Boyer, 1970; Sharp e Davies, 1979; Kuang, Turner, Henson, 1990; Davies, Tardieu e Trejo, 1994).

Para manter o crescimento durante períodos de seca, as plantas extraem a máxima quantidade de água do solo, através da manutenção de um gradiente de potencial hídrico com o solo, enquanto mantêm o crescimento em baixos níveis de água no tecido (Bittman e Simpson, 1989).

As observações visuais de resistência à seca, em particular, o enrolamento foliar, está relacionado ao potencial hídrico foliar, visto que este enrolamento depende do potencial de turgor das células bulbiformes. Uma

variação no componente osmótico do potencial hídrico foliar poderia influenciar este evidente sintoma do estresse hídrico (O'Toole e Moya, 1978). O enrolamento foliar pode ser uma estratégia para reduzir a transpiração na superfície, mantendo os estômatos em microclima com umidade mais alta, evitando a seca (Turner e Jones, 1980). Esse pode ser prevenido pelo turgescência (Premachandra et al., 1992) e é dependente da habilidade da planta para ajustar-se osmoticamente (Hsiao et al., 1984).

O fato de ocorrer o enrolamento foliar auxilia as gramíneas a minimizar a perda de água pela transpiração durante déficit hídrico. Entretanto, quando as folhas se enrolam, a área foliar efetiva para interceptação de luz é reduzida e a resistência difusiva ao CO<sub>2</sub> é aumentada, ambos poderiam reduzir a fotossíntese. Dessa maneira, ajustamento osmótico que atrasa o enrolamento foliar por abaixar o potencial hídrico das folhas pode ser uma das importantes respostas as quais coletivamente capacitam os processos produtivos das gramíneas para serem mantidos em acentuados déficits hídricos (Cutler, Shahan, Steponkus, 1980a e 1980b; Turner e Jones, 1980).

As respostas do tecido da planta ao estresse hídrico dependem das propriedades fisiológicas dos componentes celulares e das características anatômicas que regulam a transmissão do efeito do estresse hídrico para as células. A diferença nas respostas ao estresse hídrico entre regiões maduras e de crescimento dos tecidos parece ser devido a diferenças anatômicas (Matsuda e Rayan, 1990).

As alterações anatômicas podem ocorrer em plantas sob déficit hídrico, visando a proteger e adaptar as espécies a este estresse. Uma suberização pronunciada da endoderme e exoderme pode ser observada em plantas sob déficit hídrico, protegendo contra dessecação e morte de células corticais (Sharp e Davies, 1985). Segundo Baruch e Mérida (1995) estas alterações são, provavelmente, devido a deposições de ligninas ou suberinas encontradas na

exoderme, endoderme e camadas de células vizinhas ao córtex e medula das raízes.

Os tecidos expostos ao estresse hídrico têm geralmente mostrado uma redução no tamanho celular, aumento no tecido vascular e aumento na espessura da parede celular; uma lignificação (Levitt, 1980; Pitman et al., 1983). A ampliação do tamanho celular é esperada ser mais sensível do que a divisão celular (Levitt, 1980).

Em gramíneas forrageiras Baruch e Mérida (1995) observaram também diferenças no tamanho da área da seção transversal da raiz e proporção de aerênquimas em plantas submetidas ao estresse hídrico. 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 e Fry, 1998). Uma diminuição no tamanho dos vasos do xilema, próximos a epiderme, serve para manter a condução, embora em menores taxas, durante períodos de seca, auxiliando assim, no reabastecimento de vasos maiores enquanto o suprimento de água é renovado (Millar, Duysen, Wilkinson, 1968; Blizzard e Boyer, 1980).

### **2.3. Alterações fisiológicas e anatômicas em plantas sob baixa disponibilidade de O<sub>2</sub> no sistema radicular.**

Nos ambientes com excesso na oferta de água no solo, há um estresse pelo decréscimo da concentração de oxigênio no meio (Jackson e Drew 1984), acarretando uma série de distúrbios no metabolismo das plantas que se manifestam através de alterações no crescimento e desenvolvimento (Kozlowski e Pallardy 1984; Crane e Davies 1988b).

A falta de oxigênio afeta a nutrição mineral, a produção e alocação de reguladores de crescimento, a fotossíntese, a respiração e a alocação de

carboidratos. Em decorrência da modificação de vários processos na planta, podem ser observados os seguintes danos: clorose, epinastia e abscisão de folhas, diminuição da taxa de crescimento do caule, hipertrofia do caule, formação de raízes adventícias e/ou superficiais, queda no crescimento de raízes, formação de aerênquimas. Enfim, dependendo da duração e intensidade do estresse causado pela baixa disponibilidade de oxigênio, pode até levar a planta à morte (Kawase, 1981). Alguns desses danos como clorose e murcha de folhas e aparecimento de raízes adventícias foram observados em gramíneas por Platzeck (1989), em arbóreas por Barbosa (1995) e Botelho (1996) em condições de inundação do sistema radicular.

A baixa disponibilidade de oxigênio pode afetar a condutância estomática diminuindo a perda de água pela transpiração e também a assimilação do carbono necessário ao crescimento (Crane e Davies, 1988; Tsukahara e Kozlowski, 1986; Naidoo, 1983). As plantas inundadas apresentam uma rápida redução na taxa fotossintética devido a diminuição da absorção do CO<sub>2</sub> pelas folhas e também pelos danos ocasionados na ultraestrutura dos cloroplastos (Tang e Kozlowski, 1984; Tsukahara e Kozlowski, 1986; Naidoo, 1983).

O grau de tolerância das plantas em condições de solos inundados e/ou encharcados varia entre as espécies (Gibbs e Leitão Filho 1978; Kozlowski 1984) e entre genótipos da mesma espécie (Gill 1970). Muitas espécies arbóreas e herbáceas conseguem sobreviver sob condições de baixa disponibilidade de oxigênio durante o estágio de crescimento vegetativo, enquanto outras morrem nas primeiras semanas de inundação dos solos (Hall e Smith 1955; Crawford e Tyler, 1969).

Nas raízes formadas em condições de excesso de água, as maiores tendências são (a) aumentar o diâmetro; (b) reduzir os pêlos absorventes; (c) ramificar e ter raízes curtas; (d) aumentar o número e a dimensão dos espaços

intercelulares; (e) diminuir o tamanho das células com o aumento da suberização e lignificação das paredes e (f) reduzir o peso radicular o qual contribui para a diminuição da relação raiz/parte aérea (Durbim, 1971). Uma redução acentuada do crescimento da altura da planta, folhas, diâmetro do caule, incremento do peso seco e taxa de crescimento relativo foi observado em *Betula papyifera* (Tsukahara e Kozlowski, 1986). Segundo Voeselek, Blom, Pouwels (1989) o crescimento de planta em condições de solos inundados deve-se, principalmente, à formação de raízes adventícias que são responsáveis por manter a absorção de água e nutrientes da solução do solo.

As plantas tolerantes ao encharcamento e/ou inundação apresentam o desenvolvimento de estruturas morfo-anatômicas que viabilizam a difusão do oxigênio da parte aérea para os tecidos da raiz, representadas pela formação de tecidos aerenquimáticos na porção basal do caule e das raízes e na formação de lenticelas em arbóreas (Kawase, 1981; Lann e Blom, 1990). Essas modificações estruturais nos tecidos na região basal do caule e das raízes estão associadas ao aumento na concentração de etileno nos tecidos e na atividade das celulases, proporcionando um afrouxamento das paredes celulares e com uma conseqüente distribuição dos tecidos do córtex da raiz, formando espaços intercelulares ou aerênquimas, que aumentam a difusão do O<sub>2</sub> atmosférico, mantendo a respiração aeróbica, bem como a absorção de água e nutrientes (Kawase, 1981; Perata e Alpi, 1993; He, Drew e Morgan, 1994).

Baruch e Mérida (1995), observaram alterações provocadas pela inundação, principalmente em relação a proporção de aerênquimas. Em condições controladas, as gramíneas *Brachiaria mutica* e *Echinochloa polystachya* já apresentavam grande parte da sua área do sistema radicular destinada a aerênquimas. Menezes Neto (1994) também observou em plântulas de açaí, que estas apresentaram a formação de aerênquimas mesmo em condições normais de aeração, levando-o a concluir que os aerênquimas são

constitutivos nesta espécie, possibilitando, assim que esta possua elevado grau de tolerância à baixa disponibilidade de oxigênio no solo.

Diante da revisão apresentada, nota-se a existência de efeitos comuns e distintos em plantas sob condições de déficit hídrico e excesso de água. O desenvolvimento de estudos que avalia características fisiológicas e anatômicas, permite uma maior compreensão das possíveis estratégias de adaptação das plantas a essas condições adversas, podendo ser um instrumento para recomendação de espécies a serem utilizadas em programas de revegetação de ambientes com regimes hídricos contrastantes.

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1. Aspectos gerais**

- **Época e localização do experimento**

Este estudo foi conduzido de junho a outubro/98, em casa-de-vegetação no Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras - UFLA, Minas Gerais, a 918 m de altitude, latitude 21°14' S e longitude 45°00' W GRW. A média anual de temperatura do ar é de 19,4°C e as médias anuais de temperatura do ar máxima e mínima são respectivamente de 26,1°C e 14, 8 °C, com precipitação total anual de 1529,7 mm (Brasil 1992). Segundo a classificação climática de Köppen, o clima da região é do tipo Cwa com características de Cwb, apresentando duas estações definidas: seca, de abril a setembro, e chuvosa, de outubro a março.

- **Material vegetal**

As espécies estudadas foram:

- *Echinochloa pyramidalis* Hitchcock & Chase (canarana ereta lisa) é uma espécie de origem não determinada (Figura 1). São plantas perenes e cespitosas, de crescimento e porte elevados, podendo atingir até 4,5 m de altura, rizomatoso; colmos finos, ascendentes, freqüentemente compridos. As folhas são geralmente largas, firmes, com 30 a 60 cm de comprimento e 5 a 25 mm de largura. Apresenta panícula ereta, densa, com numerosas espiquetas aglomeradas. É uma gramínea rústica, bastante enfolhada, encontrada às margens de rios ou locais encharcados. Apesar de preferir condições de solo alagados, ela pode vegetar bem em locais secos. É propagada por mudas enraizadas ou pedaços de colmos já que a produção de sementes férteis é insignificante (Alcântara e Bufarah, 1988).

- *Setaria anceps* Stapf ex. Massey (setária) é uma espécie de origem africana (Figura 2). São plantas perenes, cespitosas, com rizomas muito curtos e 1,5 a 2,0 m de altura. As folhas são largas, glabras, com bainha larga e quilhada. A inflorescência é do tipo panícula contraída, coloração marron-alaranjado-escura. Adapta-se a regiões de precipitação acima de 760 mm/ano e tem pouca exigência quanto à fertilidade do solo. Essa espécie tolera a umidade excessiva, baixas temperaturas e resiste bem à seca tendo a se manter verde na seca. É propagada por sementes provenientes de fertilização cruzada (Alcântara e Bufarah, 1988).

- *Paspalum paniculatum* L. (paspalo-paniculado) é uma espécie originária da América do Sul (Figura 3). É uma planta perene, ereta, densamente perfilhada, com 20 a 50 cm de altura. Apresenta colmo glabro, estriado, com nós ciliados. Folhas com bainha verde clara e ciliada na base. A inflorescência é em panículas esverdeadas, formadas por muitos ráceros. As espiquetas são

inseridas alternadamente aos pares. Prefere locais com boa umidade e com iluminação difusa ou com sombreamento parcial, desenvolve-se sob inundação parcial da parte aérea. Propagação por sementes e através de rizomas (Bacchi, Leitão Filho e Aranha, 1972).

Estas espécies foram selecionadas com base em estudos anteriores desenvolvidos em áreas de depleção do reservatório de Camargos, município de Itutinga/MG, de propriedade da CEMIG, onde se destacaram no plantio experimental nessas áreas após inundações e deplecionamentos sucessivos, suportando uma variação anual na oferta de água, tendo com isso uma sustentabilidade na área (Oliveira, 1998).



FIGURA 1. Prancha da espécie *Echinochloa pyramidatis* Hitchcock & Chase



FIGURA 2. Prancha da espécie *Setaria anceps* Stapf ex. Massey



FIGURA 3. Prancha da espécie *Paspalum paniculatum* Linn.

## • Implantação e condução do experimento

As plantas utilizadas neste estudo foram produzidas a partir de propágulos assexuados (mudas), os quais foram retirados de plantas existentes em campo experimental do Departamento de Biologia/UFLA.

Em julho/98, os propágulos foram plantados em vasos, contendo 5Kg de substrato, constituído de solo, areia e matéria orgânica (esterco de curral) na proporção 2:1:1, foram acrescentadas 12,5 g/vaso de super fosfato simples. Até a indução dos tratamentos, foram realizadas regas diárias nas plantas, mantendo o solo próximo da capacidade de campo.

O experimento foi constituído por seis tratamentos. Para cada espécie (canarana, setária e paspalo) foram selecionados dois conjuntos de 8 vasos, com 4 perfilhos/vaso. Um conjunto de vasos foi mantido com rega diária durante o período experimental (tratamento irrigado), enquanto o outro conjunto teve a suspensão da rega (tratamento não irrigado), marcando o início do experimento, que encerrou aos 12 dias após a suspensão da rega, quando as plantas apresentavam sintomas de murcha e enrolamentos acentuados. Após esse período, 6 vasos de cada espécie foram levados para tanques de concreto (300 cm x 100 cm x 60 cm) utilizados em estudos de inundação, onde permaneceram em submersão do sistema radicular por 30 dias, com o objetivo de avaliar as características anatômicas dessas plantas quando expostas à submersão do sistema radicular.

Para caracterização das condições ambientais da casa-de-vegetação, durante a condução do experimento, a temperatura e umidade relativa do ar foram registradas com o auxílio de um termoigrógrafo (FUESS). A temperatura média ( $T_m$ ) e umidade relativa média ( $UR_m$ ) diárias (Figura 4), foram determinadas a partir dos registros de temperatura (T) e umidade relativa (UR)

obtidos, através do termoigrógrafo, utilizando-se as equações propostas pela Organização Mundial de Meteorologia (O. M. M.),

$$T_m = (T_9 + 2 \times T_{21} + T_{\max} + T_{\min})/5$$

$$UR_m = (UR_9 + UR_{15} + 2 \times UR_{21})/4$$

onde os valores subscritos correspondem ao horário de registro,  $T_{\max}$  e  $T_{\min}$  são a temperatura máxima e mínima, respectivamente, do período de 24 horas.

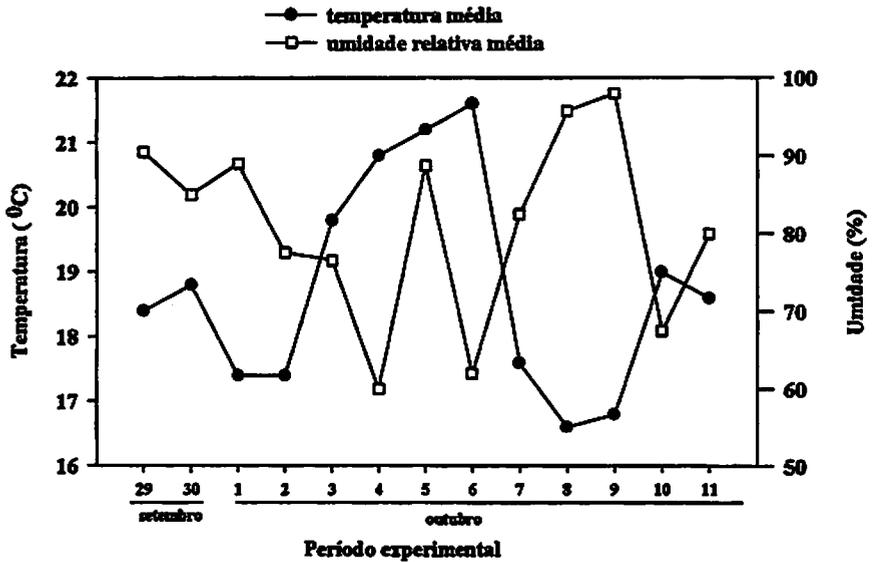


FIGURA 4- Médias diárias de umidade relativa e temperatura do ar , registradas no interior da casa-de-vegetação durante a condução do experimento. UFLA, Lavras-MG. 1999.

### 3.2. Características avaliadas

- **Características biofísicas**

Vários ensaios preliminares foram realizados a fim de se estabelecer qual folha e horário do dia seria mais representativo para se fazer as avaliações biofísicas com observações a cada três horas no período diurno.

Ao longo do período experimental, foram avaliadas periodicamente as seguintes características: condutância estomática ( $g_s$ ), transpiração ( $E$ ), radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura foliar, temperatura da cubeta e a umidade relativa da cubeta (utilizados para cálculo do déficit de pressão de vapor-DPV), utilizando-se um porômetro (Steady State Porometer, Licor. 1600M); potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) utilizando-se a câmara de pressão (soil moisture - Modelo 3005); e a eficiência fotoquímica do fotossistema II utilizando-se um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser, Hansatech, King's Lynn, Nor Kfolk, UK).

As avaliações com o porômetro foram feitas entre 11:00 e 12:00 horas, a cada dois dias após a suspensão da rega (DASR). A escolha do horário de observações foi devido a elevada demanda atmosférica, característica desse horário. Essas avaliações foram realizadas para todas as espécies utilizando-se de "folha 0" (Figura 5), com uma mesma orientação cardeal em relação à radiação solar incidente, na face abaxial, já que essa face apresenta o maior número de estômatos.

O potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) foi medido antes do nascer do sol (5:00 a 6:00), nos mesmos dias das avaliações com o porômetro.

A máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (razão  $F_v/F_m$ , onde  $F_v = F_m - F_0$  e  $F_m$  = fluorescência máxima;  $F_v$  = fluorescência variável e  $F_0$  = fluorescência mínima) foi avaliada após um período de 30 minutos de adaptação

ao escuro, pela medição da fluorescência rápida "in vivo". Essas avaliações foram realizadas também em "folhas 0", entre 12:00 e 13:00 horas, em quatro plantas de cada espécie e uma folha por indivíduo para cada tratamento.

Para avaliar o crescimento das plantas, foram analisadas as seguintes características: altura da planta e matéria seca da parte aérea e raiz

O crescimento em altura foi avaliado medindo-se a distância entre a borda do vaso até o ápice da folha mais nova com a lígula em formação, ainda encartuchada, a cada dois dias após a suspensão da rega. Ao término do experimento, as plantas foram coletadas e separadas em parte aérea e sistema radicular. Em seguida, todo material vegetal foi levado à estufa a 70°C até adquirir massa constante, logo após, pesado para obtenção da matéria seca (MS).

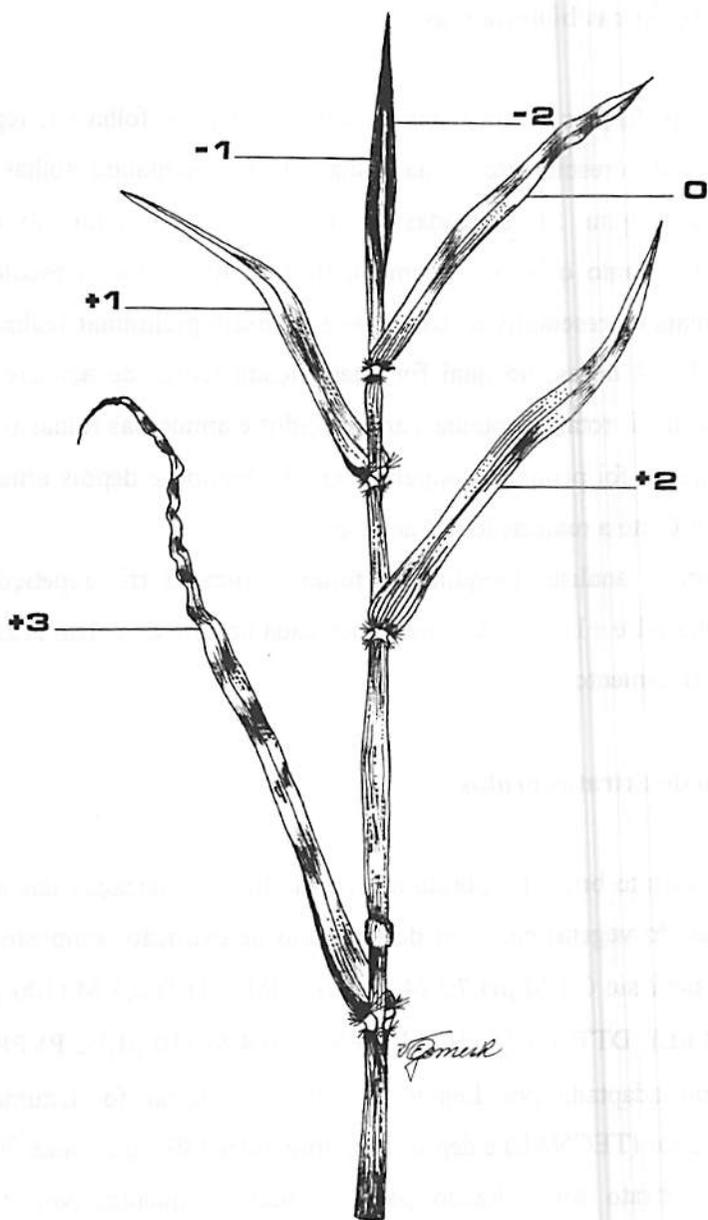


FIGURA 5. Diagrama da parte aérea de uma gramínea indicando as folhas utilizadas para as amostragens (Oliveira, 1985). UFLA, Lavras-MG. 1999.

- **Características bioquímicas**

As avaliações foram feitas na lâmina foliar de folha -1, representando uma região de crescimento, e na folha +1, representando folhas totalmente expandidas (Figura 5), coletadas às 12:00 e 24.00 horas ao término do experimento. Tanto o horário, como o tipo de folha, foram escolhidos como sendo os mais representativos, com base em ensaio preliminar realizado durante um ciclo de 24 horas, no qual foi quantificado teores de açúcares redutores, açúcares solúveis totais, proteínas, aminoácidos e amido nas folhas (-2, -1, 0, +1, +2). O material foi primeiro congelado em N<sub>2</sub> líquido e depois armazenado em freezer -86°C até a realização das análises.

Para as análises bioquímicas foram realizadas três repetições de cada tipo de folha (-1 e +1) de cada espécie por cada horário de coleta (12:00 e 24:00) e em cada tratamento.

#### **Obtenção de extratos brutos**

O extrato bruto foi obtido através da homogeneização das amostras de 0,5 g de tecido vegetal em 5 ml de um meio de extração composto de tampão fosfato de potássio 0,1 M pH 7,5 (4,82 ml), ClMg 6H<sub>2</sub>O 0,5 M (100 µL), EDTA 0,1 M (50 µL), DTT 1,0 M (10 mL), PMSF 0,4 M (10 µL) e PVPP (100 mg), metodologia adaptada por Lemos (1996). O material foi triturado em um microtriturador (TECNAL) e depois centrifugado a 18000g durante 20 minutos a 4°C. Este extrato foi utilizado para as análises quantitativas de açúcares redutores, açúcares solúveis totais, proteínas e aminoácidos.

### **Açúcares redutores (AR)**

Para a quantificação destes açúcares, foi utilizada a metodologia descrita por Miller (1959), usando para a oxidação destes, o ácido 3,5-dinitrosalicílico (DNS). Utilizou-se uma alíquota de 100  $\mu\text{L}$  do extrato bruto, 1400  $\mu\text{L}$  de água destilada e 1000  $\mu\text{L}$  do reagente DNS. Depois de homogeneizada, a mistura foi levada ao banho-maria por 5 minutos a 100°C, e, depois, as amostras foram lidas em espectrofotômetro a 540 nm.

### **Açúcares solúveis totais (AST)**

A metodologia utilizada para a quantificação dos açúcares solúveis totais foi descrita por Yemm e Willis (1954). Adicionou-se uma alíquota de 10  $\mu\text{L}$  do extrato bruto, 990  $\mu\text{L}$  de água destilada e 2,0 mL do reagente antrona, composto de 20 mg de antrona, 0,5 mL de  $\text{H}_2\text{O}$  e 10 mL de  $\text{H}_2\text{SO}_4$  concentrado. Após agitação, os tubos foram levados para aquecimento à 100°C por 5 minutos e depois as amostras foram lidas em espectrofotômetro a 620 nm.

### **Proteínas**

A determinação de proteínas foi realizada pelo método de Bradford (1976). Alíquotas de 100  $\mu\text{L}$  do extrato foram tomadas e 5mL do reagente Comassie, constituído de 0,01% de Comassie Blue G-250, 8,5% de ácido fosfórico e 4,7% de etanol. Após esse procedimento, as amostras foram homogeneizadas e lidas em espectrofotômetro a 595 nm.

## **Aminoácidos**

A metodologia utilizada para a determinação dos teores de aminoácidos foi aquela descrita por Yemm e Cocking (1955). Adicionou-se uma alíquota de 0,05 mL de extrato bruto, 0,95 mL de água destilada, adicionando 1,7 mL de uma solução contendo: 0,5 mL de tampão citrato de sódio 0,2 M pH 5,0; 0,2 mL de ninhidrina a 5% (p/v) dissolvida em metil celosolve e 1,0 mL de KCN a 2% (v/v) retirado de uma solução 0,1 M de metil celosolve. Em seguida, os tubos de ensaio foram agitados e colocados em banho-maria a 100°C durante 20 minutos. Após esse período, o material foi deixado à temperatura ambiente para esfriar e, posteriormente, com adição de etanol a 60%, o volume foi completado para 4,0 mL. As leituras foram feitas em espectrofotômetro a 540 nm.

## **Amido**

A quantificação do amido foi realizada usando o método citado por Lima (1998) com modificações. Após o processo de homogeneização e centrifugação do tecido vegetal, já descritos anteriormente, o pelete resultante foi ressuspense em 5 mL de ácido tricloroacético 10% (TCA) e submetido à centrifugação a 12000g durante 30 minutos a uma temperatura de 4°C. Essa operação foi repetida por duas vezes, descartando-se os sobrenadantes. O resíduo do TCA foi, finalmente, ressuspense em ácido perclórico 30% (PCA) e deixado em repouso durante 20 minutos em temperatura ambiente. No sobrenadante, foi realizada a quantificação utilizando a metodologia descrita para açúcares solúveis, sendo utilizadas 500 µL deste extrato.

## • Características anatômicas

Após o término do experimento de baixa disponibilidade de água e também das plantas que permaneceram em submersão do sistema radicular durante 30 dias, foram retiradas amostras da parte mediana de várias raízes, que foram fixadas em FAA-70 (formoldeído + ácido acético + álcool etílico 70%) por 24 horas e conservadas em álcool 70% até o momento de se fazer os cortes.

Os cortes foram efetuados à mão livre, com o auxílio de uma lâmina de barbear e inclusão do material em pecíolo de embaúba, sendo estes submetidos à clarificação em solução de hipoclorito de sódio a 20% de produto comercial, por um período de três a cinco minutos, seguido de três lavagens em água destilada. O material foi, em seguida, neutralizado com solução de ácido acético a 5% por um minuto, repetindo-se as lavagens. A coloração foi efetuada com imersão em corante verde iodo acético, por dois a três minutos, seguindo-se de três lavagens em água destilada e imersão em corante vermelho congo por três a cinco minutos, repetindo-se as lavagens (Dop & Gautié, 1907). Posteriormente foram montadas lâminas semi-permanentes com água glicerinada e feita a lutagem com esmalte. Em seguida, as lâminas foram observadas ao microscópio e fotomicrografadas.

### 3.3. Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi conduzido segundo delineamento de blocos ao acaso, constituído por seis tratamentos: dois regimes hídricos (irrigado e não irrigado), e três espécies de gramíneas, com oito repetições. Cada bloco foi formado por plantas com tamanho uniforme e cada parcela foi constituída por quatro perfilhos iniciais/vaso.

As análises de variância e a comparação de médias, através do teste de Tukey a 5% de nível de significância, foram feitas para variáveis utilizando o programa estatístico MSTAT da Universidade de Michigan (EUA). Para análises das variáveis, matéria seca da parte aérea e da raiz, foi utilizado o modelo de blocos ao acaso com arranjo fatorial  $3 \times 2$  (3 espécies  $\times$  2 regimes hídricos) com quatro repetições. Para as análises de variáveis biofísicas, foi utilizado o modelo de blocos ao acaso com parcelas subdivididas no tempo, com quatro repetições, sendo as parcelas constituídas pelo arranjo fatorial  $3 \times 2$  (3 espécies  $\times$  2 regimes hídricos) e as subparcelas pelas épocas. Já para as variáveis bioquímicas, o modelo utilizado foi de blocos ao acaso com parcelas subdivididas no tempo, com três repetições, sendo as parcelas constituídas pelo arranjo fatorial  $3 \times 2$  (3 espécies  $\times$  2 regimes hídricos), as subparcelas pelas épocas e as sub-subparcelas pelas folhas. As tabelas com os resultados da análise de variância e as médias dos tratamentos encontram-se em anexo.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Características biofísicas

A Figura 6 mostra as condições microclimáticas referentes às observações associadas ao comportamento estomático. Observa-se que o período foi caracterizado por DPV variando entre 0,8-2,5 kPa e níveis de RFA entre 100-400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , condições essas características de uma baixa demanda evaporativa da atmosfera, já evidenciadas pelas informações de temperatura e umidade relativa durante o período experimental (Figura 4).

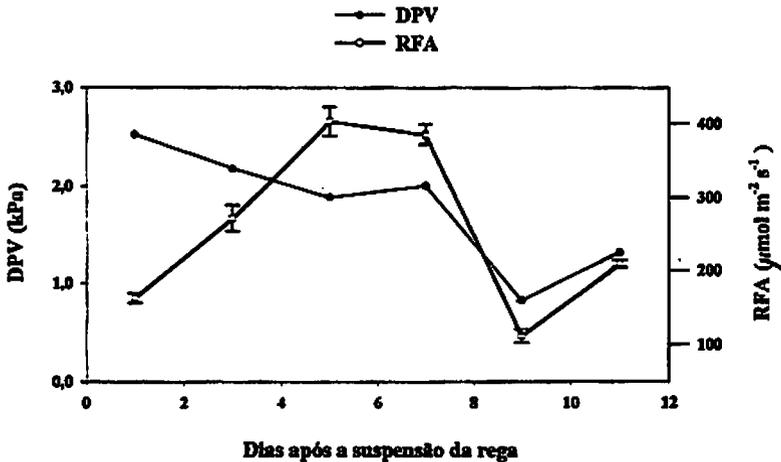


FIGURA 6. Déficit de pressão de vapor e radiação fotossinteticamente ativa durante o período experimental. As barras representam o erro padrão da média de 24 repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.

A Figura 7 mostra os resultados obtidos para potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ), condutância estomática, transpiração e eficiência fotoquímica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) referentes aos tratamentos irrigado e não irrigado. A análise desses resultados mostra que o paspalo se diferenciou das demais espécies com relação ao tempo necessário para manifestar diferenças estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ) entre os tratamentos para o  $\psi_f$ , sendo que essa diferença ocorreu ao nono dia, enquanto que para a canarana e setária ao sétimo dia após a suspensão da rega.

Para as três espécies estudadas, o valor mínimo atingido para o  $\psi_f$  em torno de  $-3,0$  MPa foi observado ao décimo primeiro dia após a suspensão da rega, determinando o fim do experimento. O  $\psi_f$  no tratamento irrigado permaneceu constante nas três espécies, próximo de  $-0,3$  MPa, durante o período experimental.

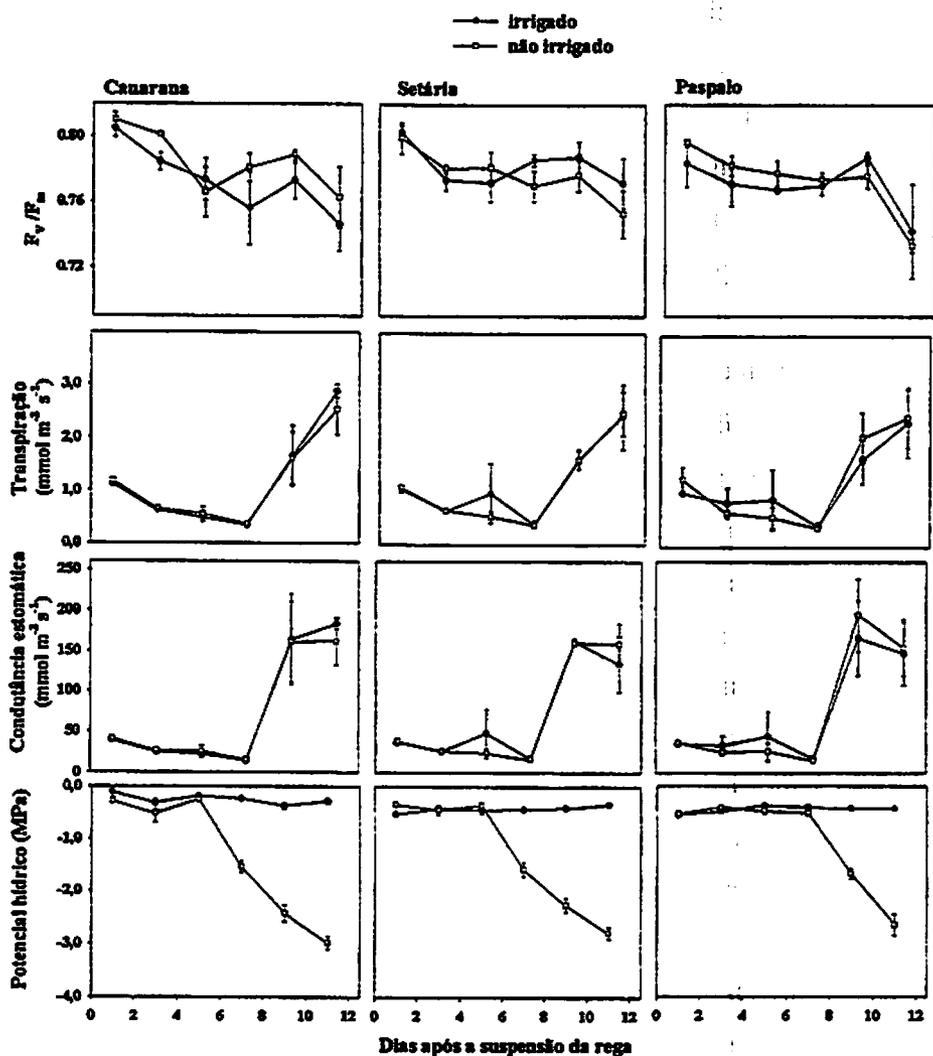


FIGURA 7. Potencial hídrico antes do amanhecer, condutância estomática, transpiração e  $F_v/F_m$  das três espécies estudadas. As barras representam o erro padrão da média de quatro repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.

Os resultados obtidos para a condutância estomática e transpiração não apresentaram diferenças estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ) tanto entre as espécies como entre os regimes hídricos. Entretanto, foram observadas diferenças significativas ao considerar as datas de avaliações. Estas variáveis nos tratamentos irrigado e não irrigado mantiveram-se com poucas variações até o sétimo dia após a suspensão da rega, apresentando, em seguida, um acentuado aumento.

O comportamento da condutância estomática e transpiração não está associado às observações de  $\psi_t$ , uma vez que, no final do experimento, têm-se valores de condutância e transpiração elevados correspondentes a menores  $\psi_t$  observados, próximo a  $-3,0$  MPa, e no início, baixos valores de condutância e transpiração com altos  $\psi_t$ .

Com os resultados obtidos, observa-se que os valores de condutância e transpiração estão associados à curva de DPV, visto que aumentos nestas variáveis ao sétimo dia após a suspensão da rega, correspondem a diminuição no DPV e RFA. Santos (1996), Cairo (1992) e Cascardo, Oliveira e Alves (1993) observaram aumentos similares na condutância estomática em espécies lenhosas em respostas à diminuição no DPV.

Cabe ressaltar que, em condições de alta umidade, o porômetro apresenta limitações na sensibilidade dos sensores, podendo ser uma fonte de erro (McDermitt, 1990). Algumas considerações devem ser feitas com relação à metodologia utilizada: a largura da folha da gramínea é pouco compatível com a área utilizada pelo aparelho; ao longo do período experimental, as folhas apresentavam-se murchas e enroladas, sendo necessário sua abertura, alterando suas condições de exposição à radiação e causando danos mecânicos; a heterogeneidade espacial existente sobre a folha, com relação a quantidade de estômatos, e a abertura estomática.

Observa-se, na Figura 7, que a eficiência do fotossistema II medida pela razão  $F_v/F_m$  não apresentou diferenças estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ) tanto entre tratamentos como entre espécies, permanecendo durante todo o período experimental entre 0,74 e 0,81. Esses resultados evidenciam que a baixa disponibilidade de água não causou danos no fotossistema II, concordando com Bolhar-Nordenkamp et al. (1989), que relatam que valores de  $F_v/F_m$  entre 0,75 e 0,85 são típicos de plantas não estressadas. Heckathorn et al. (1997) trabalhando com gramíneas, sob condições de baixa disponibilidade de água em casa-de-vegetação, obteve valores de  $F_v/F_m$  entre 0,6-0,7 para plantas no tratamento não irrigado, um decréscimo de 4 a 8% comparado às plantas controle, indicando poucos danos no fotossistema II. Em condições de campo, onde o déficit hídrico encontra-se associado a outras condições adversas de ambiente, como temperatura e radiação alta, os danos à eficiência fotoquímica do fotossistema II, podem ser mais evidenciados (Chaves, 1991; Valladares e Pearcy, 1997).

Observa-se, nas Figuras 8 e 9, que não foi encontrada uma relação entre a eficiência fotoquímica com RFA, e com DPV, mostrando que, independente dos valores de RFA e DPV, a eficiência fotoquímica do fotossistema II não foi afetada.

As Figuras 8 e 9 mostram as relações entre o DPV e RFA com a condutância estomática. Observa-se que não foi constatado um comportamento definido, distinguindo o efeito da baixa disponibilidade de água e espécie, evidencia-se apenas uma resposta já esperada, a condutância associada a variações no DPV.

Em radiações mais elevadas, geralmente, o DPV é elevado, características de condições de alta demanda da atmosfera, provocando um aumento na transpiração e um conseqüente fechamento estomático. Como durante o período experimental o DPV atingiu valores de 0,80 kPa, as plantas

responderam a essa diminuição com um aumento na condutância e transpiração, pois a demanda evaporativa era baixa.

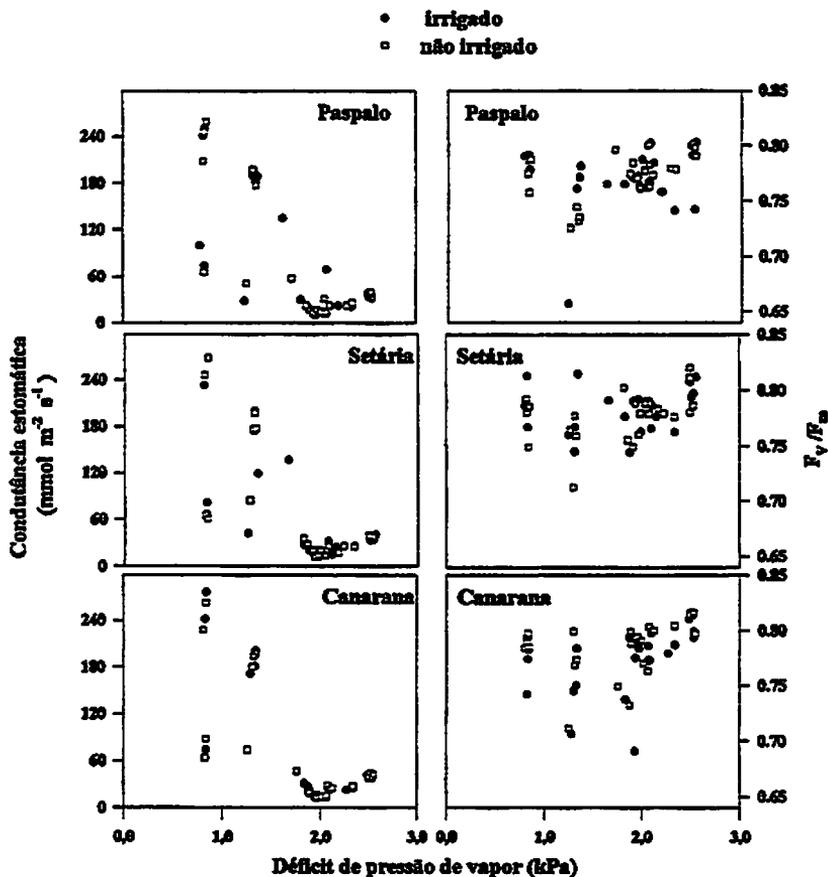


FIGURA 8. Relação entre déficit de pressão de vapor (DPV) e condutância estomática e razão  $F_v/F_m$  nas três espécies estudadas, nos tratamentos irrigado e não irrigado. UFLA, Lavras-MG. 1999.

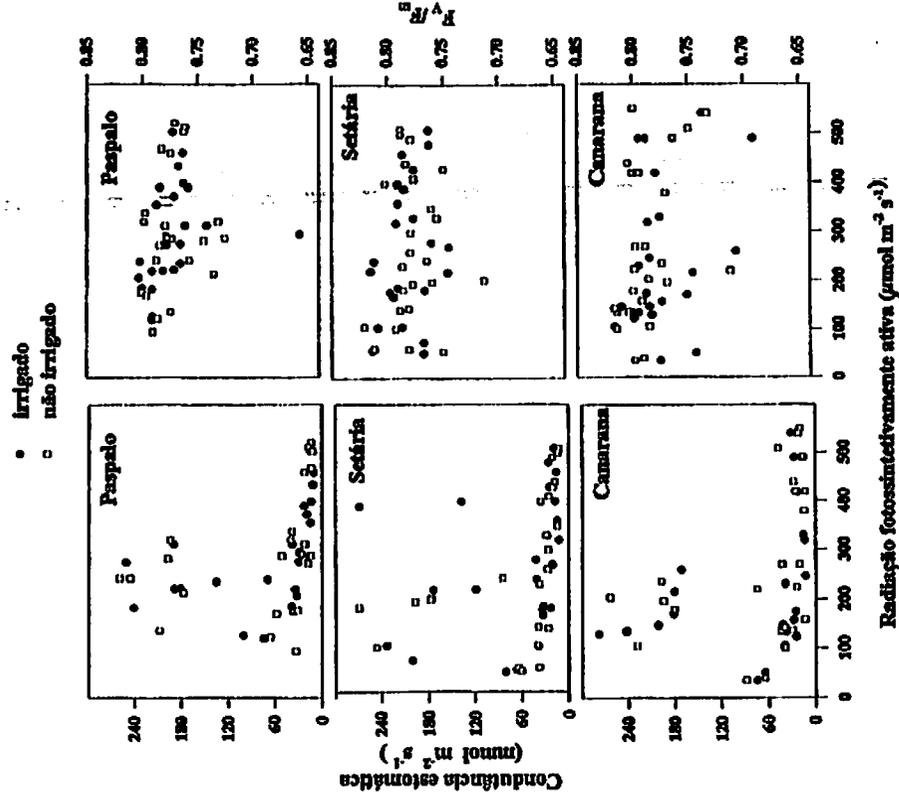


FIGURA 9. Relação entre radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e condutância estomática e razão Fv/Fm nas três espécies estudadas, obtidos durante o período experimental. UFPA, Lavras-MG. 1999.

A Figura 10 evidencia que as espécies canarana e setária atingiram ao 7º dia após a suspensão da rega uma paralisação no crescimento das plantas não irrigadas, coincidindo com o dia no qual as plantas manifestaram diferenças no potencial hídrico entre os tratamentos, enquanto o paspalo, somente ao 9º dia, mostrou uma paralisação, devido a sua capacidade de enrolamento e ajustamento osmótico, evitando uma desidratação mais severa, o que pode ter mantido ainda o crescimento por mais tempo. Segundo Boyer (1988), a paralisação ou lentidão no crescimento pode ser devido a perda de turgor da célula. Observou-se uma paralisação no crescimento das plantas não irrigadas em comparação às irrigadas, mesmo não sendo observadas diferenças na condutância entre os tratamentos. Saab e Sharp (1989) também observaram que a inibição do crescimento em folhas de milho, ao quarto dia de déficit hídrico, foi independente do fechamento estomático, e, provavelmente, causado por sinais diretos provenientes das raízes em solos com baixa disponibilidade de água. Segundo Bradford e Hsiao (1982) a expansão celular é considerada como a característica mais sensível a mudanças precoces no suprimento de água.

Como pode-se observar, o paspalo é uma espécie de crescimento lento, variando a altura em média 10 cm durante o período experimental, enquanto a canarana e setária em média 18 a 25 cm respectivamente. De acordo com Chapim (1980), a vantagem de espécies com crescimento mais lento, em condições de déficit hídrico é devido a baixa demanda por água e nutrientes e portanto, não consome a reserva limitada de água no solo.

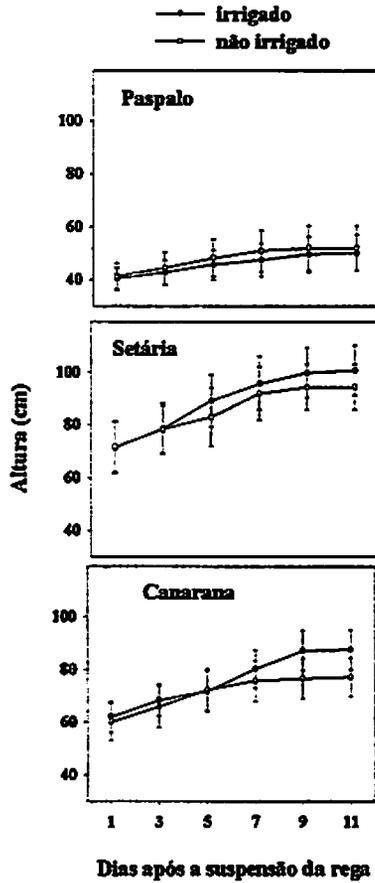


FIGURA 10. Crescimento em altura das três espécies estudadas, dias após a suspensão da rega. As barras representam o erro padrão da média de quatro repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.

A Figura 11 mostra a produção de matéria seca das três espécies estudadas. Observa-se que o acúmulo de matéria seca das raízes e parte aérea das espécies não foram afetados pela baixa disponibilidade de água.

As espécies *paspalo* e *canarana* apresentaram uma maior produção de matéria seca para a raiz, enquanto a *setária* manteve uma equivalência na produção de biomassa entre os dois órgãos vegetativos. Uma grande proporção da biomassa de raízes das três espécies no tratamento não irrigado se deve à produção de raízes finas. Huang e Fry (1998) constataram, também em cultivares da gramínea *Festuca arundinacea* Schreb, um aumento na formação de raízes finas, que poderia ser uma estratégia para as plantas sob déficit hídrico para aumentar a absorção de água e nutrientes com menor gasto de energia quando a água no solo é limitada.

O fato das espécies *paspalo* e *canarana* apresentarem uma maior produção de matéria seca para o sistema radicular, pode ser um aspecto interessante, pois com um sistema radicular abundante capaz de promover a agregação das partículas do solo, pode-se evitar, em grande parte, os processos erosivos (Rodrigues, 1985), além da capacidade de exploração de recursos hídricos e minerais do solo. Tais características podem ser consideradas favoráveis em seleção de espécies para revegetação de áreas marginais a rios e reservatórios. Enfim, áreas que estão sujeitas à erosão.

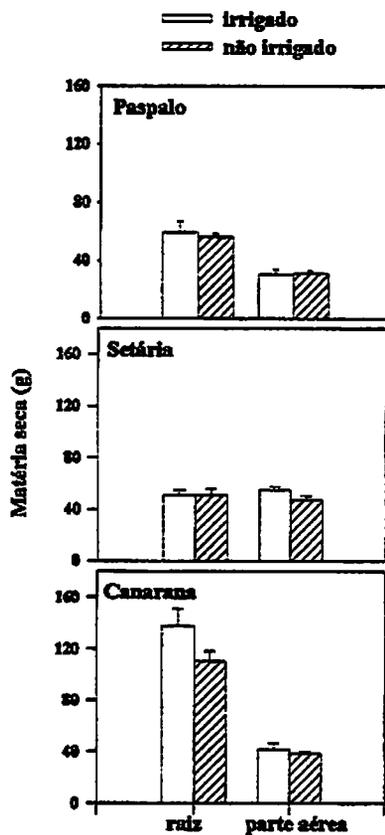


FIGURA 11. Produção de matéria seca da parte aérea e raiz nas três espécies estudadas. As barras representam o erro padrão da média de quatro repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.

## 4.2. Características bioquímicas

Observa-se, na Figura 12, que as plantas não irrigadas da canarana e setária apresentaram uma diminuição no teor de proteínas, mantendo padrão semelhante de comportamento entre horários e idades de folha. Entretanto, observa-se que não ocorreram aumentos significativos nos teores de aminoácidos, com exceção da folha em crescimento da setária ao meio dia, sugerindo que os aminoácidos resultantes da degradação da proteína no tratamento não irrigado tenham sido utilizados como substrato para a respiração desses tecidos ou exportados para outras regiões drenos (Kigel e Daton, 1982).

O paspalo foi a espécie que apresentou o menor teor de proteína, com diferenças estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ) entre folhas, sendo que a folha -1 apresentou o maior teor de proteína em ambos os tratamentos e horários comparado à folha +1. O teor de aminoácidos foi superior nas plantas não irrigadas nos dois horários de coleta e idades de folhas, sugerindo que uma queda no conteúdo de proteína dessa espécie pode aumentar o teor de aminoácidos, e contribuir como um constituinte osmótico, auxiliando na redução do potencial osmótico. Navar-Izzo, Quartacci, Izzo (1990) e Thomas (1991) sugerem que o aumento no aminoácido livre poderia contribuir para a tolerância das plantas ao déficit hídrico através, de um aumento no potencial osmótico, atuando como soluto compatível e mantendo o potencial hídrico do citoplasma em equilíbrio com o potencial hídrico vacuolar.

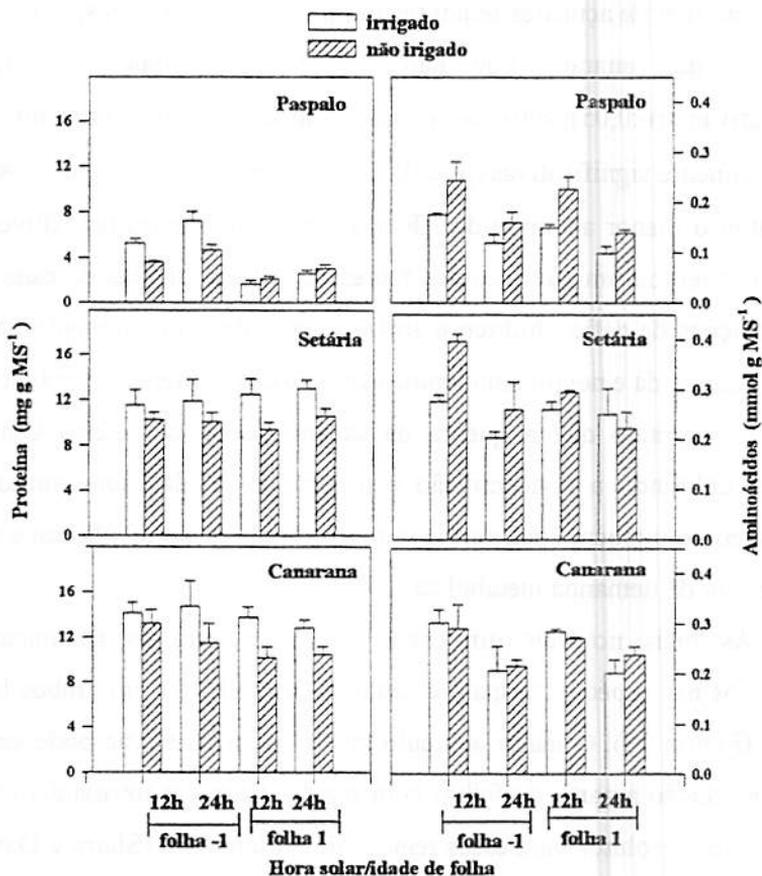
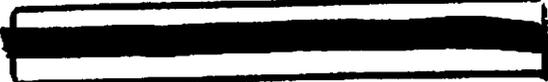


FIGURA 12. Teores de proteínas e aminoácidos em folhas -1 e +1 das três espécies estudadas em dois horários de coleta (12 e 24 horas). As barras representam o erro padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.



Em geral, como mostra a Figura 13, as espécies apresentaram um aumento no teor de açúcares redutores nas plantas não irrigadas, com exceção da folha +1 da canarana que não apresentou diferenças estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ) entre os regimes hídricos. Houve também diferenças estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ) entre as espécies, sendo a canarana a que apresentou o menor acúmulo de AR nas plantas não irrigadas. Oliveira (1985) também observou um aumento nos teores de AR em plantas de cana de açúcar sob condições de déficit hídrico e atribuiu este fato a um aumento na atividade de invertase ácida e neutra simultaneamente ao abaixamento do potencial hídrico do solo, sugerindo que a quebra da sacarose teria um efeito benéfico, não somente dobrando a concentração osmótica da células sem muito gasto de energia, como também contribuiria, a partir da liberação de glicose e frutose, na manutenção da demanda metabólica.

As mais notáveis diferenças de AST entre os tratamentos foram observados nas espécies paspalo e canarana na folha -1 em ambos horários de coletas (Figura 13). O maior acúmulo em folhas mais novas pode ser devido a uma importação a partir de folhas com maior eficiência fotossintética, servindo como fonte de solutos para essas regiões de crescimento (Sharp e Davies, 1979; Morgan, 1984; Barlow, 1986; Premachandra et al., 1992).

Com relação à folha +1, as espécies apresentaram um comportamento semelhante, não mostrando diferenças entre horários de coleta no tratamento não irrigado.

Segundo Premachandra et al. (1992) o aumento na concentração de solutos depende da importação, decréscimo no uso pela respiração, aumento na degradação de macromoléculas ou combinação destes. Os solutos acumulados podem ser utilizados como fonte de energia para uma retomada no crescimento da planta quando esta é reidratada (Rossiello et al., 1981).

As mudanças nas proporções de alguns carboidratos em plantas sob condições de baixa disponibilidade de água no solo, pode ser devido a complexidade nas reações das plantas a esse estresse, podendo a respiração diminuir mais lentamente do que a fotossíntese, provocando essas mudanças (Kramer, 1996).

Modificações no metabolismo podem ser induzidas pela alteração do balanço entre órgãos fonte e dreno. De fato, uma redução precoce da taxa de expansão de folhas jovens pode levar a uma menor demanda do dreno por sucrose, acarretando menor exportação e acúmulo de carboidratos em folhas fonte (Pelleschi et al., 1997).

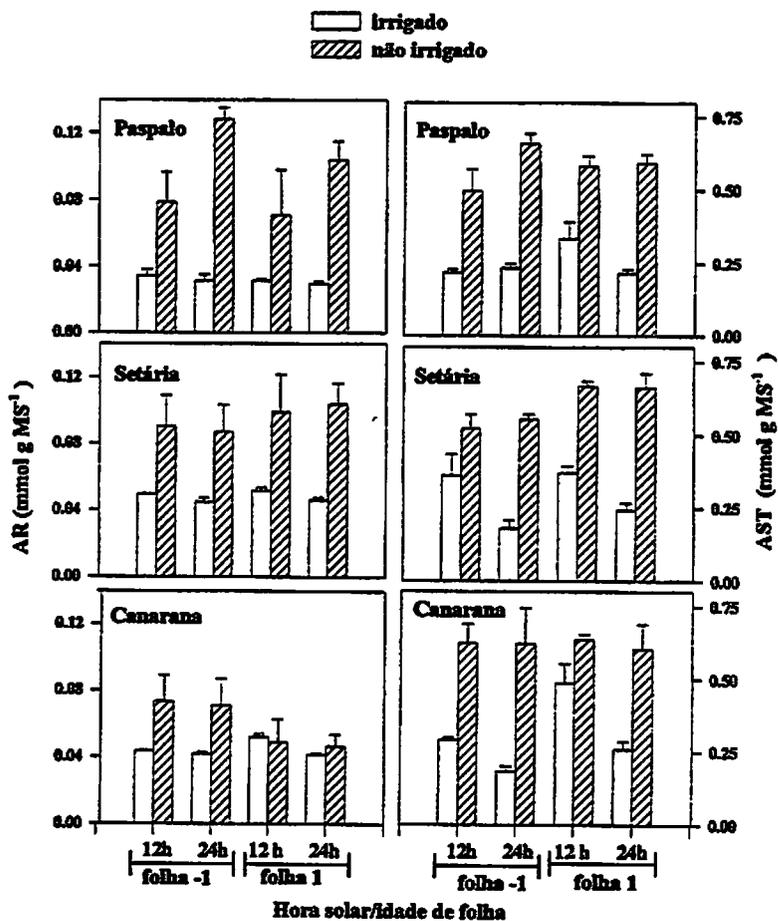


FIGURA 13. Teores de açúcares redutores (AR) e açúcares solúveis totais (AST) em folhas -1 e +1 das três espécies estudadas, nos dois horários de coletas (12 e 24 horas). As barras representam o erro padrão da média de quatro repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.

Os dados de acúmulo de amido das três espécies estão apresentados na Figura 14. Pode-se observar que a folha em crescimento (folha -1) nas três espécies não apresentaram diferenças no acúmulo entre os horários de coleta, somente entre os regimes hídricos. Apesar de ser uma folha jovem, podemos considerar que esta já dispunha de regiões as quais estavam em plena atividade fotossintética, não sendo, portanto, mais um dreno. A folha mais velha (folha +1), totalmente expandida apresentou com exceção da canarana maior acúmulo do que nas folhas mais novas. O aumento no acúmulo de amido também foi observado por Lima (1996) em mudas de eucalipto.

Segundo Maramville e Paulsem (1970), Morgan (1984) e Chaves (1991), plantas sob déficit hídrico apresentam um aumento na hidrólise do amido, caso das plantas que submetidas a esse estresse apresentam alterações no comportamento estomático e fatores relacionados a fotossíntese. Entretanto, como foi mostrado no item 4.1., os dados de condutância estomática, transpiração e eficiência fotoquímica não revelaram fechamento estomático e nem alterações aparentes na fotossíntese, tendo, assim, essas espécies capacidade de acumular amido. O acúmulo pode ter ocorrido devido uma queda na demanda por assimilados, decorrente de um menor crescimento, sendo, então, o carbono assimilado armazenado na forma de amido. Esse acúmulo pode estar também relacionado a dificuldades na exportação de carbono das folhas a outras partes da planta. Este armazenamento na forma de amido, açúcares redutores e açúcares solúveis totais, pode possibilitar às espécies um maior arranque de crescimento após o estresse (Lima, 1996).

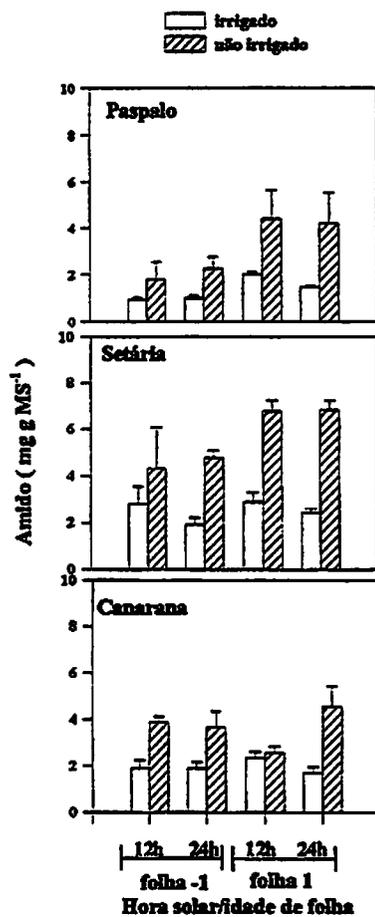


FIGURA 14. Teores de amido em folhas -1 e +1 das três espécies estudadas em dois horários de coleta. As barras representam o erro padrão da média de três repetições. UFLA, Lavras-MG. 1999.

### 4.3. Características anatômicas

Nas espécies canarana e setária como mostra a Figura 15, observou-se nas seções transversais, um tecido de revestimento, formado por uma epiderme uniestratificada e/ou multisseriada, com diferenças anatômicas entre os tratamentos.

Na canarana (Figura 15. a, b, c) observa-se uma epiderme com 2 camadas de células heterodiamétricas no tratamento em submersão do sistema radicular (c); uma camada de célula no tratamento não irrigado (a); duas camadas de células heterodiamétricas no tratamento irrigado.

Na setária (Figura 15. d, e, f) nota-se uma epiderme com 3 a 4 camadas de células heterodiamétricas para o tratamento irrigado (e); 3 camadas heterodiamétricas para o tratamento não irrigado (d) e 2 a 3 camadas de células isodiamétricas para o tratamento em submersão do sistema radicular (f).

Enquanto no paspalo (Figura 15. g, h, i) não foram observadas diferenças no tecido de revestimento, sendo este formado por uma epiderme multisseriada com 2 camadas de células heterodiamétricas.

A exoderme na canarana (Figura 15. a, b, c) possui uma camada de células revestida por uma parede celular bem espessada de lignina e/ou suberina, no tratamento em submersão do sistema radicular (c); nos tratamentos irrigado (b) e não irrigado (a) nota-se uma exoderme com 3 a 4 camadas de células com parede celular espessada com lignina e/ou suberina.

A exoderme do paspalo (Figura 15. g, h, i) possui 2 a 3 camadas de células no tratamento em submersão do sistema radicular (i); duas camadas no tratamento não irrigado (g) e 1 a 2 camadas de células no tratamento irrigado (h), todas com a parede celular espessada com lignina e/ou suberina. Na setária (Figura 15. e, f, g) não foi observada a presença de exoderme.

A exoderme é o termo utilizado para referir-se à camada que ocorre logo abaixo da epiderme da raiz, a qual possui uma lamela de suberina revestida por uma espessa parede celulósica que funciona como um filtro biológico, controlando o fluxo de água e solutos nas raízes (Esau, 1974). A exoderme é comumente encontrada em gramíneas de locais úmidos (Drew, 1990; Justin e Armstrong, 1987). Uma exoderme compacta tem a função de proteger as células do córtex de um colapso proveniente da pressão hidrostática nas raízes submersas (Seago e Marsh, 1989) e também pode proteger contra a dessecação e morte da células do córtex de raízes expostas ao déficit hídrico do solo (Sharp e Davies, 1985).

Baruch e Mérida (1995) trabalhando com a anatomia de quatro gramíneas em condições de seca e inundação, obtiveram resultados semelhantes com relação a espessamento da parede celular da células da endoderme, epiderme, células vizinhas do córtex e medula. Sharp e Davies (1985) e Stasovski e Peterson (1991) também observaram uma suberização da endoderme e exoderme de raízes de milho expostas à baixa disponibilidade de água.

Como a espécie canarana e paspalo são espécies adaptadas a ambientes inundados, apresentaram uma exoderme com camadas de células espessas nos três tratamentos, mostrando que este espessamento faz parte de estratégias de sobrevivência em condições adversas de oferta de água.

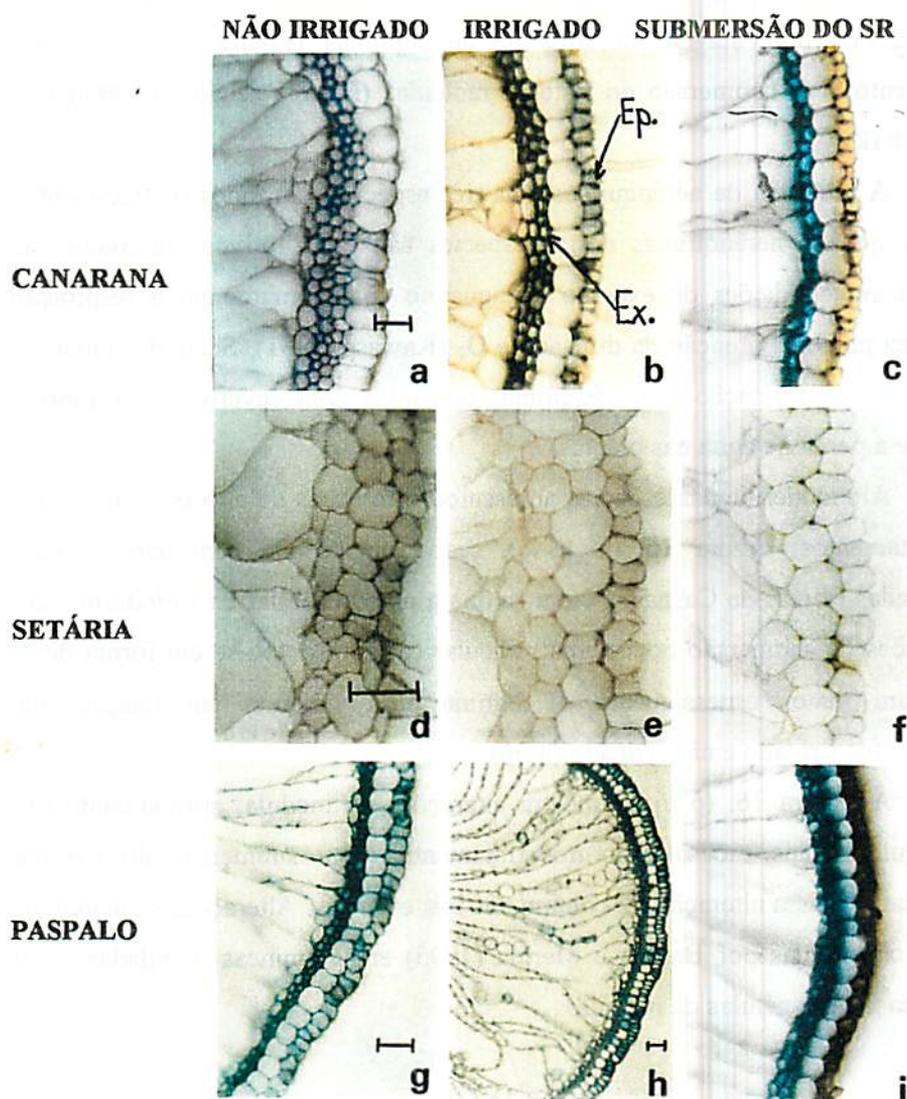


FIGURA 15. Fotomicrografias com detalhes das seções transversais de raiz, mostrando epiderme e exoderme da canarana (a, b, c), e do paspalo (g, h, i) e epiderme da setária (d, e, f) nos tratamentos não irrigado, irrigado e em submersão do sistema radicular, respectivamente. Ep.→epiderme, Ex.→exoderme. Barras=50 $\mu$ m. UFLA, Lavras-MG. 1999.

Para todas as espécies, mesmo não sendo quantificado, nota-se um aumento da porcentagem de área de aerênquimas (Figura 16. J, k,l) no tratamento com submersão do sistema radicular (l) em relação ao tratamento irrigado (k).

A presença de aerênquimas, nas três espécies, em todos os tratamentos mostra que os aerênquimas nestas espécies são constitutivos, auxiliando as plantas em condições de excesso de água no solo a manterem a respiração aeróbica pela manutenção da difusão de O<sub>2</sub> (Kawase, 1981). Segundo (Huang e Fry, 1998) a formação de aerênquimas em solos com severo déficit hídrico previne a perda de água das plantas.

A endoderme das espécies apresentou diferenças de espessamento entre os tratamentos (Figura 16. m, n, o), sendo unisseriada com paredes bem espessadas (faixas de Caspary). Nota-se que a parede celular da endoderme, em condições de submersão do sistema radicular (o) apresentou-se em forma de V com um maior espessamento de lignina e/ou suberina em relação aos tratamentos irrigado e não irrigado (n, m).

A Figura 16. (p, q, r) mostra alterações na medula, apresentando um parênquima mais esclarecido nos tratamentos com submersão do sistema radicular (r). Essa alteração foi comum nas três espécies. Alterações semelhantes foram observadas por Baruch e Mérida (1995) em gramíneas inundadas, com suberização das células da medula.

NÃO IRRIGADO      IRRIGADO      SUBMERSÃO DO SR

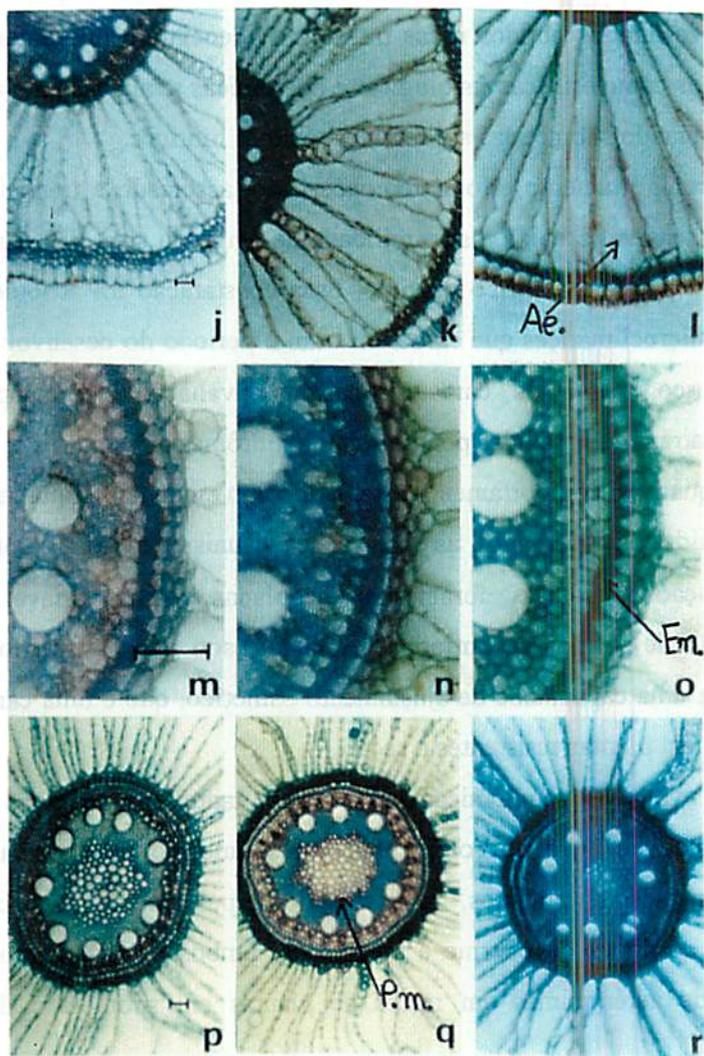


FIGURA 16. Fotomicrografias com detalhes das seções transversais de raiz mostrando aerênquimas (j, k, l); endoderme (m, n, o); cilindro central mostrando o parênquima medular (p, q, r), nos tratamentos não irrigado, irrigado e excesso de água, respectivamente. Aé.→aerênquimas, En.→endoderme, P.m.→parênquima medular. Barras=50µm. UFLA, Lavras-MG. 1999.

## 5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos nesse trabalho evidenciaram diferentes respostas em relação às características fisiológicas e anatômicas avaliadas para as espécies estudadas, quando submetidas a diferentes regimes hídricos.

O comportamento estomático observado, associado a transpiração, não se mostrou sensível à baixa disponibilidade de água, ou seja, não respondeu às variações do potencial hídrico máximo. Essa constatação foi atribuída, tanto a condições microclimáticas que caracterizaram o período do desenvolvimento de déficit hídrico, como às características da avaliação do comportamento estomático através de medidas pontuais com o porômetro.

Enquanto o comportamento estomático não evidenciou uma resposta aos potenciais hídricos observados, as observações visuais de murcha e enrolamento, e concentração de solutos, foram mais acopladas a essa variável. A maior concentração de solutos encontrada em plantas, sob baixa disponibilidade de água, indica uma capacidade de ajustamento osmótico, que é uma característica de interesse em plantas resistentes à seca.

As avaliações anatômicas em plantas, tanto em condição de baixa disponibilidade de água no solo, como em submersão do sistema radicular responderam aos tratamentos, apresentando espessamento nas células da endoderme, epiderme, exoderme e medula em ambos os tratamentos e maior proporção de aerênquimas em raízes de plantas em submersão do sistema radicular.

Essas observações que evidenciaram adaptações a diferentes níveis para sobrevivência em condições adversas na oferta de água, contribuem para compreender o estabelecimento dessas espécies em áreas marginais a reservatórios hidrelétricos, que estão sujeitas a períodos de deplecionamento e

inundações sucessivas. Entretanto, ressalta-se que estudos complementares em condições de campo que avaliem o estabelecimento dessas espécies associadas as variações sazonais do ambiente, tais como, disponibilidade de água e nutrientes no solo, radiação solar e temperatura do ar, são fundamentais para uma abordagem da questão da revegetação de áreas modificadas.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCÂNTARA, P. B.; BUFARAH, G. **Plantas forrageiras: gramíneas e leguminosas.** São Paulo: Nobel, 1988, 162p.
- BACCHI, O.; LEITÃO FILHO, H. F.; ARANHA, C. **Plantas invasoras de culturas.** V 1. São Paulo: HUCITEC, 1972, 291p.
- BARLOW, E. W. R. **Water relations of expanding leaves.** *Australian Journal Plant Physiology*, Victoria, v.13, 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, p.59-62, 1976.
- 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, 1995.
- BEGG, J. E.; TURNER, N. C. **Crop water deficits.** *Advances in Agronomy*, New York, v.28, p.161-217, 1976.
- BERTNESS, M. D.; WIKLER, K.; CHATKPT, T. **Flood tolerance and the distribution of *Iva frutescens* across New england salt marshes.** *Oecologia*, Berlin, v.91, p.171-178, 1992.
- BEWLEY, J. D.; KROCHKO, J. E. **Desiccation tolerance.** In: Lange Ol, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. **Physiological Plant ecology II. Water and carbon assimilation.** *Encyclopedia of plant physiology*. N.S. v.1 Westgate e Boyer, 1985. Berlin: Springer-Verlag, p.325-378, 1982.
- BITTMAN, S.; SIMPSON, G. M. **Drough effects on water relations of three cultivated grasses.** *Crop Science*, Madison, v.29, p.992-999, 1989.
- BJÖRKMAN, O.; POWLES, S. B. **Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interation with light level.** *Planta*, New York, v.161, p.490-504, 1984.
- BLACKMAN, P. G.; DAVIES, W. J. **Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying.** *Journal of Experimental Botany*. London, v.36, n.162, p.39-48, 1985.

- BLIZZARD, W. F.; BOYER, J. S. Comparative resistance of the soil and plant to water transport. *Plant Physiology*, Washington, v.66, p.809-814, 1980.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H. R.; LONG, S. P.; BAKER, N. R.; ÖQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, v.3, p. 497-514, 1989.
- BOTELHO, M. N. Estudo de características adaptativas à submersão de plantas jovens de ingá (*Inga vera* Willd.); virola (*Virola surinamensis* (Roland. exRottb.) Warb.) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). Lavras: UFLA, 1996, 52p. (Tese-Mestrado em Fisiologia Vegetal)
- BOYER, J. S. Cell enlargement and growth-induced water potentials. *Physiologia Plantarum*, Conpenhagen, v.73, n.2, p.311-316, Jun. 1988.
- BOYER, J. S. Differing sensitivity of photosynthesis to low water potential in corn and soybean. *Plant Physiology*, Washington, v.46, p.226-239, 1970.
- BOYER, J. S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*, Washington, v.46, p.233-235, 1970.
- BOYER, J. S. Photosynthesis at low water potentials. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, série B*, v.273, p.501-512, 1976.
- BRADFORD, K. J.; HSIAO, T. C. Physiological responses to moderate water stress. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. *Physiological Plant Ecology. II. Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series. Berlin: Springer-Verlag, v. 12B, 1982. p.262-324.
- BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein binding. *Analytical Biochemistry*, New York, v.72, p.248-258, 1976.
- BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Irrigação. Departamento Nacional de Meteorologia. Normais Climatológicas. Brasília, 1992, 84p.

- CAIRO, P. A. R.** Aspectos biofísicos e metabólicos de plantas jovens de espécies florestais associados à disponibilidade de água no solo. Lavras: ESAL, 1992, 124p. (Tese-Mestrado em Fisiologia Vegetal)
- CARUSO, E. M.; LAGOA, A. M. M.; AZZINI, L. E.; TISSELLI FILHO, O.** Trocas gasosas e relações hídricas em dois cultivares de arroz de sequeiro submetidas à deficiência hídrica, em diferentes fases do crescimento reprodutivo. *Revista Brasileira Fisiologia Vegetal*, São Carlos, v.8, n.2, p.139-147, 1996.
- CASCARDO, J. C. M.; OLIVEIRA, L. E. M.; ALVES, J. D.** Açúcares e compostos nitrogenados orgânicos na seringueira cultivadas em solo com diferentes doses de gesso agrícola sob dois regimes hídricos. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Brasília, v.5, n.1, p.35-40, 1993.
- CHAPIN, F. S.** The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.11, p.233-260, 1980.
- CHAVES, M. M.** Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v.42, n.234, p.1-16, 1991.
- CLARK, R. N., HILER, E. A.** Plant measurements as indicators of crop water deficits. *Crop Science*, Madison, v.13, p.199-209, 1973.
- CORNIC, C.; BRIANTAIS, J. M.** Partitioning of photosynthetic electron flow between CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> reduction in a C<sub>3</sub> leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO<sub>2</sub> concentrations and during drought stress. *Plants*, v.183, p.178-184, 1991.
- COWAN, I. R.** Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: **LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H.** *Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation.* V. 12 B, Berlin: Springer-Verlag, 1982, p.589-613. (Encyclopedia of Plant Physiology)
- COWAN, I. R.; TROUGHTON, J. H.** The relative role of stomata in transpiration and assimilation. *Planta*, Berlin, v.97, n.4, p.325-336, 1971.
- CRANE, J. H.; DAVIES, F. S.** Periodic and seasonal flooding effects on survival, growth, and stomatal conductance of young rabbiteye blueberry plants. *Journal of the American Society for Horticultural*, v.113, n.4, p.488-493, 1988b.

- CRAWFORD, R. M. M.; TYLER, T. D.** Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *Journal of Ecology, Oxford*, v.57, p.237, 1969.
- 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, 1980a.
- CUTLER, J. M.; SHAHAN, K. M.; STEPONKUS, P. L.** Dynamics of osmotic adjustment on leaf elongation in rice. *Crop Science, Madison*, v.20, p.310-314, 1980b.
- DAVIES, W. J.; TARDIEU, F.; TREJO, C. L.** How do chemical signal work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiology, Washington*, v.104, p.309-314, 1994.
- DAVIES, W. J.; ZHANG, J.** Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology, Palo Alto*, v.42, p.55-76, 1991.
- DOP, P.; GAUTIÉ, A.** Manuel de Technique: botanique. Paris: J. Lamane, 1907, 534p.
- DREW, M. V.** Sensing soil oxygen. *Plant Cell and Environment, Oxford*, v.13, p.681-193, 1990.
- DUBÉ, P. A.; STEVENSON, K. R.; THURTELL, G. W.; HUNTER, R. B.** Effects of water stress on leaf transpiration, transpiration rates in dark and cuticular resistance to water vapor diffusion of two corn inbreds. *Canadian Journal of Plant Science, Ottawa*, v.55, n.3, p.565-572, 1975.
- DURBIN, R. D.** Abiotic diseases induced by unfavorable water relations. In: **KOZLOWSKI, T. T.** *Water Deficits and Plant Growth. Water and Plant Disease.* New York: Academic Press, v.5, 101p., 1971.
- EPRON, D.; DREYER, E.** Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of non-iniform CO<sub>2</sub> assimilation. *Tree Physiology, Victoria*, v.13, p.107-117, 1993.

- EPRON, D.; DRYER, E.** Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Annals Science Forest.* 47, 435-450, 1990.
- ESAU, K.** Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blücher, 1974. 293p.
- FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D.** Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology*, Palo Alto, v.33, p.317-345, 1982.
- GIBBS, P. E.; LEITÃO FILHO, H. F.** Floristic composition of an 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, 1978.
- GILL, C. J.** The flooding tolerance of woody species- a review. *Forestry Abstracts*, v.31, p.671-688, 1970.
- HAFID, R. E.; SMITH, D. H.; KARROU, M.; SAMIR, K.** Physiological responses of spring durum wheat cultivars to early-season drought in mediterranean environment. *Annals of Botany*, New York, v.81, p.363-370, 1998.
- HALL, T. F.; SMITH, G. E.** Effects of flooding on woody plants, west sandy dewatering project, Kentucky Reservoir. *Journal of Forestry*, Washington, v.53, n.4, p.281-235, 1955.
- 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*, Washington, v.105, n.3, p.861-865, 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*, London, v.105, p.381-391, 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. *Physiology Plantarum*, Copenhagen, v.101, p.173-182, 1997.

- HSIAO, T. C.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D. W. Plant responses to water stress. *Annual Review Plant Physiology*, Palo Alto, v.24, p.519-570, 1973.
- HSIAO, T. C.; O'TOOLE, J. C.; YAMBAO, E. B.; TURNER, N. C. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiology*, Washington, v.75, p.338-341, 1984.
- HUANG, B.; FRY, J. D. Root anatomical, physiological, and morphological responses to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Science*, Madison, v.38, p.1017-1022, 1998.
- 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.
- JOHNSON, R. C.; MORNHINWERG, D. W.; FERRIS, D. W.; HEITHOLT, J. J. Leaf photosynthesis and conductance of selected *Triticum* sp. at different water potentials. *Plant Physiology*, Washington, v.83, p.1014-1017, 1987.
- JONES, M. M. , TURNER, N. C. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant physiology*, Washington, v.61, p.122-126. 1978.
- JUSTIN, S. H.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, London, v.106, p.465-469, 1987.
- KAISER, W. M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiology Plantarum*, Copenhagen, v.71, n. 1, p 142-149, 1987.
- KAWASE, M. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortScience*, Virginia, v.16, p.30-34, 1981.
- KIGEL, J.; DATON, A. Effects of different durations of water with-holding on regrowth potential and non-structural carbohydrate content in Rhodes grass. *Australian Journal Plant Physiology*, Victoria, v.9, p.113-120, 1982.
- 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*, v.74, p.549-560, 1993.

- KOZLOWSKI, T. T. Response of woody plants to flooding. In: KOZLOWSKI, T. T. **Flooding and Plant Growth**. London: Academic Press, p. 129-163, 1984.
- 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, p. 129-163, 1984.
- KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. **Water relations of plant and soils**. New York: Academic Press. 1996., 495p,
- KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.42, p.313-349, 1991.
- KUANG, J.; TURNER, N. C.; HENSON, I. E. Influence of xylem water potential on leaf elongation and osmotic adjustment of wheat and lupin. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 41, n.223, p.217-221, 1990.
- 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, 1990.
- LEVITT, J. Responses of plants to environmental stress. Vol. II. **Water, radiation, salt, and other stress**. Academic Press. New York. 339p. 1980.
- LEMOS, G. B. Crescimento e atividade de enzimas de assimilação do nitrogênio em plantas jovens de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas com diferentes relações de nitrato e amônio. Lavras: UFLA, 1996, 56p. (Tese de Mestrado)
- LIMA, D. U. Avaliação sazonal da produção de borracha e do metabolismo do carbono e do nitrogênio em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) cultivadas em Lavras, Minas Gerais. Lavras: UFLA, 1998, 71p. (Tese de Mestrado).
- LIMA, P. C. Acúmulo e distribuição de matéria seca, carboidratos e macronutrientes em mudas de *Eucalyptus* spp em solos com diferentes potenciais hídricos. Viçosa: UFV, 1996, 106p. (Doutorado em Solos e Nutrição).

- MACHADO, E. C.; LAGÔA, A. M. M. A. Trocas gasosas e condutância estomática em três espécies de gramíneas. *Bragantia*, Campinas, v.53, n.2, p.141-149, 1994.
- MACHADO, E. C.; LAGÔA, A. M. M. A.; AZZINI, L. E.; TISSELLI FILHO, O. Trocas gasosas e relações hídricas em dois cultivares de arroz de sequeiro submetidos à deficiência hídrica, em diferentes fases do crescimento reprodutivo. *Revista brasileira de Fisiologia Vegetal*, Brasília, v.8, n.2, p.139-147, 1996.
- MARANVILLE, J. E.; PAULSEN, G. M. Alteration of carbohydrate composition of corn (*Zea mays* L.) seedlings during moisture stress. *Agronomy Journal*, Madison, v.62, p.605-608, 1970.
- 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, 1994.
- MATSUDA, K.; RAYAN, A. Anatomy: A key factor regulating plant tissue response to water stress. In: KAFTERMAN, F. *Environmental Injury to Plants*. San Diego: Academic Press, 1990, 290p.
- McNAUGHTON, S. J. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecology Monographic*, Tempe, v.53, p.291-320, 1983.
- McPHERSON, H. G.; BOYER, J. S. Regulation of grain yield by photosynthesis in maize subjected to a water deficiency. *Agronomy Journal*, Madison, v.64, n.4, p.714-718, 1977.
- MEDINA, E.; MOTTA, N. Metabolism and distribution of grasses in tropical flooded savannas in Venezuela. *Journal Tropical Ecology*, New York, v.6, p.77-89, 1990.
- MENEZES NETO, M. A.; ALVES, J. D.; OLIVEIRA, L. E. M. Anaerobic metabolism of *Euterge oleraceae*. II- Plant tolerance mechanism to anoxia. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, Londrina, v.7, n.1, p.47-51, 1995b.
- MILLAR, A. A.; DUYSSEN, M. E.; WILKINSON, G. E. Internal water balance of barley under soil moisture stress. *Plant Physiology*, Washington, v.43, p.968-972, 1968.

- MILLAR, A. A.; GARDNER, W. R.; GOLTZ, S. M. Internal water status and water transport in seed onion plants. *Agronomy Journal*, Madison, v.63, n.5, p.779-784, 1971.
- MILLER, E. L. Use of dinitrosalicylic and reagent for determination of sugar. *Analytical Chemistry*, Washington, v.31, p.426-428, 1959.
- MORGAN, J. M. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, Palo Alto, v.35, p.299-319, 1984.
- NAIDOO, G. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguira gymnorrhiza* (L.) Lam. *New Phytologist*, London, v.93, n.3, 369-376, 1983.
- 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*, New Delhi, v.28, p.531-537, 1990.
- NOMANI, H.; BOYER, S. J. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in enlarging stem tissues at low water potentials. *Plant Physiology*, Washington, v.93, p.1610-1619, 1990a.
- 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. Campinas, UNICAMP, 1985, 126p. (Tese de Doutorado)
- OLIVEIRA, L. E. M. Relatório de Atividades: revegetação de áreas de depleção (Projeto Biologia 2). Lavras: Convênio CEMIG/UFLA/FAEPE, 1998, 24p.
- O'TOOLE, J. C.; MOYA, T. B. Genotypic variation in maintenance of leaf water potential in rice. *Crop Science*, Madison, v.18, p.873-876, 1978.
- PASSIOURA, J. B. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. eds. *Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation*. Berlin, Springer-Verlag, 1982. v. 12B, p. 5-33. (Encyclopedia de plant physiology)

- PELLESCHI, S.; ROCHER, J. P.; PRIOUL, J. L. Effect of water restriction on carbohydrate metabolism and photosynthesis in mature maize leaves. *Plant Cell and Environment*, Oxford, v.20, p.493-503, 1997.
- PERATA, P.; ALPI, A. Plant responses to anaerobiosis. *Plant Science*, Limerick, v.93, n.1-2, p.1-17, 1993.
- 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, p.793-795, 1983.
- PLATZECK, C. O. Efeito da inundaç o sobre o estabelecimento de *Brachiaria humidicola* (Rendle) Schweickardt e *Setaria anceps* Stapf ex Massey c.v. Kazungula. Piracicaba: ESALQ, 1989, 163p. (Tese de Mestrado).
- POORTER, H. Interspecific variations in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: LAMBERS, H.; CAMBRIDGE, M. L.; KONINGS, H.; PONS, T. L. *Causes and consequences of variations in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing, 1989, p.45-68.
- 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, 1992.
- RASCHKE, K. Movements using turgor mechanisms. In: HAUPT, W.; FEINLEIB, M. E., eds. *Physiology of movements*. Berlin, Springer-Verlag, 1979. V. 7, p. 383-441. (Encyclopedia de plant physiology)
- RODRIGUES, L. R. A. Fatores morfofisiol gicos de plantas forrageiras e o manejo das pastagens. In: *Primeiro Curso de Manejo de Pastagens*, 1 Nova Odessa, 1985, p.374-378.
- ROSSIELLO, R. O. P.; FERNANDES, M. S.; FLORES, J. P. O. Efeitos da efici ncia h drica sobre o crescimento e a acumula o de carboidratos sol veis de milho. *Pesquisa Agropecu ria Brasileira*, Bras lia, v.16, n.4, p.561-566, 1981.
- SAAB, I. N.; SHARP, R. E. Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: inhibition of leaf elongation but stomatal conductance. *Planta*, London, v.179, p.466-474, 1989.

- SALVADOR, J. L. G.** Comportamento de espécies florestais nativas em áreas de depleção reservatórios. IPEF. Piracicaba, v.33, 73 – 78, 1986.
- SANTOS, S. H. M.** Comportamento fisiológico de plantas jovens de espécies florestais sob diferentes regimes de água no solo. Lavras: UFLA, 1996. p.117. (Tese de Mestrado)
- SEAGO, J. L. Jr.; MARSH, L. C.** Adventitious root development in *Thypha glauca*, with emphasis on the cortex. *American Journal Botany*, v.76, p.909-923, 1989.
- SHARP, R. E.; BOYER, J. S.** Photosynthesis at low water potentials in sunflower: lack of photoinhibitory effects. *Plant Physiology*, Washington, v.82, p.90-95, 1986.
- SHARP, R. E.; DAVIES, W. J.** Solute regulation and growth by roots and shoots of water stressed maize plants. *Planta*. London, v.147, p.43-49, 1979.
- SHARP, R. E.; DAVIES, W. J.** Root growth and water uptake by maize plants in drying soil. *Journal Experimental Botany*, Oxford, v.36, p.1441-1456, 1985.
- SHARPE, P. J. H.** Adaxial and stomatal resistance of cotton in the field. *Agronomy Journal*, Madison, v.65, p.570-574, 1973.
- SHERWIN, H. W.; FARRANT, L. M.** differences in rehydration of three desiccation-tolerant angiosperm species. *Annals of Botany*, New York, v.78, p.703-710, 1996.
- SIMANE, B.; PEACOCK, J. M.; STRUIK, P. C.** Differences in developmental plasticity and growth rate among drought-resistant and susceptible cultivars of durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Plant e Soil*, Netherlands, v.157, p.155-166, 1993.
- SMIT, J.** Root growth and water use efficiency of douglas-fir (*Pseutsuga menziestri* (Mirb.) Franco) and iodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) seedlings. *Tree Physiology*. Victoria, v.11, p.401-410, 1992.
- SPOLEN, W. G.; NELSON, C. J.** Response of fructan to Water in growing leaves of tall fescue. *Plant Physiology*, Washington, v.106, p.329-336, 1994.

- STASOVSKI, E. PETERSON, C. A. The effects of drought and subsequent rehydration on the structure and vitality of *Zea mays* seedling roots. *Canadian Journal Botany*, v.69, p.1170-1178, 1991.
- SWITH, J. A. C.; GRIFFITHS, J. Water deficits: plant responses from cell to community. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1993. 345p.
- TANG, Z. C.; KOZLOWSKI, T. T. Water relations, ethylene production, and morphological adaptation of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant and Soil*, Netherlands, v.77, p.183-192, 1984.
- TARDIEU, F.; DAVIES, W. J. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiology*, Washington, v.98, p.540-545, 1992.
- THOMAS, H. Accumulation and consumption of solutes in swards of *Lolium perenne* during drought and after rewatering. *The New Phytologist*, London, v.118, n.1, p.35-48, 1991.
- TSUKAHARA, H.; KOZLOWSKI, T. T. Effect of flooding and temperature regime on growth and stomatal resistance of *Betula platyphylla* var. *japonica* seedlings. *Plant and Soil*, Netherlands, v.92, p.103-112, 1986.
- 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 & Sons, p.87-104, 1980.
- VALLADARES, F.; PEARCY, R. W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell and Environment*, Oxford, v.20, p.25-36, 1997.
- VAN ANDEL, J.; JAGER, J. C. Analysis of growth and nutrition of six plant species of woodland clearings. *Journal Ecology*, v.69, p.871-882, 1981.
- VERTUCCI, C. W.; FARRANT, J. M. Acquisition and loss of desiccation tolerance. In: KEGEL, J.; GALILLI, G. *Seeds development and germination*. New York: Marcel Dekker, 237-271, 1995.

- VOESENEK, L. A. C. J.; BLOM, C. W. P. M.; POUWELS, R. H. W. Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, v.67, p.1865-1869, 1989.
- VOLPE, C. A.; BRUNINI, O. ; CAMARGO, M. B. P. Resistência estomática à difusão de vapor d'água de folhas de milho em função da radiação fotossinteticamente ativa em condições de campo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v.25, n.6, p. 915-924, 1990.
- WARDLAW, I. F. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*, London, v.116, p.341-381, 1991.
- WARTINGER, A.; HEILMEIER, H.; HARTUNG, W.; SCHULZE, E. D. Daily and seasonal courses of leaf conductance and abscisic acid in the xylem sap of almond trees (*Prunus dulcis* Miller D. A. Webb) under desert conditions. *New Phytologist*, London, v.116, p.581-587, 1990.
- WINKEL, T.; RAMBAL, A. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a mediterranean environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 51, p. 107-121, 1990.
- YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. *Analyst*, London, v.80, p.209-213, 1955.
- YENN, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrona. *The Biochemical Journal*, London, v.57, p.508-514, 1954.
- ZHANG, J.; DAVIES, W. J. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of soil. *Plant, Cell and Environment*, Oxford, v.12, p.73-81, 1989.

## ANEXO

ANEXO A		Página
TABELA 1A	Resumo das análises de variância de potencial hídrico ( $\psi_d$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), déficit de pressão de vapor (DPV), transpiração (E), eficiência fotoquímica ( $F_v/F_m$ ), crescimento (C).....	70
TABELA 2A	Médias de tratamentos para potencial hídrico( $\psi_d$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), déficit de pressão de vapor (DPV), transpiração (E), eficiência fotoquímica ( $F_v/F_m$ ), crescimento (C).....	70
TABELA 3A	Resumo das análises de variância de amido, açúcares redutores (AR), açúcares solúveis totais (AST), aminoácidos, proteína.....	71
TABELA 4A	Médias de tratamentos para amido, açúcares redutores (AR), açúcares solúveis totais (AST), aminoácidos, proteína.....	72
TABELA 5A	Resumo das análises de variância da matéria seca da raiz e parte aérea.....	72
TABELA 6A	Médias de tratamentos da matéria seca da raiz e parte aérea.....	73

TABELA 1A Resumo das análises de variância de potencial hídrico ( $\psi_D$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), déficit de pressão de vapor (DPV), transpiração (E), eficiência fotoquímica ( $F_v/F_m$ ), crescimento (C).

FV	GL	$\psi_D$	$G_s$	QUADRADOS MÉDIOS			
				DPV	E	$F_v/F_m$	C
Repetição	3	0,032	12325,853	0,123	1,481	0,00041	2053,145
Espécie	2	0,158*	234,219ns	0,000ns	0,041ns	0,00096ns	20331,214**
Tratamento	1	25,587**	13,323ns	0,001ns	0,019ns	0,00038ns	176,226ms
Esp.X Trat.	2	0,663**	57,186ns	0,003ns	0,029ns	0,00104ns	173,506ms
Erro a	15	0,046	338,163	0,001	0,079	0,001	1342,808
Época	5	6,295**	116729,128**	9,080**	15,524**	0,006**	1452,662**
Esp.X Épo.	10	0,216**	548,731ns	0,000ns	0,101ns	0,000392ns	91,743**
Trat.X Épo.	5	6,479**	294,213ns	0,000ns	0,107ns	0,000188ns	24,414**
Esp.X Trat.X Épo.	10	0,146**	436,181ns	0,001ns	0,084ns	0,000290ns	16,573ns
Erro b	90	0,021	2632,869	0,004	0,469	0,00042	10,804
Média Geral		0,798	72,756	1,786	1,174	0,777	69,360
CV(%)		18,37	70,53	3,33	58,35	2,62	4,74

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

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

ns- não significativo

TABELA 2A Médias de tratamentos para potencial hídrico( $\psi_D$ ), condutância estomática ( $g_s$ ), déficit de pressão de vapor (DPV), transpiração (E), eficiência fotoquímica ( $F_v/F_m$ ), crescimento (C).

		POT.	GS	DPV	TRANS.	FV/FM	C
Médias dos	Irrigado	0,376b	73,060a	1,784a	1,185a	0,775a	70,467a
Tratamentos	Não	1,219a	72,451a	1,788a	1,162a	0,778a	68,254a
	Irrigado						
Médias das	Canarana	0,798ab	73,033a	1,787a	1,161a	0,779a	73,792a
Espécies	Setária	0,855a	70,421a	1,780a	1,153a	0,780a	87,365a
	Paspalo	0,741b	74,813a	1,784a	1,207a	0,772a	46,925b

\* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferenciam entre si, pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.

TABELA 3A Resumo das análises de variância de amido, açúcares redutores (AR), açúcares solúveis totais (AST), aminoácidos, proteína.

FV	GL	QUADRADOS MÉDIOS				
		Amido	AR	AST	Aminoácido	Proteína
Repetição	2	2,578	0,099	1,013	1,066	1,592
Espécie	2	21,086**	0,399**	2,448ns	5,810**	538,878**
Tratamento	1	88,758**	5,757**	334,718**	1,675**	59,758**
Esp. X Trat.	2	4,042ns	0,662**	0,081ns	0,325ns	4,829ns
Erro a	10	1,796	0,071	1,254	0,092	2,943
Época	1	0,001ns	0,060ns	7,642ns	6,780**	3,265ns
Esp. X Épo.	2	0,033ns	0,187ns	3,519ns	0,002ns	4,305ns
Trat. X Épo.	1	3,088ns	0,253ns	18,654**	0,130ns	0,415ns
Esp. X Trat. X Épo.	2	0,288ns	0,137ns	0,051ns	0,282ns	0,156ns
Erro b	12	0,753	0,128ns	2,259	0,191	4,092
Folhas	1	15,223**	0,055ns	11,573**	0,418**	32,850**
Esp. X Folha	2	4,294**	0,103ns	0,848ns	0,058ns	16,704**
Trat. X Folha	1	4,851ns	0,087ns	0,824ns	0,172ns	0,095ns
Esp. X trat. X Folha	2	2,179ns	0,110ns	3,524**	0,345**	6,619ns
Épo. X Folhas	1	0,016ns	0,007ns	4,053**	0,314ns	0,061ns
Esp. X Épo. X Folha	2	0,076ns	0,010ns	1,528ns	0,110ns	0,701ns
Trat. X Épo. X Folhas	1	0,446ns	0,000ns	0,001ns	0,003ns	3,806ns
Esp. X Trat. X Épo. X Folha	2	1,457ns	0,015ns	0,526ns	0,012ns	0,797ns
Erro c	24	1,271	0,046	0,914	0,101	2,789
Média Geral		3,049	0,062	79,317	0,229	9,178
CV(%)		36,98	25,66	16,17	16,05	18,2

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

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

ns- não significativo

**TABELA 4A Médias\* de tratamentos para amido, açúcares redutores (AR), açúcares solúveis totais (AST), aminoácidos, proteína.**

		Amido	AR	AST	Aminoácido	Proteína
Médias dos	Irrigado	1,939b	0,0412b	0,2799b	0,2110b	10,089a
Tratamentos	não	4,159a	0,0834 <sup>a</sup>	0,6014a	0,2462a	8,267b
	Irrigado					
Médias das	Canarana	2,804b	0,0522b	0,4626a	0,2512a	12,596a
Espécies	Setária	4,084a	0,0713 <sup>a</sup>	0,4440a	0,2706a	11,17b
	Paspalo	2,258b	0,0633ab	0,4153a	0,1640b	3,769c
Médias das folha	folha -1	2,589b	0,0644 <sup>a</sup>	0,4108a	0,2374a	9,854a
	folha 1	3,509a	0,0602 <sup>a</sup>	0,4705a	0,2198b	8,503b
Médias de		3,048a	0,0601 <sup>a</sup>	0,4649a	0,2640a	8,966a
horários de coleta		3,05a	0,0644 <sup>a</sup>	0,4164b	0,1932b	9,391a

\* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferenciam entre si, pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.

**TABELA 5A Resumo das análises de variância da matéria seca da raiz e parte aérea.**

FV	QUADRADOS MÉDIOS		
	GL	Raiz	Parte aérea
Repetição	3	336,138	53,150
Espécie	2	130007,836**	811,246**
Tratamento	1	615,560ns	60,103ns
Esp.X Trat.	2	452,242ns	31,344ns
Erro	15	213,395	35,48
Média Geral		77,380	40,682
CV(%)		18,88	14,64

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

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

ns- não significativo

**TABELA 6A Médias\* de tratamentos da matéria seca da raiz e parte aérea.**

		<b>Raiz</b>	<b>Parte aérea</b>
<b>Médias dos</b>	<b>Irrigado</b>	82,445a	42,264a
<b>Tratamentos</b>	<b>não irrigado</b>	72,316a	39,099a
<b>Médias das</b>	<b>Canarana</b>	123,759a	40,163b
<b>Espécies</b>	<b>Setária</b>	50,619b	51,001a
	<b>Paspalo</b>	57,563b	30,881c

\* Médias seguidas pelas mesmas letras não diferenciam entre si, pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade.