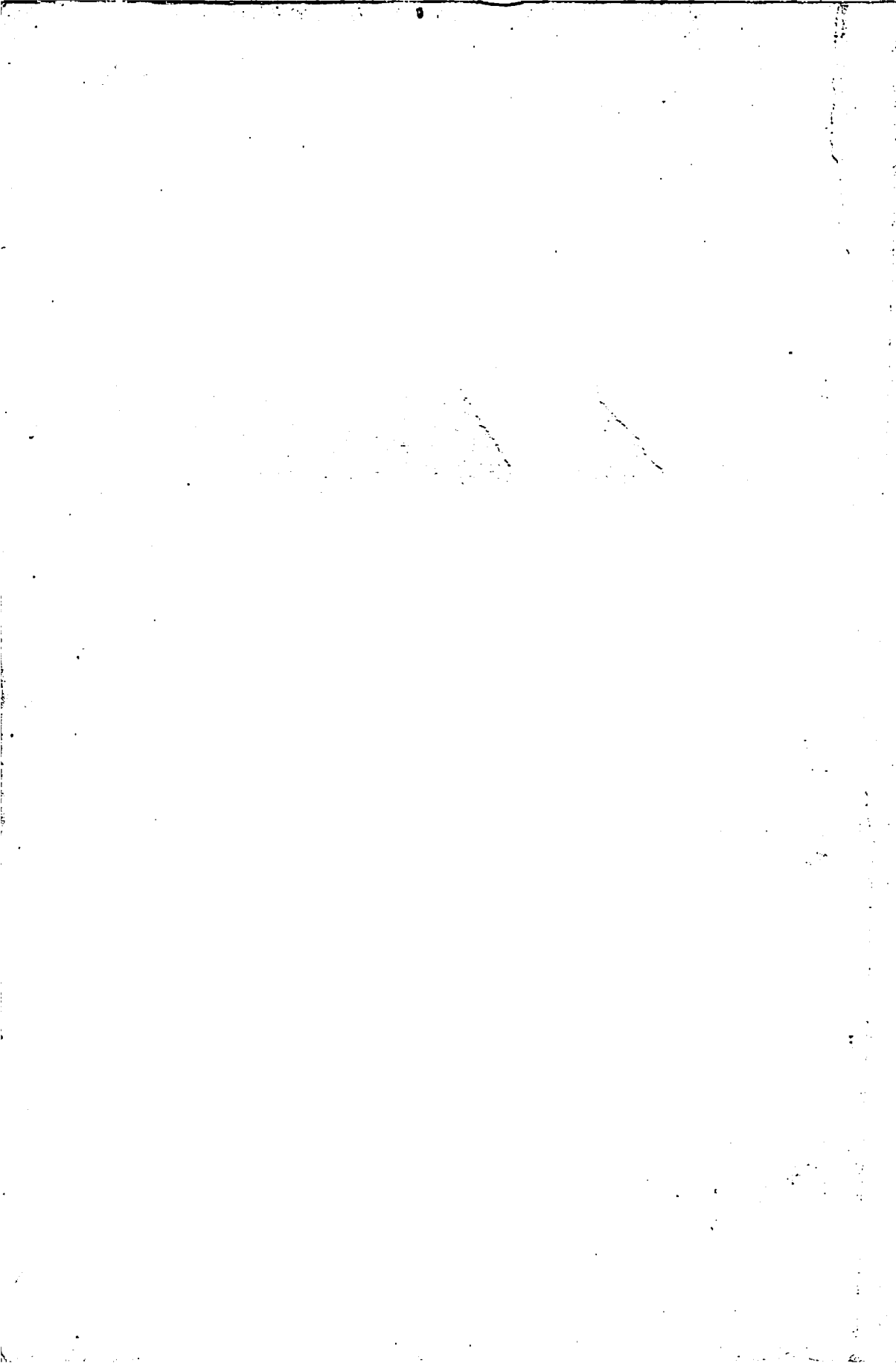


**CRESCIMENTO, TROCAS GASOSAS, FLUORESCÊNCIA E  
ASSIMILAÇÃO DE NITROGÊNIO EM PLANTAS DE *Setaria anceps* E  
*Paspalum repens* SUBMETIDAS A INUNDAÇÃO PARCIAL E TOTAL**

**FRANÇOISE YOKO ISHIDA**



**FRANÇOISE YOKO ISHIDA**

**CRESCIMENTO, TROCAS GASOSAS, FLUORESCÊNCIA E  
ASSIMILAÇÃO DE NITROGÊNIO EM PLANTAS DE *Setaria anceps* E  
*Paspalum repens* SUBMETIDAS A INUNDAÇÃO PARCIAL E TOTAL**

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

Orientador

Prof. Luiz Edson Mota de Oliveira

LAVRAS  
MINAS GERAIS - BRASIL  
1998

Ficha Catalográfica preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca Central da UFLA

Ishida, Françoise Yoko

Crescimento, trocas gasosas, fluorescência e assimilação de nitrogênio em plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* submetidas a inundação parcial e total / Françoise Yoko Ishida. – Lavras: UFLA, 1998.

78p. : il.

Orientador: Luiz Edson Mota de Oliveira

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Gramínea .2. Estresse gasoso. 3. Metabolismo de nitrogênio. 4. Fluorescência. 5. Anoxia. 6. Alagamento. 7. Fotossíntese. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-633.2

-633.208894

**FRANÇOISE YOKO ISHIDA**

**CRESCIMENTO, TROCAS GASOSAS, FLUORESCÊNCIA E  
ASSIMILAÇÃO DE NITROGÊNIO EM PLANTAS DE *Setaria anceps* E  
*Paspalum repens* SUBMETIDAS A INUNDAÇÃO PARCIAL E TOTAL**

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

APROVADA em 17 de dezembro de 1998

Prof. José Donizeti Alves

UFLA

Prof. Cláudio José Reis de Carvalho

EMBRAPA/ Amazônia Oriental



Prof. Luiz Edson Mota de Oliveira

UFLA

(Orientador)

LAVRAS  
MINAS GERAIS - BRASIL  
1998

Este trabalho é dedicado aos meus queridos pais,  
TOSHIO ISHIDA e YOSHIE ISHIDA, minha vó, EMIKO e  
irmãos, CLARA, ELISA, TOSHIKAZU e o meu caçulinha  
Júlio.

## AGRADECIMENTOS

A Deus e pelos Seus Absolutos que têm norteado meus passos desde o dia em que o aceitei como Senhor de minha vida.

À Universidade Federal de Lavras, ao Departamento de Biologia, em especial ao Setor de Fisiologia Vegetal, pela oportunidade de realizar o curso de mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de estudos.

Ao professor Luiz Edson Mota de Oliveira, não só pelos direcionamentos, desde a sugestão do tema até a finalização da dissertação, mas pelos ensinamentos de vida e também pela amizade conquistada e o convívio com sua família: Mirlene, Marcos Vanner e Ana Luiza, obrigada por tudo.

Ao professor José Donizeti Alves, pela paciência, valiosas sugestões para a dissertação e, principalmente pela, amizade e convívio com sua família.

Ao pesquisador Cláudio José Reis de Carvalho (EMBRAPA/Amazônia Oriental), pela paciência e inestimável auxílio, desde os meus primeiros passos nos caminhos da pesquisa.

A todos os professores do setor de Fisiologia Vegetal; Renato Paiva, Amauri Alves de Alvarenga, Angela Maria Soares e José Donizeti Alves, pelos ensinamentos e paciência em me "agüentar" nesses dois anos.

Aos meus amigos da EMBRAPA/Amazônia Oriental; Dr. Moacyr Bernadino Dias-Filho, Dra. Ruthlinda Bechimol, Dra. Noemi Leão, Dr. José Edmar Urano e Dr. Olinto Gomes, pela amizade, força e torcida sempre presente em minha vida.

Aos meus queridos "filhos", Rafael Vasconcelos e Rodrigo Teixeira, pela amizade e principalmente pelo convívio quase que diário durante os

trabalhos envolvendo a dissertação. **MUITO OBRIGADA!!!**. Ah, e também aos "sobrinhos" Marcos Michelotto e Cryz Melisnki.

Aos funcionários Evaristo Gomes Guerra, Tanhan, Izonei (gordo fofo), Leninha, Joel e Odorêncio, pela força e apoio cuidando e trabalhando sempre nos bastidores.

Ao Marcelo Murad, pela amizade, paciência, sugestões e críticas.

A todos os colegas da Fisiologia Vegetal, em especial a Bárbara França Dantas, e às colegas Eloise Cury, Flávia Alcântara, Dileta Cechetti e Laura Becker, pelo convívio diário e apoio nos momentos alegres e difíceis.

Ao meu querido "irmão", Edgard Siza Tribuzy e Denis Ubeda, pela amizade e força.

Aos meus amigos de graduação, Linda Basto, Davi, Nivaldo, Adriana Leão, Diana Sauma, Janaina Gell, Henira, Márcia Silva e Rita Picansso, pela força sempre presente desde o início da nossa caminhada na vida científica.

Aos meus queridos "tios", Dr. Amyntor e Velzanira Basto, Dr. Mário Sotter e Sandra, Sr. Joaquim e D. Dirce pelo carinho e cuidado por mim demonstrados.

À minha amiga, Dra Kátia Simone Muniz, pelo apoio, puxões de orelha e amizade sempre presente, principalmente nos momentos mais difíceis de minha vida.

A todos os meus amigos da querida terra natal, Belém, em especial a Luiz Takehana, Anelise Hisamitsu, D. Suzana e Josué Hisamitsu e Yukari Yoshikawa e às minhas amigas de adolescência Megumi Koyama, Cristina Tsutsui, Helena "Itó", Sônia Itó e Ruth "Saito", pelo apoio e por estarem sempre presentes em minha vida mesmo de longe.

Durante as correções da tese, Deus me deu a honra de desenvolver melhor a amizade com pessoas incríveis: Feliciano Ueyama, Helena Motoki, Mônica Ueyama e Diná Sato. Muito obrigada pela paciência e carinho.

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização do curso e deste trabalho.

Em especial, quero expressar meus sinceros agradecimentos pelo convívio de alegrias e apoio a três pessoas incríveis: **Lucimeire Pilon (Lú)**, **Gabriela Palú (Gabi)** e **Fabiane De Abreu Drumond (Fá)**, que com um gesto apenas, mostrou o que há de mais puro e singelo na vida do ser humano que é a Amizade, Carinho e Solidariedade.

# SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1 Caracterização de ambientes inundados, adaptações morfológicas e crescimento das plantas nessas condições.....	3
2.2 Trocas gasosas.....	6
2.3 Respiração.....	8
2.4 Atividade da redutase de nitrato em ambientes inundados...	10
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	12
3.1 Características gerais das duas espécies selecionadas.....	12
3.1.1 <i>Setaria anceps</i> Stapf. Ex Massey cv. Nandi.....	12
3.1.2 <i>Paspalum repens</i> Berg.....	13
3.2 Obtenção de material vegetal.....	14
3.3 Delineamento, montagem e distribuição das plantas.....	14
3.4 Características avaliadas.....	15
3.4.1 Trocas gasosas.....	15
3.4.2 Fluorescência.....	15
3.4.3 Crescimento das folhas.....	16
3.4.4 Matéria seca.....	16
3.4.5 Clorofilas.....	16
3.4.6 Redutase de nitrato (RN).....	17
3.4.7 Obtenção do extrato bruto.....	17
3.4.7.1 Açúcares solúveis totais.....	18

<b>3.4.7.2 Açúcares redutores.....</b>	<b>18</b>
<b>3.4.7.3 Proteínas.....</b>	<b>18</b>
<b>3.4.7.4 Aminoácidos.....</b>	<b>19</b>
<b>3.4.7.5 Amido.....</b>	<b>19</b>
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>20</b>
<b>4.1 Crescimento foliar e acúmulo de matéria seca.....</b>	<b>20</b>
<b>4.2 Fotossíntese.....</b>	<b>27</b>
<b>4.3 Açúcares solúveis totais, açúcares redutores e amido.....</b>	<b>43</b>
<b>4.4 Atividade da redutase de nitrato.....</b>	<b>49</b>
<b>4.5 Proteínas solúveis totais e aminoácidos.....</b>	<b>52</b>
<b>5 CONCLUSÕES.....</b>	<b>56</b>
<b>6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>58</b>
<b>7 ANEXOS.....</b>	<b>72</b>

## RESUMO

**ISHIDA, Françoise Yoko. Crescimento, Trocas Gasosas, Fluorescência e Assimilação de Nitrogênio em Plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* Submetidas a Inundação Parcial e Total. Lavras: UFLA, 1998. 78p. (Dissertação - Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal)\***

Foram estudados os efeitos de diversos tempos e alturas de lâmina d'água em *Setaria anceps* e *Paspalum repens*. O ensaio foi conduzido em casa de vegetação do Departamento de Biologia - Setor de Fisiologia Vegetal da UFLA. O delineamento experimental foi de blocos casualizados e parcelas subdivididas no tempo com cinco repetições. As plantas foram previamente selecionadas conforme um padrão de tamanho e colocadas em tanques de concreto para simular os três tratamentos de inundação: sem submersão da planta (SSP), com submersão do sistema radicular (CSSR) e submersão total da planta (STP). Foram feitas sete avaliações em intervalos de cinco dias. O período de inundação induziu a um menor crescimento das folhas das plantas submersas totalmente, bem como a formação de estruturas adaptativas como lenticelas, raízes superficiais e adventícias. Os aerênquimas foram encontrados em plantas de *S. anceps* submersas parcialmente e nas plantas de *P. repens* submersas parcial e totalmente. As plantas submersas totalmente apresentaram as menores taxas fotossintéticas e de fluorescência em ambas as espécies e nos demais tratamentos as plantas tenderam a equivar-se. O conteúdo das clorofilas também foi reduzido nas plantas submersas totalmente e nos demais tratamentos foram semelhantes. A atividade da redutase de nitrato foi reduzida em ambas as espécies. A quantificação dos açúcares solúveis totais, redutores, amido, proteínas e aminoácidos foram, em geral, menores nas plantas submetidas a inundação e as mais sensibilizadas foram as plantas submersas totalmente. Ambas as espécies apresentaram potencial de tolerância a submersão parcial (sistema radicular). Dentre as duas espécies, o *P. repens* apresentou melhores resultados de algumas das características avaliadas resultando em uma produção maior de biomassa nas plantas avaliadas ao fim do experimento, sugerindo ser esta melhor adaptada a áreas sujeitas a inundação, podendo ser utilizado em programas de revegetação de áreas degradadas e sujeitas a inundações periódicas seja apenas do sistema radicular como também a submersão total das plantas.

---

\* Comitê de Orientação: Luiz Edson Mota de Oliveira - UFLA (Orientador), José Donizeti Alves - UFLA e Cláudio José Reis de Carvalho - EMBRAPA/Amazônia Oriental (Belém - PA).

## ABSTRACT

**ISHIDA, Françoise Yoko. Growth, Gas Exchange, Fluorescence and Nitrogen Assimilation in *Setaria anceps* and *Paspalum repens* Submitted to Different Levels of Flooding. Lavras: UFLA, 78p. 1998 (Dissertation in Agronomy, major in Plant Physiology). \***

The aim of this research was to study the effects of different time and water levels in *Setaria anceps* and *Paspalum repens*. The experiment was conducted in greenhouse from Plant Physiology section at Biology Department (UFLA). The experimental design was casualized in blocks with subdivided plots in time with five replicates. The plants were previously selected according to standard size and put in concrete tank in order to simulate the three flooding conditions: without plant submersion (SSP), with root system submerged (CSSR) and total plant submersion (STP). From plant inundation set it was realized lectures of photosynthesis, fluorescence, biochemical analysis and leaf elongation was followed with five days intervals, during six weeks. The inundation time reduced the levels growth from fully submerged plants, as well as the adaptative structure formation like lenticels, superficial and adventitious roots. The aerenchymas were found in *S. anceps* plants partially submerged and in *P. repens* plants partial and fully submerged. The fully submerged plants showed low photosynthetic and fluorescence rates in both species and in the other treatments the values were similar. The chlorophyll content was also reduced in plants totally submerged and basically the same in the other treatments. The nitrate reductase activity was reduced in both species. The reducing and total soluble sugars, starch, protein and aminoacid quantification was lower in plants subjected to flooding and mainly that one from totally submersion. Both species showed potential for root system partial submersion. Considering the two species, *P. repens* showed the best results with some evaluated characteristics, and probably could be better adapted to areas subjected to flooding and could be used in vegetation programs in degraded areas and subjected to periodic flooding in root system as well in fully submerged plants.

---

\* Guidance Committee: Luiz Edson Mota de Oliveira - UFLA (Orientador), José Donizeti Alves - UFLA e Cláudio José Reis de Carvalho - EMBRAPA/Amazônia Oriental (Belém - PA).

# 1 INTRODUÇÃO

As áreas marginais dos reservatórios hidrelétricos estão sujeitas a períodos de inundação permanentes ou temporários que criam um ambiente hipóxico e até mesmo anóxico, tornando-se restritivo para o estabelecimento de espécies vegetais.

Os programas de revegetação nessas áreas são fundamentais para minimizar os problemas com erosão dos mesmos e de assoreamentos dos lagos. Vários estudos vêm sendo realizados através de um convênio CEMIG/UFLA/FAEPE para viabilizar o processo de recuperação da vegetação do reservatório hidrelétrico de Camargos (município de Itutinga – MG, na região do Alto Rio Grande), que ao longo dos anos vem sofrendo perdas progressivas da mata ciliar (Carvalho et al., 1992), principalmente nas faixas sujeitas a deplecionamentos periódicos.

A degradação da vegetação marginal a esses reservatórios pode causar danos tanto de caráter ecológico, como criar problemas à vida silvestre e das populações ribeirinhas que utilizam tais áreas para a sobrevivência. Visando minimizar estes danos, alguns trabalhos com espécies arbóreas e herbáceas que sejam tolerantes à inundação vêm sendo desenvolvidos e os resultados têm mostrado que há espécies aptas que suportam períodos diferenciados ao encharcamento do solo, através da utilização de estratégias morfológicas, anatômicas e/ou metabólicas (Crawford e Braendle, 1996).

Neste sentido, espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas vêm sendo utilizadas com resultados positivos na revegetação das áreas deplecionadas da hidrelétrica de Camargos e algumas espécies de gramíneas como a *Setaria anceps* e *Brachiaria muticans* têm se mostrado potencialmente promissoras nessas áreas (Relatório da CEMIG, 1997).

A utilização de gramíneas de rápida proliferação e sistema radicular bastante ramificado, irá atenuar os efeitos erosivos da ação de marolas, protegendo a superfície do solo, e podendo ser uma alternativa viável de alimentação e local de procriação e desovas da ictiofauna, além de possível utilização pela fauna herbívora economicamente explorável ou não como a bovinocultura de corte / leite). Assim, são geradas estratégias tecnológicas viáveis para a implementação de um ecossistema vegetal tolerante às variações na disponibilidade de oxigênio.

O presente trabalho teve como objetivo estudar os efeitos de diferentes alturas e tempos de submersão sobre o crescimento, fotossíntese, condutância estomática, fluorescência, teores de carboidratos e conteúdo de proteínas e aminoácidos em folhas de gramíneas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 Caracterização de ambientes inundados, adaptações morfológicas e crescimento das plantas nessas condições.

Os solos quando inundados, sofrem mudanças nas suas características físicas, químicas e biológicas as quais podem interferir no crescimento, desenvolvimento e estabelecimento de plantas. O nível dessas mudanças irá depender do tempo de submersão que este solo será submetido (Ponnamperuma, 1972).

A redução na concentração de oxigênio pode ainda afetar o potencial redox do solos, exercendo variações em seu pH, solubilidade e dissolução dos íons presentes no solo (Perata e Alpi, 1993; McBride, 1994). Nestas condições, a difusão de oxigênio é baixa, diminuindo a sua disponibilidade para os processos metabólicos que o requerem e, conseqüentemente, reduzindo o desenvolvimento e crescimento das plantas (Blom et al., 1994). Pelacani (1992), trabalhando em casa de vegetação, verificou que as espécies *Baccharis trimera*, *Paspalum paniculatum* e *Polygonum acuminatum* foram as que sobreviveram a inundações parciais da parte aérea, sendo que o *P. acuminatum* desenvolveu aerênquimas e apenas a espécie *Axonopus fisifolius* sobreviveu ao alagamento total da planta..

Nos solos completamente inundados cria-se um gradiente de concentração de oxigênio decrescente desde a superfície até níveis mais profundos. As concentrações mínimas das camadas mais superficiais podem ser suficientes para atender às necessidades mínimas de sobrevivência de plantas nessas condições (Kozloswisk e Pallardy, 1984), mostrando que, além dos níveis de aeração do solo, as respostas morfológicas e fisiológicas das plantas podem variar conforme a espécie, padrão de crescimento e estágio fisiológico em que se

encontrem (Pezenshki, 1994). Neste sentido, o padrão de crescimento do tipo estolonífero que o *P. repens* possui, poderá ser grandemente favorável para a captação e utilização do oxigênio nas diferentes camadas d'água e, conseqüentemente, a sua sobrevivência.

As gramíneas cespitosas devido ao seu padrão de crescimento, não apresentam a parte aérea com colmos que flutuem sobre as águas permitindo-lhe utilizar o oxigênio das camadas mais superficiais, em condição de completo alagamento, o que restringe sua utilização a áreas em que o alagamento não seja total (CEMIG, Relatório Anual, 1997). Tem-se observado, ainda, que suas folhas inundadas totalmente podem amarelar completamente e senescer posteriormente, dependendo do tempo de inundação, além de ocasionar problemas metabólicos pela degradação de clorofilas, diminuição da taxa fotossintética e outros (Pezenshki et al., 1996; Banga et al., 1997).

No caso de gramíneas estoloníferas, os caules e as folhas apresentam características de crescimento que possibilitam a manutenção da sua parte aérea na superfície das águas (CEMIG, Relatório Anual, 1997), sendo empirico afirmar que sua forma de crescimento possibilite buscar oxigênio nas camadas mais superficiais e aumentando o seu poder de difusão para as raízes, auxiliados ainda pelo desenvolvimento de raízes adventícias (Kozloswisk, 1984; Baruch, 1994).

A capacidade das espécies se mostrarem tolerantes a determinados períodos de inundação pode ser atribuída aos mecanismos de adaptação morfológicos e anatômicos, como lenticelas hipertrofiadas ou intumescidas, raízes superficiais, raízes adventícias e aerênquimas, que são fundamentais no transporte e acúmulo de oxigênio para as plantas, principalmente para as partes submersas (Atwell, Drew e Jackson, 1988; Scott et al., 1989; Saglio et al., 1983; Drew et al., 1994; Drew, 1997).

<sup>64</sup> Dependendo da espécie, da altura da lâmina d'água e do tempo de submersão, as estruturas adaptativas acima mencionadas podem ser mais evidentes (Laan, et al., 1990), o que as ajudará a tolerarem os ambientes sujeitos a inundação. Em associação, o estudo das exigências nutricionais e de adubação, manejo e corte das gramíneas, pode auxiliar em que o estabelecimento de algumas espécies de gramíneas seja maximizado, principalmente em áreas de baixa fertilidade do solo e de grandes variações na disponibilidade de oxigênio (Marschner, 1997; Jackson e Drew, 1984).

○ O surgimento dessas estruturas adaptativas parece estar relacionado ao aumento na concentração de etileno quando as plantas estão em condição de alagamento (Drew et al., 1994), havendo indícios de que o etileno não age isoladamente (Kozłowski, 1984). Quanto aos aerênquimas, estes podem ser oriundos da lisigenia (quebra de células) e esquisogenia (afastamento das células). Na literatura encontra-se que, em milho, a formação ocorre através de lisigenia e envolve as enzimas ácido carboxílico sintase (ACC sintase) e celulases, que têm suas atividades estimuladas grandemente pela condição de hipoxia/anoxia e baixas concentrações de nitrogênio (He, Drew e Morgan, 1994).

Em alguns estudos objetivando selecionar gramíneas tolerantes às áreas inundadas, foi verificado que o crescimento das raízes e parte aérea de *Brachiaria mutica*, *Brachiaria radicans* e *Setaria anceps* diminuiu com a submersão parcial e completa da planta (Serrão et al., 1970; Simão Neto et al., 1973 e Souza Filho et al., 1985). Rodrigues (1992) e Vartapetian e Jackson (1997) verificaram que o encharcamento do solo afetou diretamente o crescimento de algumas espécies vegetais, reduzindo-o em mais de 40%, além de prejudicar o seu estabelecimento nesses solos, principalmente quando as injúrias ocorreram nas partes aérea e radicular. Baruch (1994) submeteu algumas espécies de gramíneas forrageiras ao déficit hídrico e ao alagamento e verificou,

em ambos, que o crescimento foliar e alocação de biomassa foram reduzidos onde o *Andropogon gayanus* e *Hypparrhenia rufa* mostraram-se tolerantes ao déficit hídrico, enquanto que a *Echinochloa polystaschia* e *Brachiaria mutica* foram classificadas como espécies tolerantes ao alagamento.

## 2.2 Trocas gasosas

A diminuição nas taxas fotossintéticas e respiração em plantas submetidas a inundação, parcial ou total, pode ser decorrente de fatores genéticos, disponibilidade de nutrientes no solo para as plantas, bem como a capacidade ou não de eliminar substâncias como etileno, ácido abscísico quando são produzidos em quantidades inadequadas, chegando a níveis tóxicos para as plantas nessas condições (Crawford, 1996).

○ Fatores como a diminuição na produção de energia devido a baixa aeração envolvendo a planta, parcial ou totalmente, podem afetar sua eficiência fotossintética, em virtude de distúrbios causados na raiz e parte aérea em associação a danos que possam ocorrer na fase fotoquímica da fotossíntese (Allen et al., 1996). O encharcamento do solo pode afetar essa fase fotoquímica diminuindo as reações de cloroplastídeos e assim reduzir o fornecimento de energia gerado pelo fotossistema II para os processos subsequentes (Oliveira, 1995). Sabendo-se que o PS II é responsável pelo fornecimento de energia para a fotossíntese, a avaliação de sua eficiência pode se tornar um indicador de danos em plantas sob inundação em que este monitoramento pode ser obtido pela fluorescência (Schreiber et al., 1997). Tais danos podem ainda, ser atribuídos à queda nos teores de clorofilas resultantes da degradação e/ou decréscimo de sua síntese em folhas em diferentes níveis de inundação (Akilan, 1997; Pezeshki, Pardue e DeLaune, 1996; Huang, 1994).

○ A produção de etileno em níveis altos, a degradação e diminuição na síntese de clorofilas, senescência foliar e redução na atividade de enzimas como a RuBisCO também podem ocorrer quando as plantas são submetidas ao alagamento (Kozloswisk e Pallardy, 1984; Pezeshki, 1994; Schreiber, Bilger e Neubauer, 1995; Allen et al., 1996; Akilan et al., 1997) e a ação em conjunto ou isoladamente desses fatores também pode ser responsável pela redução na atividade fotossintética delas.

○ Allen et al. (1996) e Vu e Yelonosky (1991) constataram que a redução na atividade da RuBisCO foi fator decisivo para o decréscimo na atividade fotossintética em plantas submetidas à baixa disponibilidade de oxigênio. Pezeshki, Pardue e DeLaune (1996) verificaram que a concentração de clorofilas, fotossíntese, condutância estomática, atividade da álcool desidrogenase nas raízes e produção de etileno nas folhas e raiz foram, de modo geral, reduzidas devido a variação no potencial redox do solo provocado pela inundação em *Taxodium distichum* L., *Quercus lyrata* Walt e *Q. falcata*.

○ A variação na condutância estomática em algumas espécies é uma das respostas primárias da parte aérea das plantas quando submetidas ao alagamento (Kozloswisk e Pallardy, 1984; Else et al., 1995; Kramer e Boyer, 1995; Akilan e Jackson, 1997). A interferência neste processo pode afetar diretamente a assimilação de carbono, provocando uma redução na capacidade fotossintética e de transpiração, podendo ser encontradas correlações grandes entre eficiência fotossintética e condutância estomática (Morard e Silvestre, 1996). Na literatura há casos em que, em folhas de espécies arbóreas de *Nothofagus solandri* e *N. menziensis*, tanto a fotossíntese como a condutância estomática foram reduzidas de 60% e 70%, e 65% e 80%, após 8 dias de inundação, respectivamente (Osbert et al., 1995).

○ Em situação de baixa disponibilidade de oxigênio, as trocas gasosas são muito afetadas e em consequência, a produção de carboidratos também sofre

alterações em seu conteúdo, chegando a retardar o crescimento e desenvolvimento de plantas que sejam sensíveis quando inundadas, principalmente devido às mudanças que se darão no processo de transporte desses carboidratos para as diferentes partes da planta (Vahl, 1980; Pelacani, 1992; Sharkey, 1985, Portfield et al., 1997).

### 2.3 Respiração

O processo da respiração pode passar de aeróbico para anaeróbico quando as condições de aeração mudam e o ambiente torna-se hipóxico ou anóxico. Nestas condições, é desencadeada a respiração anaeróbica e o processo da glicólise é maximizado para compensar a redução na produção de energia, decorrente da ausência de oxigênio, que é o aceptor final na cadeia de transporte de elétrons, dando-se início às chamadas rotas fermentativas, que se utilizam de polipeptídeos anaeróbicos como a Lactato desidrogenase, Piruvato Descarboxilase e a Álcool desidrogenase.

O aumento na atividade das referidas enzimas pode servir como indicador de que as rotas anaeróbicas estão em funcionamento devido a baixa disponibilidade de oxigênio (Drew et al., 1994; Kennedy e Rumpho, 1994; Crawford e Blaendlem 1996). Além dessas enzimas, outras como a glicose 6-fosfato isomerase, aldolase, sacarose sintase, gliceraldeído 6-fosfato desidrogenase e piruvato descarboxilase já foram identificadas em altas concentrações em consequência da respiração anaeróbica (Kennedy et al., 1992).

Com a ausência de oxigênio, as enzimas das vias anaeróbicas são sintetizadas para poder restaurar o poder redutor, em que o primeiro passo se dá com a lactato desidrogenase restaurando este poder redutor de piruvato a lactato, onde seu produto altera o pH citoplasmático e então há a síntese de piruvato

descarboxilase que passa a inibir em certo grau a ação da lactato desidrogenase, promovendo então a síntese da álcool desidrogenase (Kennedy et al., 1992).

Todavia, a produção de ATP via glicólise, apesar de gerar energia, é baixa em relação a respiração aeróbica e leva ainda à produção final de etanol e lactato que, em concentrações altas, podem causar desarranjos nas membranas, provocando até mesmo morte das células, além do rendimento energético ser bastante diminuído em relação a respiração aeróbica (Van Toai et al., 1988; Drew et al., 1994; Crawford e Brandlle, 1996; Bidwell, 1983; Fox et al., 1994). Uma alternativa de manter níveis de ATP em condições de alagamento seria a mobilização de carboidratos como forma de preservação da integridade das membranas lipídicas durante o período anóxico e pós-anóxico (Crawford e Braendle, 1996), pois nessas condições de déficit de oxigênio, pode ocorrer a peroxidação dessas camadas lipídicas e, em consequência, aumentar o grau de senescência de folhas das plantas (Hurng e Kao, 1994).

Crawford (1966, 1967, 1969, 1978), propôs algumas explicações para as adaptações metabólicas desenvolvidas pelas plantas em solos inundados. Uma delas é que através do metabolismo anaeróbico, o produto final seja o malato, embora acredite-se que essa via não resulte em ganhos consideráveis de energia, por outro lado pode resultar em produções baixas de etanol, que são insuficientes para causar injúrias à planta (Davies, 1980). Parece que essa adaptação é observada em plantas que toleram períodos curtos de déficit de oxigênio. Uma possível explicação para que algumas plantas tolerem períodos de inundação mais prolongados pode estar nos mecanismos adaptativos de eliminação via exudação de substâncias que se tornaram tóxicas em concentrações elevadas (Medri, 1985; Jolly, 1991).

A capacidade de tolerância das plantas ao estresse varia de acordo com a espécie e parece, ainda, estar relacionada com a capacidade de acúmulo de

matéria seca, aumento da atividade catalítica, além de variações na translocação de fotoassimilados e fixação e assimilação de nitrogênio (Arrese et al., 1993).

#### **2.4 Atividade da redutase de nitrato em ambientes inundados**

A baixa aeração dos solos pode afetar a solubilidade e disponibilidade dos nutrientes minerais, produzindo formas menos utilizáveis pelos vegetais. Dentre as fontes de nitrogênio existentes no solo, a forma nítrica é a principal disponível e utilizada pelos vegetais (Redinbaught e Campbell, 1991). A quantificação da atividade da enzima redutase de nitrato pode um indicador da performance do metabolismo do nitrogênio das plantas em condições de ambiente adversas (Durzan e Steward, 1983; Kaiser et al., 1997; Solomonson e Barber, 1990).

Em condições de anaerobiose, o nitrato do solo é convertido a amônia, por denitrificação, o que desfavorece, em muitas espécies, sua disponibilidade de assimilação (Fredeen e Field, 1992). Não sendo a forma amoniacal a mais utilizada pelos vegetais, outras enzimas como a glutamina sintetase e glutamato oxoglutarato aminotransferase, responsáveis pela assimilação do nitrogênio amoniacal, podem ter sua atividade aumentada quando em hipoxia/anoxia (Vanlerberghe et al., 1989; Botelho, 1996).

Algumas espécies não utilizam o nitrato como acceptor final de elétrons na conhecida "respiração do nitrato". Estudos têm mostrado que a assimilação de nitrogênio através de nitrato pode ser devido à formação de aerênquimas que ajudam na oxigenação e manutenção da nitrificação mantendo a atividade da redutase de nitrato mesmo sob alagamento (Blom et al., 1994). No entanto, algumas espécies, mesmo apresentando aerênquimas, podem ter a atividade da enzima reduzida, mostrando respostas diferenciadas das plantas em condição de inundação parcial e/ou total. Pelacani (1992) observou a formação de raízes

adventíceas nas espécies seringueira, ameixa, ingá, jacarandá, sesbania e açaí, bem como uma redução na atividade da redutase de nitrato em folhas de jacarandá, sesbania e ameixa quando comparadas com as plantas em cultivo normal de aeração.

Reggiane et al. (1993) observaram que, em plantas de arroz submetidas ao alagamento, a atividade da redutase de nitrato aumentou no ápice radicular, quando a este foi fornecido  $\text{NO}_3^-$  exógeno. Neste caso, é uma confirmação de que há assimilação de nitrogênio em condições de anaerobiose. Entretanto, várias pesquisas têm demonstrado que em anoxia/hipoxia pode haver uma diminuição na atividade da RN o que foi constatado por Kemp e Small (1993). Ainda segundo Mattana et al. (1994), este declínio pode ser devido a redução da síntese “de novo” desta enzima.

Como em condições de déficit de oxigênio há um bloqueio no ciclo dos ácidos tricarbóxicos, o íon nitrato, que em geral é a principal fonte de nitrogênio, pode passar a ter uma função diferenciada, ser possível utilizá-lo como aceptor final de elétrons, dependente de nicotinamida dinucleotídeo reduzido (NADH) com a finalidade de reduzir o nitrato para o nitrito (Reggiani, Branbilla e Bertani, 1985).

Assim, a atividade da redutase do nitrato (RN) na chamada “respiração do nitrato” pode representar uma maior regeneração do poder redutor  $\text{NAD}^+$ , já que a RN não tem ação competitiva de energia (NADH) com as enzimas lactato desidrogenase e álcool desidrogenase, contribuindo, desta forma, para maior intensidade e continuação da glicólise e assim manter um certo nível de energia (Reggiani Branbilla e Bertani, 1985; Saglio, Drew e Pradet, 1988; Mattana et al., 1994; Kemp e Small, 1993).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Características gerais das duas espécies selecionadas

##### 3.1.1 *Setaria anceps* Stapf. Ex Massey cv. Nandi

A *Setaria anceps*, também conhecida como Setária e Nandi, vem sendo utilizada em diversas regiões do Brasil, inclusive na Amazônia (Dias-Filho, 1986). Trata-se de uma espécie do grupo das C<sub>4</sub>, de crescimento cespitoso, rizomas curtos, atingindo alturas de 1,5 a 2,0m e colmos comprimidos na base. Possuem folhas largas glabras e finas, algumas vezes há pêlos perto da ligula. A inflorescência é uma panícula de até 25cm de coloração marrom-alaranjado e sementes de cor amarelo-esverdeada e espiguetas rodeadas de aristas. A propagação se dá por meio de sementes via fertilização cruzada. Mesmo sendo do tipo cespitoso, quando pastoreada adequadamente propicia boa cobertura ao solo adaptando-se a regiões de precipitação acima dos 760 mm/ano e de pouca exigência quanto à solos férteis.

As características mencionadas podem ser valiosas em regiões deplecionadas, como as margens do reservatório de Camargos-MG onde o solo é de baixa fertilidade Além disso, essa espécie apresenta-se como uma boa opção com características de propagação rápida e eficiente utilizando sementes, e com potenciais tolerantes a breves períodos de inundação. Além disso, é bem aceita pelos animais e de fácil associação com leguminosas (por exemplo: centrosema, siratro e galáxia), característica utilizável para o processo de incorporação de matéria orgânica ao solo (Alcântara e Bufarah, 1992).

### 3.1.2 *Paspalum repens* Berg

O *Paspalum repens* conhecido como *Paspalum repens* ou membeca é, dentre várias gramíneas, proveniente das regiões de terras inundáveis, uma das mais importantes para a alimentação animal, com produção variável entre 2.692 a 4.722kg de MS/ha. Esta variação pode se dar devido a diferenças na fertilidade do solo e ao tempo de inundação da área em que se encontra (Camarão et al., 1991).

É uma espécie que pertence ao grupo das C<sub>4</sub> e cresce na forma de estolões com características de rápida proliferação e cobertura do solo, podendo ser de hábito aquático ou terrestre, encontrada com frequência nas áreas periodicamente inundadas na região da Ilha de Marajó (PA). Por ser adaptada a regiões de várzeas, vem sendo utilizada como uma alternativa para pastagem, principalmente na criação de búfalos no Estado do Pará, com períodos de inundação e veranicos periódicos (Camarão e Marques, 1995).

### **3.2 Obtenção do material vegetal**

As plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* foram retiradas do painel de gramíneas do Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras-MG, em janeiro de 1998. Foram retirados torrões (40cm x 30cm x 10cm) de ambas as espécies, que foram em seguida acomodados para vasos de 50cm x 35cm x 15cm. O substrato continha uma mistura de terra de subsolo e areia na proporção de 3:1 e cada vaso foi adubado com 50g de NPK (4:14:8), segundo Recomendação da Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais-CFSEMG (1989), para plantio de gramíneas. Cinco dias após a transferência das gramíneas para os recipientes, foi feita uma poda a uma altura de 15cm para obter rebrotas que dariam plantas mais uniformes.

### **3.3 Delineamento, montagem e distribuição das plantas**

O delineamento experimental utilizado foi em blocos casualizados com cinco repetições e as parcelas subdivididas no tempo. A análise estatística foi feita pelo programa SISVAR (Sistema de Variância, 1997), cujos os resultados se encontram nos anexos.

As plantas foram colocadas em tanques cobertos por um "sombrite" interceptando cerca de 30% da energia luminosa incidente, onde foram submetidas aos tratamentos sem submersão, submersão parcial do sistema radicular e submersão total da planta. Como a espécie *Paspalum repens* é do tipo estolonífero, a inundação completa da parte aérea foi assegurada colocando-se uma tela de "clarite" nos tanques.

Foram avaliadas as seguintes características: crescimento diário das folhas, trocas gasosas, eficiência do fotossistema II, teores de clorofilas *a*, *b*, *total* e relação clorofila *a/b*, atividade da redutase de nitrato no tempo zero, 5,

10, 15, 20, 25 e 30 dias após a indução dos tratamentos (DAIT), teores de carboidratos (solúveis totais, redutores, amido), nitrogênio total, proteínas e aminoácidos no início e fim do experimento.

### **3.4 Características avaliadas**

#### **3.4.1 Trocas gasosas**

A fotossíntese líquida foi obtida pelo do analisador portátil de gás infra vermelho (ADC, modelo LCA-4, Hoddesdon, UK). Em cada época de avaliação foram feitas cinco medições nas folhas + 2 expandidas totalmente. Para as plantas que estavam submersas totalmente os recipientes plásticos foram previamente emergidos com auxílio de suportes em sua base para que a parte aérea permanecesse acima da lâmina d'água. O processo desde a retirada da submersão até as medições duraram cerca de 20 minutos. As avaliações foram feitas entre 9 e 10 horas e as características obtidas pelo IRGA foram a taxa fotossintética líquida, condutância estomática e transpiração.

#### **3.4.2 Fluorescência**

A eficiência do fotossistema II foi avaliada pelo uso do fluorômetro PEA (Plant Efficient Analyser/Hansatech, Norkfolk, UK), sendo as folhas utilizadas as mesmas selecionadas para a leitura com o IRGA. Antes da leitura com o aparelho, as folhas foram colocadas no escuro por 30 minutos, utilizando-se cliques foliares para a estabilização dos fotossistemas, sendo posteriormente emitida uma intensidade luminosa de 60% da capacidade total do aparelho durante cinco segundos. As variáveis medidas foram a fluorescência inicial ( $F_0$ ), a fluorescência máxima ( $F_m$ ) e a fluorescência variável ( $F_v = F_m - F_0$ ). Para a

avaliação da eficiência fotoquímica propriamente dita foi utilizada a relação  $F_v/F_m$ .

### **3.4.3 Crescimento das folhas**

O crescimento em extensão das folhas foi avaliado diariamente em folhas -1 não expandidas completamente, sendo a medição feita desde o ápice até a sua inserção no colmo. Após a constância nos valores, outra folha -1 era selecionada. As avaliações foram feitas durante os 30 dias experimentais e os resultados foram obtidos pela diferença dos acúmulos dos valores iniciais e finais de cada medição.

### **3.4.4 Matéria seca**

As plantas foram seccionadas em partes aérea, colmo e raízes, para posterior secagem em estufa com ventilação forçada a 65°C e a matéria seca obtida após 48 horas.

### **3.4.5 Clorofilas**

As clorofilas *a*, *b* e *total* foram avaliadas em extratos obtidos após maceração de discos foliares de 1cm<sup>2</sup> em 10mL de acetona (80%). Em seguida, o extrato foi centrifugado a 3.000 giros durante 10 minutos. A partir do sobrenadante, foram realizadas leituras espectrofométricas e as clorofilas determinadas conforme metodologia de Arnon (1949).

### 3.4.6 Redutase de nitrato (RN)

A atividade da redutase de nitrato "*in vivo*" nas folhas foi avaliada segundo metodologia descrita por Oliveira e Magalhães (1989), modificada por Cairo (1992). Foram utilizados 500mg de amostras foliares colocadas em solução de tampão fosfato de potássio (50mM/pH 7,5), sendo posteriormente transferidos para o meio de incubação, composto de 4,95mL de tampão fosfato de potássio (0,1M); 0,05mL de n-propanol e KNO<sub>3</sub> (100mM). As amostras foram infiltradas a vácuo por 2 minutos e depois submetidas a banho-maria a 30°C por 30 minutos. Ao término da incubação, foram retiradas alíquotas de 0,5mL do extrato colocadas em meio de reação composto de 1mL de sulfanilamida (1% em HCl 1,5N), 1mL de N-2 naftil-etileno (0,02%) e 1,5mL de H<sub>2</sub>O destilada. As leituras foram feitas a 540nm, sendo a atividade da enzima expressa em  $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{mgProt}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

### 3.4.7 Obtenção do extrato bruto

As análises bioquímicas foram realizadas nos extratos das folhas +2 coletados nos mesmos dias das avaliações com o IRGA e PEA. As amostras foliares foram colocadas em nitrogênio líquido e depois armazenadas em freezer a -86°C. A etapa da homogeneização foi realizada segundo metodologia modificada e descrita por Lemos (1996). Foram utilizados 500mg de tecido vegetal homogeneizado em 5mL de meio de extração composto de 4,82mL de tampão Tris-HCl (0,1 M e pH=7,5), 100 $\mu$ L de MgCl<sub>2</sub> 6H<sub>2</sub>O (0,5M), 10  $\mu$ L de DTT (1M), 10 $\mu$ L de PMSF (0,4M) e 100mg de PVPP e o conteúdo centrifugado a 30.000g durante 10 minutos a 4°C. O extrato obtido foi utilizado para as quantificações dos açúcares solúveis totais, açúcares redutores, proteínas e aminoácidos. O material residual foi utilizado para a dosagem do amido.

### **3.4.7.1 Açúcares solúveis totais**

Os açúcares solúveis totais foram quantificados segundo metodologia descrita por Yemm e Willis (1964), utilizando-se alíquotas de 100 $\mu$ L do extrato, 900 $\mu$ L de H<sub>2</sub>O destilada e 2mL do reagente de antrona, este último composto de 20mg de antrona, 0,5mL de H<sub>2</sub>O destilada e 10mL de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> concentrado. Os tubos foram mantidos em banho de gelo para evitar o aquecimento das amostras. A leitura foi a 620nm, calculados com base na curva padrão com glicose e expressos em mg.gMS<sup>-1</sup>.

### **3.4.7.2 Açúcares redutores**

Os açúcares redutores foram quantificados segundo metodologia descrita por Miller (1959), utilizando-se alíquota de 1mL do extrato, 0,5mL de H<sub>2</sub>O destilada e 1mL do reagente de DNS. Os tubos foram agitados e colocados em banho-maria a 100°C por 5 minutos e depois resfriados à temperatura ambiente. As leituras foram feitas a 540nm, sendo os resultados calculados com base na curva padrão de glicose e expressos em  $\mu$ mol.Glc.gMS<sup>-1</sup>.

### **3.4.7.3 Proteínas**

As proteínas solúveis foram determinadas segundo método de Bradford (1976), utilizando-se alíquotas de 0,1mL do extrato bruto em 2,5mL do reagente de Comassie, composto de 0,01% de Comassie Blue G-250, 8,5% de ácido fosfórico e 4,7% de etanol. Após agitação dos tubos foi realizada leitura a 595nm e os resultados calculados com base na curva padrão de BSA (soro albumina bovino) e expressos em mg BSA.gMS<sup>-1</sup>.

#### **3.4.7.4 Aminoácidos**

A determinação dos aminoácidos foi realizada através do método de Yemm e Cocking (1955). Em alíquotas de 1mL foram adicionados 1,7mL do reagente composto por 0,5mL de tampão citrato de sódio (0,2M e pH=5,0), 0,2mL do reagente de ninhidrina e 1,0mL de KCN (2% em metilcelossolve). Após 20 minutos em banho-maria a 100°C, foi adicionado 1,3ml de etanol (60%) e lidas a 570nm. Os resultados foram calculados com base na curva padrão de glicina e expressos em mgGly.gMS<sup>-1</sup>.

#### **3.4.7.5 Amido**

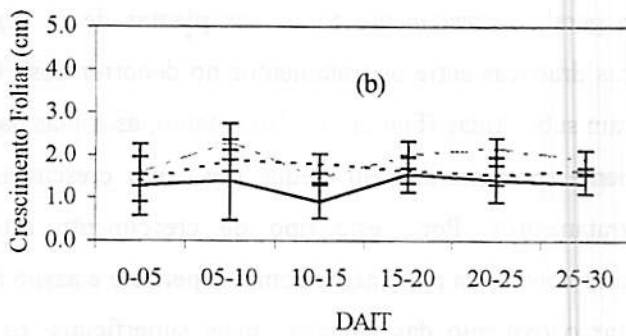
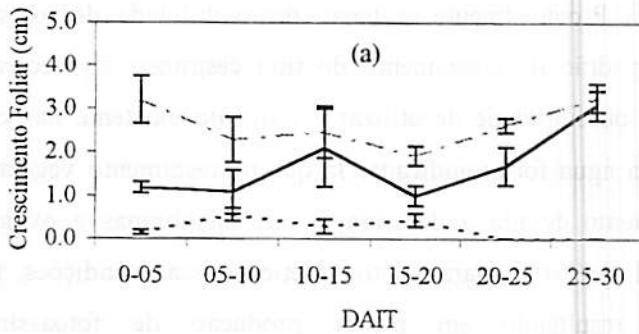
A determinação do amido foi realizada com o resíduo da extração com tampão Tris-HCl, que foi ressuspenso com ácido tricloroacético a 10% e centrifugado a 10.000g por 30 minutos, a operação que foi repetida por duas vezes, descartando-se os sobrenadantes. A terceira e última centrifugação se deu com a adição de 10 mL de ácido perclórico a 35%. Os tubos foram deixados em repouso no ácido perclórico por 20 minutos e a reação paralisada com 10mL de H<sub>2</sub>O destilada. O sobrenadante foi, então, coletado para a dosagem do amido utilizando-se 1mL de alíquota, aplicando-se a mesma metodologia utilizada para os açúcares solúveis totais. Os resultados foram calculados com base na curva padrão de glicose e multiplicados por 0,90, segundo Pucher et al. (1948), expressos em mgGlc.gMS<sup>-1</sup>.

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Crescimento foliar e acúmulo de matéria seca


Durante o período experimental, as folhas inundadas parcialmente das plantas de *S. anceps* cresceram mais do que as folhas das plantas sem submersão. Este crescimento um pouco mais acentuado das folhas inundadas parcialmente ocorreu possivelmente devido a um início de adaptabilidade desta espécie a essas condições, enquanto que nas folhas de plantas submersas completamente, o crescimento foliar apresentou reduções drásticas (Figura 1a).

Apesar das folhas de *S. anceps* submetidas a condições normais de drenagem terem crescido em menor proporção em comparação às folhas submersas parcialmente, as observações visuais mostraram que o estado de enverdecimento destas era similar entre os tratamentos controle e parcial (Figura 10), haja vista que os valores tenderam a se equivaler, o que pôde ser claramente observado ao fim das avaliações (Figura 1a). Este fato mostra que o tempo e a inundação parcial dessas plantas não foram decisivos para que ocorresse diminuição e até mesmo uma suspensão de seu crescimento. Haddade et al. (1998) verificaram que o acúmulo de matéria seca das folhas observado na *S. anceps* foi semelhante ao de *Brachiaria mutica* e *Brachiaria decumbens* quando submetidas a períodos de inundação, e a *S. anceps* foi considerada como tolerante intermediária à inundação parcial, compatível com os resultados obtidos neste trabalho.



- sem submersão da planta
- - - com submersão do sistema radicular
- ..... submersão total da planta

FIGURA 1. Crescimento foliar de plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).



Em relação às folhas das plantas de *S. anceps* submersas completamente, o crescimento foi visivelmente reduzido logo nos primeiros dias de inundação (Figura 1a), redução esta que foi de aproximadamente 80% em relação aos demais tratamentos. Provavelmente, a baixa disponibilidade de oxigênio no meio e mesmo o padrão de crescimento do tipo cespitoso favoreceram este decréscimo, pois a possibilidade de utilizar o oxigênio existente nas camadas mais superficiais da água foi prejudicada. Já que o crescimento vegetativo foi afetado, provavelmente devido a desarranjos nas membranas e oxidação de lipídeos (Yan et al. 1996) o aparato fotossintético nessas condições, também sofreu reduções, resultando em menor produção de fotoassimilados, desfavorecendo o seu crescimento, como observado na Figura 4.

De maneira geral, o crescimento foliar das plantas de *P. repens* não apresentou diferenças drásticas entre os tratamentos no decorrer dos 30 dias de inundação a que foram submetidas (Figura 1b). No entanto, as folhas das plantas submersas parcialmente apresentaram, em média, um maior crescimento foliar que nos demais tratamentos. Por este tipo de crescimento estolonífero proporcionar um maior contato da parte aérea com a superfície e assim aumentar as chances de captar o oxigênio das camadas mais superficiais, os maiores valores de crescimento foliar foram observados em plantas inundadas parcial e completamente inundadas. Este fato pode ainda ter possibilitado uma maximização no metabolismo aeróbico, principalmente das raízes, em virtude do abastecimento de oxigênio superficial para o sistema radicular (Szyborska, 1967).

Em relação ao acúmulo e particionamento de matéria seca, somente as folhas e raízes de *S. anceps* tiveram seu crescimento reduzido em plantas submersas totalmente (Figura 2a). A submersão apenas do sistema radicular não afetou o acúmulo de matéria seca nas diferentes partes estudadas e este maior crescimento pode ser em decorrência de prováveis adaptações metabólicas e/ou

principalmente pela presença de aerênquimas (Figura 3a) que deve ter favorecido uma maior difusão de oxigênio nessas condições de alagamento. Muthuchelian et al. (1995) verificaram uma redução acentuada na biomassa de plântulas de *Erythrina variegata* expostas a 10 dias de alagamento e, conseqüentemente, as taxas de crescimento também apresentaram reduções significativas.

Quanto ao *P. repens*, a submersão parcial e total proporcionou um maior acúmulo de matéria seca em relação ao tratamento controle, mostrando que esta espécie é bem adaptada a solos inundados (Figura 2a), o que já era de se esperar, pois sua origem é de áreas inundáveis da região Amazônica. Provavelmente, esta adaptabilidade do *P. repens* se também se deveu ao grande número de lenticelas, raízes laterais, adventíceas e aerênquimas observado, principalmente nas plantas inundadas parcialmente (Figuras 3b e 3c). A presença destes aerênquimas também devem ter ajudado no suprimento e maior difusão de oxigênio para as partes inundadas, favorecendo o funcionamento do metabolismo aeróbico (Atwell et al., 1988; Burdick e Mendelsohn, 1989; James e Crawford, 1998 e Scott et al., 1989) sem prejudicar o crescimento como um todo, mesmo nas plantas em condição de alagamento.

Alguns trabalhos confirmam estes resultados, como de Baruch (1994) estudando algumas espécies de gramíneas forrageiras submetendo-as ao alagamento e déficit hídrico, onde verificou que o crescimento das folhas e a alocação de biomassa foram reduzidos em todas as espécies estudadas em ambos os tratamentos, e Lizaso e Ritchie (1997) que verificaram que plantas de milho submetidas à inundação parcial apresentaram redução no crescimento foliar, área foliar, condutância estomática e taxa fotossintética, aumentando, conseqüentemente, a senescência foliar após 10 dias de tratamento.

Analisando esta produção de biomassa nas partes distintas, pôde-se observar também que para o *P. repens* o investimento maior de matéria seca foi

direcionado para o crescimento do colmo na espécie, independentemente dos níveis de inundação. Este pode não ser um fator favorável em condições de campo como na área de Camargos, pois, além das áreas inundadas periodicamente, há locais que as águas não alcançam, tornando-se um ambiente de déficit hídrico severo, em que o acúmulo de biomassa para as raízes seria mais favorável para explorar uma maior área de solo em busca de água. Já em *S. anceps*, observou-se que o investimento em matéria seca foi maior para o sistema radicular, o que torna esta espécie mais apta a áreas desfavorecidas de boa drenagem, bem como para áreas com baixa fertilidade, sujeitas a assoreamentos e erosões do solo, pois com uma maior biomassa radicular a exploração deste solo poderia ser feita com maior eficiência.

Durante as observações de recuperação pós-estresse, a parcela de cada um dos tratamentos foi mantida em condições normais de irrigação por 5 dias e após 7 dias, a parcela do tratamento controle teve a retomada do crescimento normal e vigoroso. Observou-se que as plantas de *S. anceps* sob submersão total não manifestaram sinais de recuperação, morrendo posteriormente, mostrando que o período de estresse de 30 dias foi muito severo e letal (Heindrichs, 1970). As plantas de ambas as espécies sob submersão parcial também retomaram o crescimento, ao ponto de emitirem novas folhas, porém em menor proporção quando comparados com o controle.

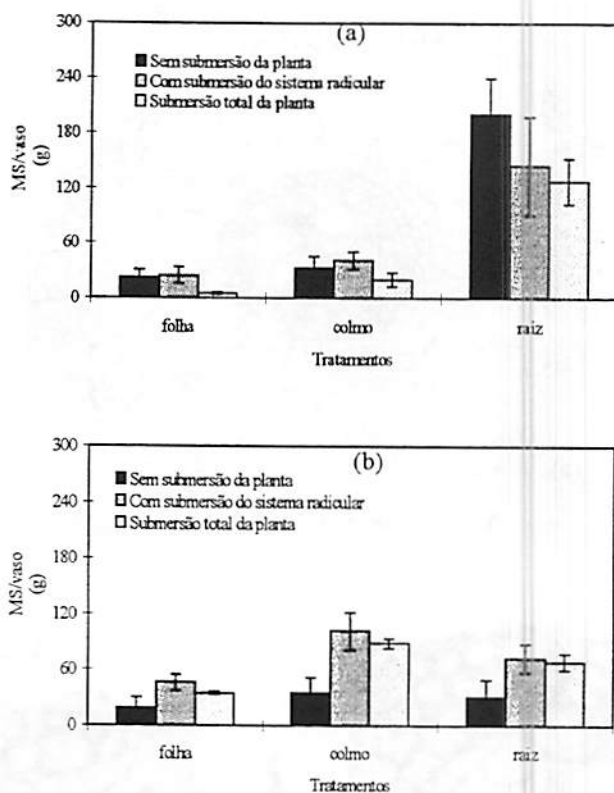


FIGURA 2. Distribuição de matéria seca em partes distintas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), obtidos após 30 dias de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

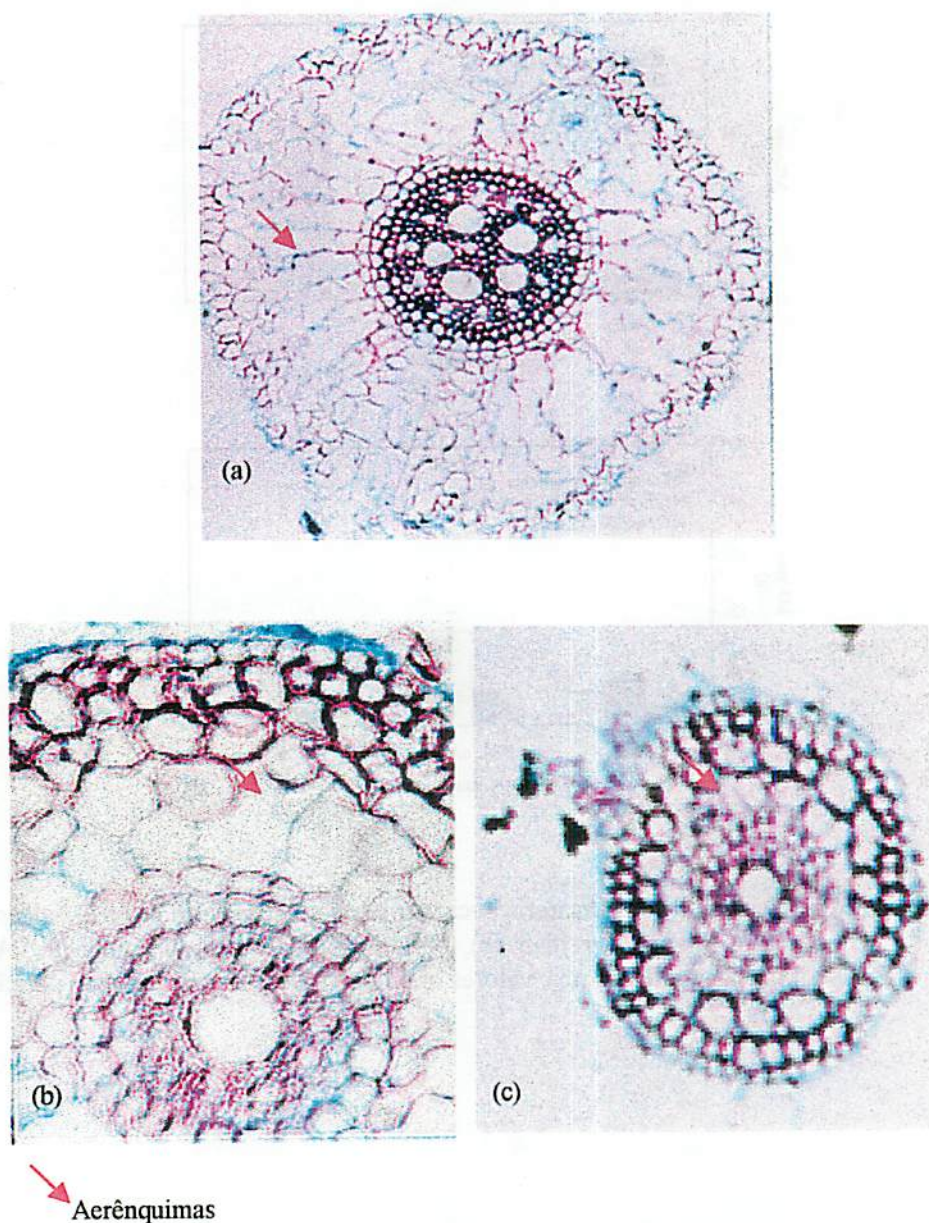


FIGURA 3. Cortes transversais em raízes adventícias de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas a inundaç o parcial do sistema radicular e raízes adventícias de *Paspalum repens* submetidas a inundaç o total (c) ap s 30 dias de tratamento.

## 4.2 Fotossíntese

De maneira geral, as folhas das plantas de *S. anceps* inundadas totalmente tiveram a taxa fotossintética reduzida em aproximadamente 50% ao final dos 30 dias de inundação (Figura 4a). A tolerância a alagamentos parciais observada em *S. anceps* vem sendo constatada às margens dos reservatórios da hidrelétrica de Camargos - MG (Relatório da CEMIG, 1997). Outra explicação para que a taxa fotossintética tenha diminuído possivelmente vem a explicar a ausência de crescimento que ocorreu em suas folhas (Figura 1a), conseqüentemente resultando em queda na produção de carboidratos e seu uso, como observado nos resultados de amido, açúcares solúveis totais e açúcares redutores (Figuras 14, 12, 13).

Por outro lado, para o *P. repens*, os efeitos negativos do alagamento em relação a fotossíntese só foram observados após os 25 dias de estresse (Figura 4b), tendo a diferença mais acentuada ocorrido na avaliação final do experimento onde a fotossíntese das plantas totalmente inundadas foi menor.

Apesar de diversos autores relacionarem quedas na fotossíntese à condutância estomática de plantas submetidas a períodos de inundação (Morard, 1996; Jones, 1998; Pezeshki, Pardue e DeLaune, 1996; Else et al., 1995), esta correlação não foi observada neste trabalho. No geral, as plantas de *S. anceps* apresentaram a condutância estomática igual nos três tratamentos até o 15º dia, a partir do que aumentou consideravelmente nas plantas completamente inundadas (Figura 5a), indicando haver outros fatores, como a resistência do mesófilo, afetando a queda na fotossíntese.

Para o *P. repens*, praticamente não se observaram diferenças significativas entre os três tratamentos e somente a partir do 15º dia a fotossíntese refletiu as variações observadas na condutância estomática (Figura 5b), sem, contudo, apresentar diferenças significativas. Neste caso, observa-se

que, principalmente para a *S. anceps*, a variação no comportamento estomático não estava limitando a fotossíntese. A ausência de correlações entre a fotossíntese e comportamento estomático foi verificado por Quick et al. (1989) e Sexton et al. (1997), sugerindo que outros fatores, como a atividade das enzimas de fixação e redução de carbono, eram prejudicadas e foram os responsáveis pelos decréscimos na fotossíntese.

Por outro lado, alguns trabalhos com espécies arbóreas submetidas a inundação têm mostrado que a condutância estomática é afetada logo nos primeiros dias de estresse, limitando a eficiência fotossintética (Gravatt e Kirby, 1998). Kozlowski (1998) mostrou que a correlação entre fotossíntese e condutância estomática é verificada apenas quando as plantas são submetidas a curtos períodos de inundação. Quando a inundação é estendida por mais dias, a fotossíntese é reduzida devido a danos no próprio aparato fotossintético, no desacoplamento do PS II, alterações no conteúdo de clorofilas e efeitos não estomáticos (Moore, Palquist e Seeman, 1997; Thompson, 1992; Uchino, 1995).

Em um outro trabalho, Liao e Lin (1994) verificaram que o alagamento reduziu a taxa de CO<sub>2</sub> foliar, atividade da RuBisCO, condutância estomática e a taxa transpiratória de plântulas de *Momordica charantia*, em que as variações metabólicas ocorridas, assim como na condutância estomática, foram responsáveis pela redução na taxa de CO<sub>2</sub> das folhas durante o período de alagamento, indicando haver, neste caso, uma correlação entre estes fatores. Ainda Musgrave e Ding (1998) verificaram a evolução de cultivares de aveia sob inundação, observando uma alta correlação entre a taxa fotossintética e produção de grãos, concluindo que o alagamento reduziu o enchimento dos grãos em algumas das linhagens de aveia estudadas.

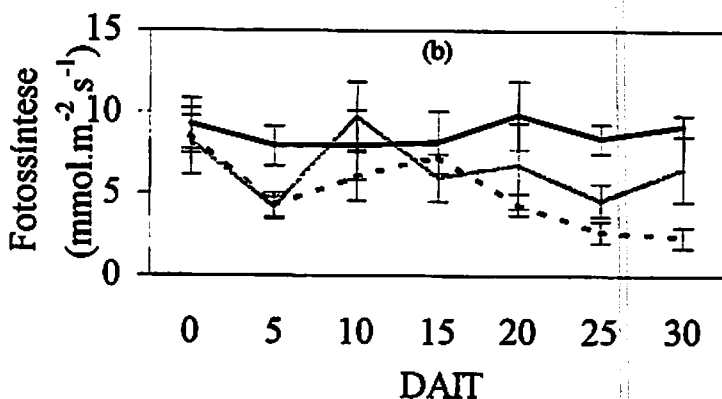
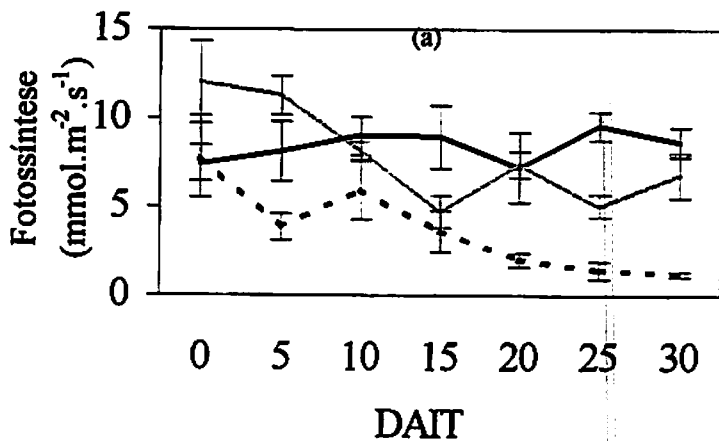
X A capacidade de algumas espécies arbóreas de suportarem o alagamento parece estar relacionada à habilidade de formar estruturas adaptativas, como

lenticelas hipertrofiadas que possibilitam uma maior utilização do oxigênio presente nas camadas mais superficiais. Larson et al. (1992) verificaram que o alagamento reduziu a taxa fotossintética e, conseqüentemente, o crescimento vegetativo em árvores de manga e, apesar dessas reduções, a manutenção e sobrevivência da espécie estava relacionado com a presença de lenticelas hipertrofiadas. Porém, árvores que não desenvolveram essas estruturas, morreram logo após curto período de inundação.

Baruch (1994) verificou que as espécies *Brachiaria mutica* e *Echinochloa polystachya* não foram afetadas pelo alagamento de 25 dias, tendo a condutância estomática, fotossíntese e atividade da álcool desidrogenase permanecido em níveis normais, o que foi atribuído à presença de raízes adventícias, aerênquimas e pelo tipo de crescimento estolonífero, os quais, em conjunto, contribuíram para aumentar a difusão de oxigênio para as partes inundadas, mantendo a atividade do sistema radicular e assim compensar a redução do oxigênio do solo. Ranney (1994) verificou, em sete espécies de *Prunus* submetidas a sete semanas de alagamento do sistema radicular, que a taxa fotossintética diminuiu gradualmente com o aumento dos dias de inundação.

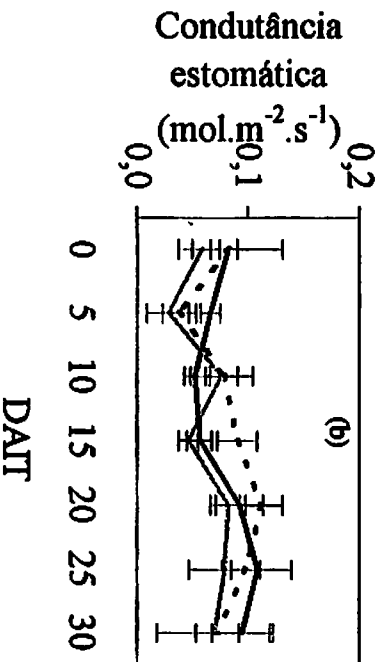
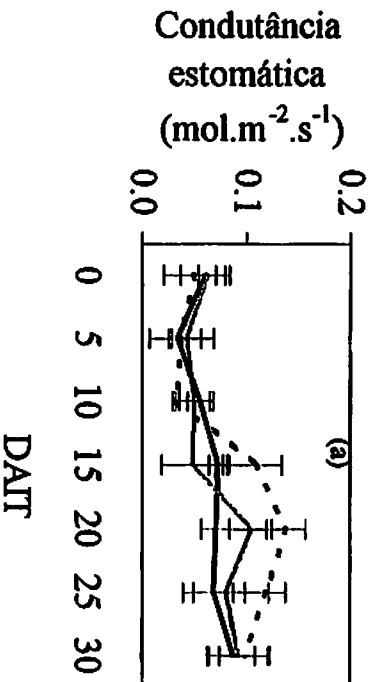
Em relação à taxa transpiratória, verificou-se que em folhas de plantas parcialmente inundadas essa taxa não foi afetada em ambas as espécies (Figuras 6a e 6b). Apesar da metodologia utilizada para a retirada dos vasos totalmente submersos durante as medições, nas folhas das plantas inundadas por completo também foi verificada a taxa transpiratória. Logo, a inundação parece não ter causado danos aos estômatos, até mesmo porque as folhas das plantas submersas por completo apresentaram valores de condutância estomática superiores aos demais tratamentos (Figuras 5a e 5b), sugerindo que os danos possam ter ocorrido nas câmaras subestomáticas. Guid e Soldatini (1997) verificaram que plantas de girassol e soja alagadas por 11 e 13 dias, respectivamente, sofreram

diminuição na taxa fotossintética e condutância estomática de girassol, enquanto que em soja a condutância estomática e taxa transpiratória aumentaram. Pezenshki (1993) verificou que a condutância estomática e a taxa fotossintética de plântulas de *Taxodium distichum*, *Quercus lyrata* e *Q. falcata* var. *pagodifolia*, foram significativamente reduzidas em solos submetidos à hipoxia.



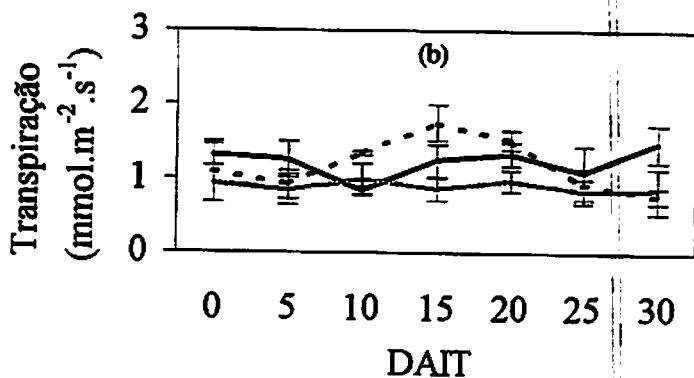
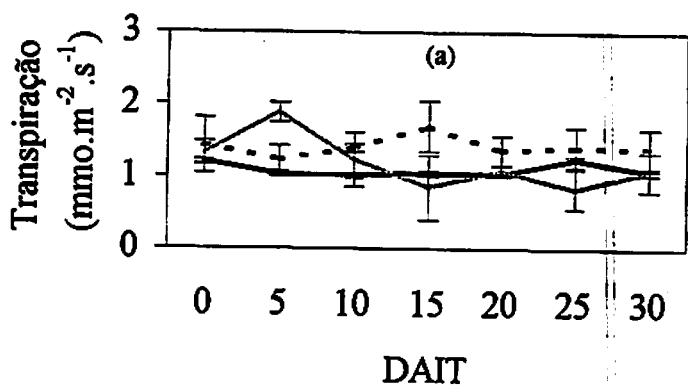
- sem submersão da planta
- - - com submersão do sistema radicular
- ..... submersão total da planta

FIGURA 4. Taxa fotossintética em plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).



— sem submersão da planta  
 - - - com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

FIGURA 5. Condutância estomática em plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

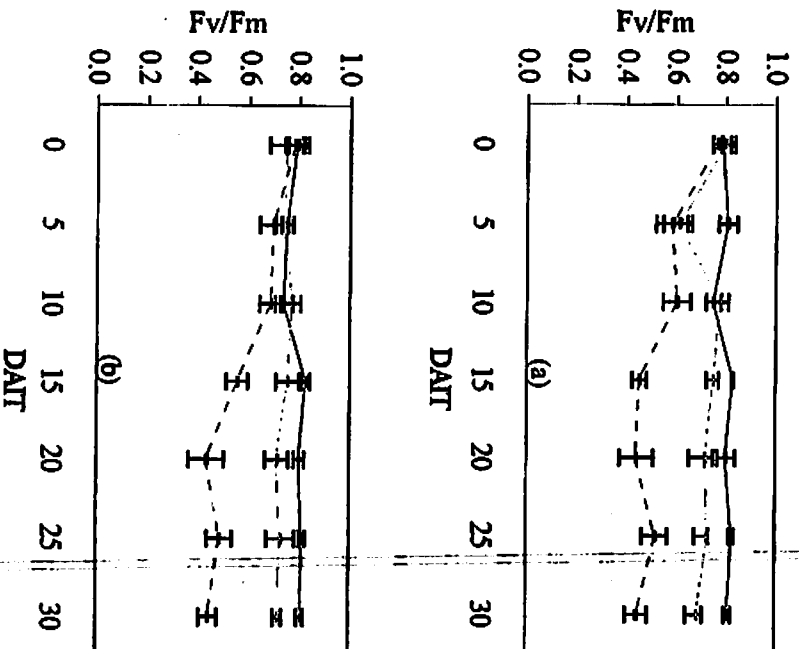


— sem submersão da planta  
 - - - com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

FIGURA 6. Taxa transpiratória em plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

A eficiência do fotossistema II obtida pela relação  $F_v/F_m$  foi drasticamente reduzida nas folhas das plantas de *S. anceps* e *P. repens* submersas completamente (Figuras 7a, 7b). As diferenças entre os demais tratamentos foram, em alguns momentos, significativas. No entanto, as plantas inundadas parcialmente apresentaram valores maiores de eficiência fotoquímica quando comparados com as plantas totalmente alagadas (Figuras 7a, 7b). Assim, o déficit de oxigênio provocado pela submersão, parece ter causado injúrias no fotossistema II, diminuindo a eficiência fotossintética dessas plantas (Björkman e Demming, 1987). Em uma outra situação de estresse, não com alagamento mas com déficit hídrico, foi verificado que algumas espécies de gramíneas de pradaria tiveram quedas na relação  $F_v/F_m$ , observadas por Heckthorn et al., (1997) que atribuíram esta queda a danos ocorridos nos centros reativos do PSII e nas membranas dos tilacóides (Matta, 1995; Havaux, 1994).

Em alguns casos, o tempo de submersão das plantas pode afetar o aparato fotossintético e fotoquímico, reduzindo o crescimento de folhas, colmos, raízes, podendo resultar em morte das plantas (Kozlowski, 1984, 1997; Schaffer et al., 1992; Schaffer, 1998).



— sem submersão da planta  
 - - - com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

**FIGURA 7.** Eficiência fotoquímica do PSII ( $F_v/F_m$ ) em plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão (s).

Em outro trabalho com cultivares de aveia, Wagner e Dreyer (1997) verificaram que os valores da eficiência do PS II diminuíram significativamente com o alagamento por 2 a 4 semanas, quando estes valores foram inferiores aos considerados ideais de 0,83. Os decréscimos na relação  $F_v/F_m$  podem ainda estar associados com a degradação de clorofilas decorrentes da baixa síntese da mesma quando em anaerobiose. Os resultados dos teores das clorofilas *a*, *b* e *total* mostraram que a deficiência de oxigênio afetou a síntese e/ou degradação desses pigmentos em ambas as espécies (Figuras 8a, 8b, 9a, 9c, 10a, 10b).

Nos primeiros dias de inundação, as plantas de *S. anceps* sem submersão apresentaram um conteúdo de clorofila *a* maior que nas plantas com submersão do sistema radicular, as quais, por sua vez, apresentaram-se melhor que as plantas submersas totalmente (Figuras 8a, 8b).

Nas plantas de *S. anceps* e *P. repens* inundadas totalmente, os teores de clorofila *a* foram reduzidos drasticamente e as folhas deram início ao processo de amarelecimento e conseqüente clorose, acentuando-se com o aumento progressivo dos dias de inundação. Autores sugerem que a clorose ocorra devido a degradação de clorofilas quando as plantas encontram-se em solos inundados (Huang et al., 1994). No entanto, autores como Sena Gomes e Kozlowski (1998) sugerem ainda que tenha ocorrido redução na síntese dessas clorofilas, devido ao acúmulo de etileno ocasionado pelo aumento na respiração anaeróbica em condições de anaerobiose.

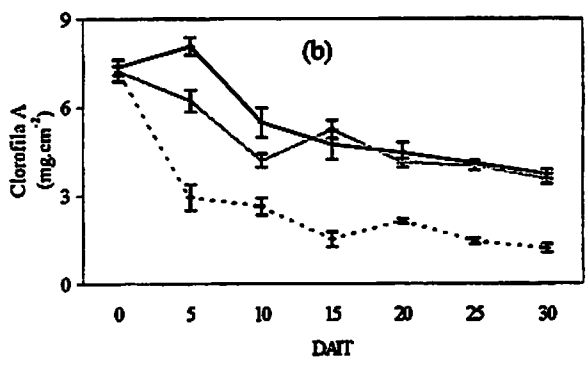
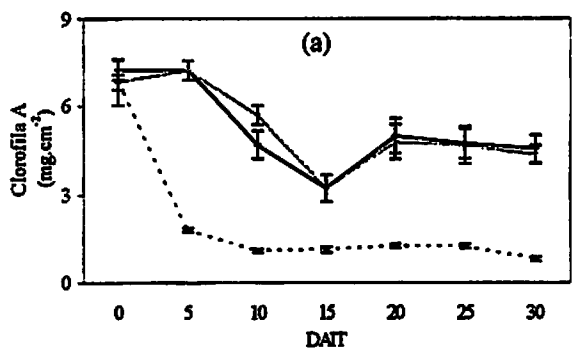
Os teores de clorofilas *b* de ambas as espécies inundadas parcialmente apresentaram-se, em geral, iguais aos das plantas sem submersão, sugerindo uma maior tolerância sob baixas concentrações de oxigênio. No entanto, as plantas de *S. anceps* apresentaram variações nos teores da clorofila *b* durante as avaliações (Figuras 9a e 9b).

A soma das clorofilas *a* e *b* mostrou que, nas plantas totalmente submersas, elas foram reduzidas de forma drástica logo nos primeiros dias da

inundação (Figuras 10a e 10b). Nas plantas parcialmente submersas os resultados tenderam a aproximar-se das plantas controle nas duas espécies. As plantas de *S. anceps* apresentaram algumas oscilações na clorofila total das plantas parcialmente inundadas, tendendo, ao final, a igualar-se às plantas controle.

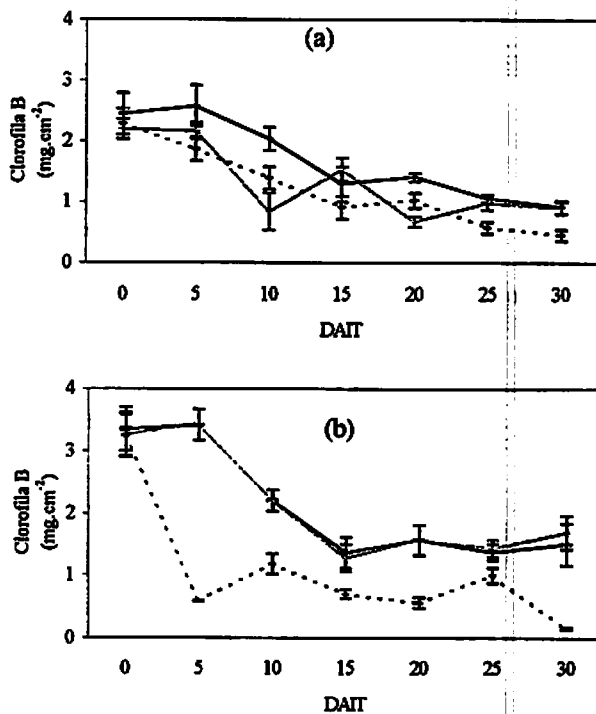
Nos dias finais de avaliações, o conteúdo das clorofilas *a*, *b* e *total* diminuiu em todos os tratamentos. No entanto, as maiores reduções ocorreram nas plantas inundadas totalmente. Uma possível explicação para esta queda talvez esteja relacionada com a redução de nutrientes no substrato em função da grande demanda e crescimento da planta no decorrer dos 30 dias, resultando em diminuições, bem como na não ocorrência da síntese de clorofilas. Porém, com as observações visuais diárias, este decréscimo nos nutrientes e a redução na síntese de clorofilas não acarretaram reduções significativas na integridade e vigor das mesmas.

Os resultados da degradação e/ou não síntese das clorofilas observados em ambas as espécies sob os tratamentos parcial e principalmente nas plantas submersas totalmente, também foram observados por Huang et al. (1994) e Joseph e Yelenosk (1991), estudando plantas de aveia e de citrus em condições inundadas de solo, respectivamente. Estes autores sugeriram que as quedas tenham afetado diretamente as taxas fotossintéticas, reduzindo o crescimento foliar e produção de matéria seca (Pezeshki, Pardue e DeLaune, 1996). Em plântulas de *Erythrina variegata*, a diminuição no conteúdo de clorofilas também foi observada por Muthuchelian et al. (1995), após 10 dias de inundação.



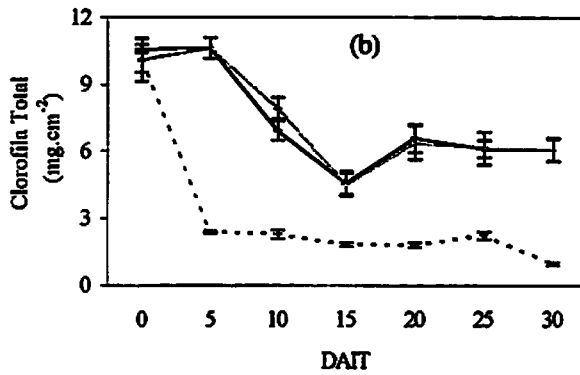
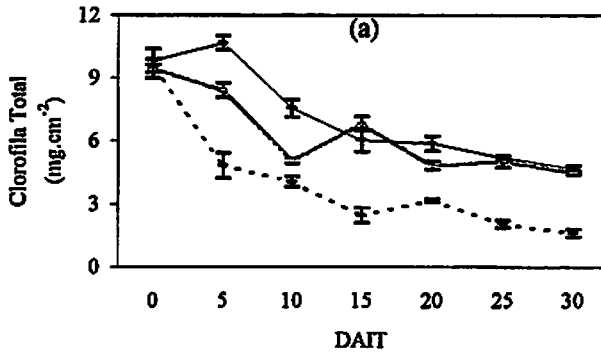
— sem submersão da planta  
 — com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

**FIGURA 8.** Teor de clorofila *a*, em folhas de plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).



— sem submersão da planta  
 - - - com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

FIGURA 9. Teor de clorofila *b* em folhas de plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

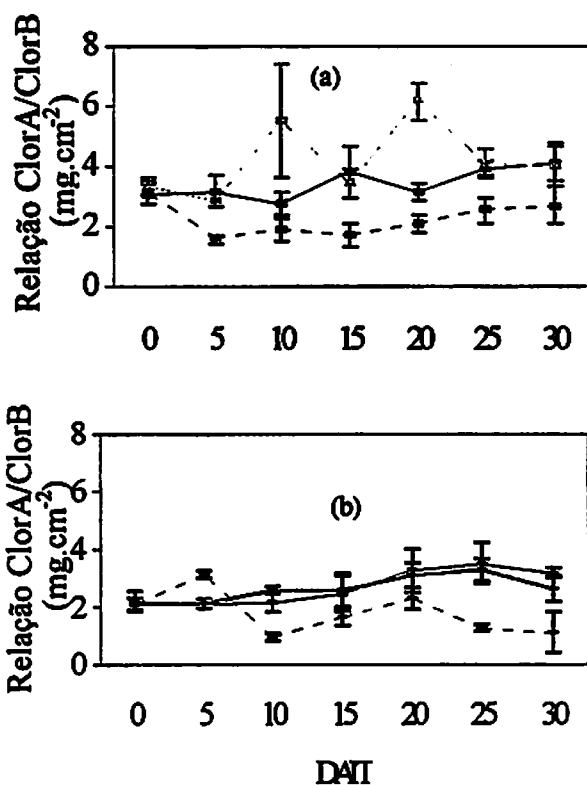


— sem submersão da planta  
 - - - com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

**FIGURA 10.** Teor de clorofila *total* em folhas de plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

Em um outro trabalho, Wagner e Dreyer (1997) observaram que algumas espécies arbóreas apresentaram significativas reduções no conteúdo de clorofilas (Figuras 8, 9, 10), taxa fotossintética (Figura 4), condutância estomática (Figura 5) e eficiência do PS II (Figura 7), após serem induzidos a período de 2 a 4 semanas de alagamento. Como consequência, o crescimento vegetativo delas também diminuiu consideravelmente em comparação com o controle. Dentre as espécies estudadas, *Quercus rubra* não conseguiu recuperar-se do estresse gasoso e posteriormente morreu.

Pela relação clorofila *a/b* detectaram-se quedas nos teores da clorofila *a*, principalmente em plantas inundadas totalmente (Figuras 10a e 10b). Este fato pode ser relacionado com os resultados obtidos para a fotossíntese e fluorescência em que os maiores decréscimos foram encontrados nas plantas submersas totalmente (Figuras 4a, 4b, 8a e 8b).



— sem submersão da planta  
 - - - com submersão do sistema radicular  
 ..... submersão total da planta

FIGURA 11. Relação clorofila *a/b* em plantas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b), submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

### 4.3 Açúcares solúveis totais, açúcares redutores e amido

Em geral, após 30 dias de inundaç o, as plantas de *S. anceps* tiveram os teores de a uc ares redutores diminuídos nas folhas de plantas submersas totalmente (Figura 13a). Em compensa o, os a uc ares solúveis totais e amido principalmente, aumentaram (Figuras 12a e 14a). As folhas submersas parcialmente apresentaram os teores desses carboidratos maiores que nas folhas das plantas controle (Figuras 12a, 13a, 14a). Lee e Lee (1991), trabalhando com esp cies frutíferas, observaram que o alagamento de 10 a 20 dias reduziu significativamente a concentra o dos carboidratos solúveis totais. Em outro trabalho, Castonguay et al. (1993) verificaram que plantas de alfafa inundadas por 14 dias apresentaram um aumento nos teores de amido, sugerindo que este aumento tenha ocorrido possivelmente pelo aumento observado tamb m na concentra o de ABA.

Para o *P. repens*, os teores de a uc ares solúveis totais, redutores e amido das folhas totalmente submersas, diminuíram ao fim dos 30 dias (Figuras 12b, 13b, 14b). Os menores teores desses carboidratos nestas folhas, possivelmente est o ligados  s menores taxas fotossint ticas (Figuras 4a, 4b), resultando em menores produ oes de carboidratos (Baxter et al., 1995).

Comparativamente, os teores de a uc ares redutores foram os menores do total de a uc ares solúveis totais, possivelmente devido ao fato das plantas terem como a uc ares n o redutores a sacarose, que   a forma de transloca o para as partes vegetais (Perata, et al., 1997; Portefield et al., 1997). Este maior ac mulo na forma de sacarose deve ter auxiliado as plantas sob inunda o no suprimento de energia para a glic lise, pela rota da sacarose sintase (Guglielminetti e Api, 1997).

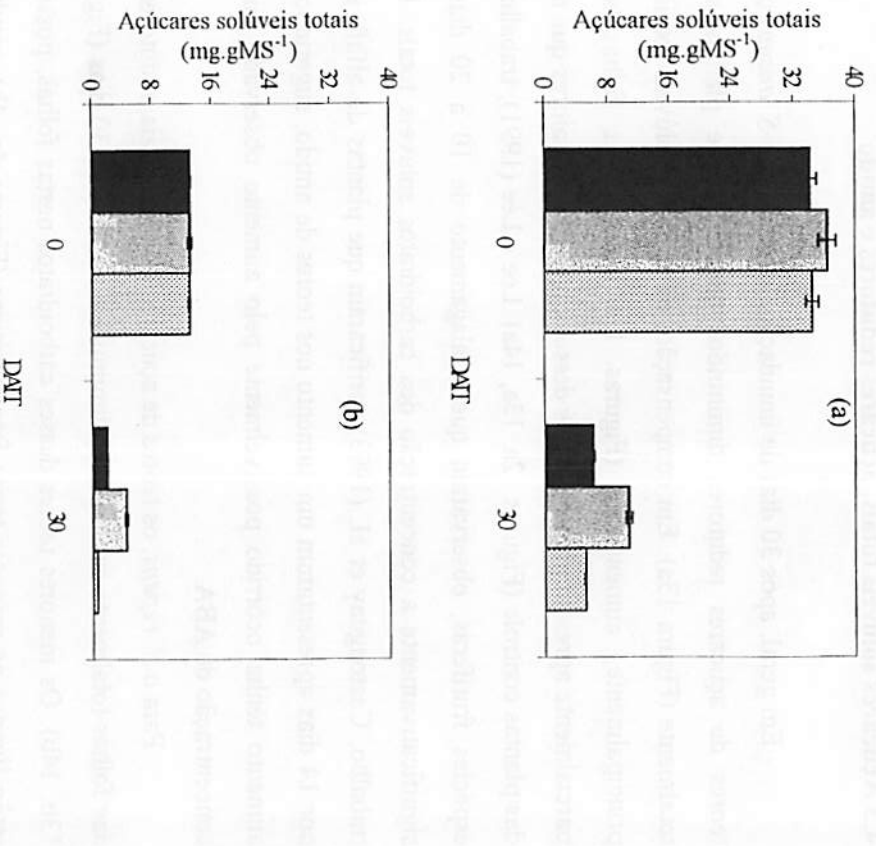
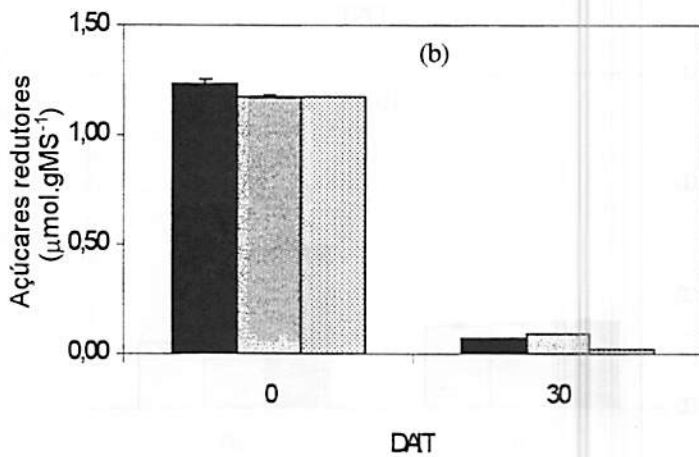
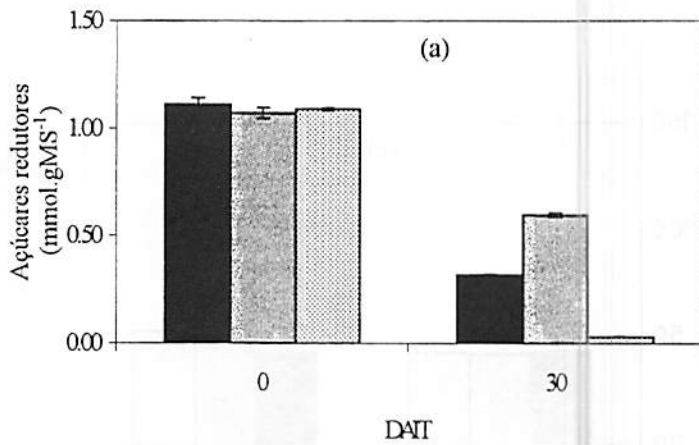


FIGURA 12. Teores de açúcares solúveis totais em folhas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas diferentes níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios de 5 repetições, representam o desvio padrão (σ).



- Sem submersão da planta
- ▤ Com submersão do sistema radicular
- ▨ Submersão total da planta

FIGURA 13. Teores de açúcares redutores em folhas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas diferentes níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios de 5 repetições, representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

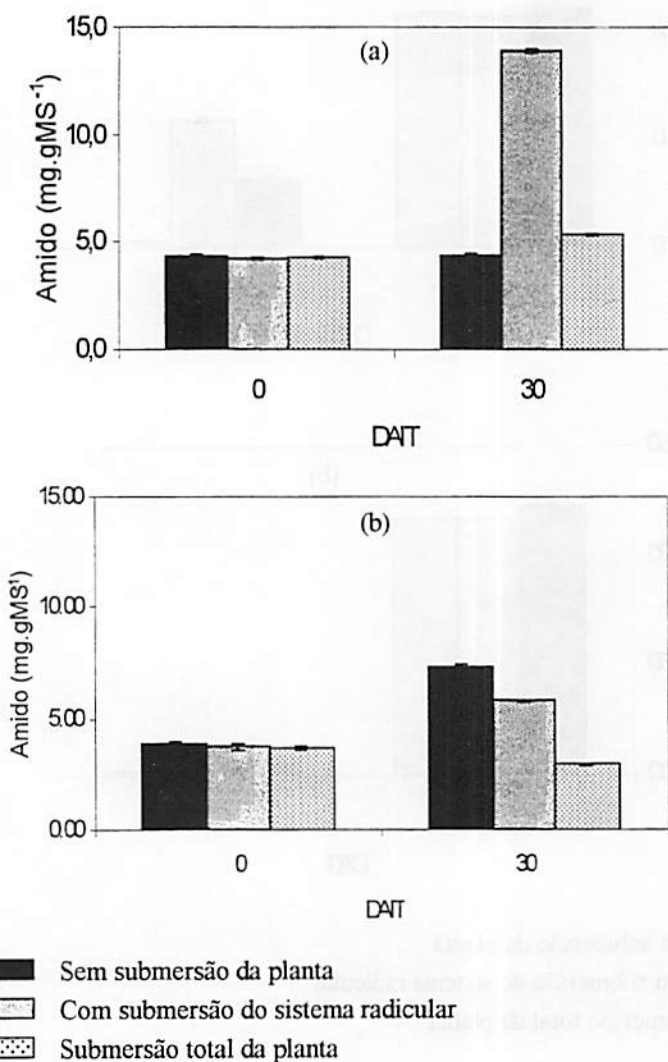


FIGURA 14. Teores de amido em folhas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas diferentes níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios de 5 repetições, representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

Ao fim dos 30 dias de tratamento, os teores desses carboidratos diminuíram nas plantas do tratamento controle, possivelmente em virtude da demanda para o crescimento. Porém, nas plantas sob inundação total, estes teores foram reduzidos progressivamente, os quais tenderam a se aproximar daqueles encontrados nas folhas das plantas controle. Estes resultados são compatíveis com as taxas fotossintéticas observadas nos três tratamentos (Figuras 4a, 4b) em que as menores taxas foram verificadas nas plantas completamente inundadas, conseqüentemente resultando em menores produções de carboidratos (Stieger et al., 1994; Baxter et al., 1995). No trabalho de Stieger et al. (1994), foi constatado que a aveia cultivar Arina não acumulou carboidratos em solos inundados. Outros autores, como Sarkar et al. (1996), verificaram que plantas de algumas cultivares de arroz submetidas ao alagamento por 12 dias consumiram mais carboidratos no início do tratamento, objetivando acelerar o seu crescimento, porém a produção de novos carboidratos deu-se somente quando as folhas foram retiradas do alagamento e sendo expostas à superfície.

Daugherty e Musgrave (1994) constataram que plantas de *Brassica rapa* L., classificadas em grupos tolerantes e sensíveis ao alagamento, apresentaram respostas diferenciadas para o conteúdo de carboidratos e amido. Nas populações consideradas sensíveis, este conteúdo diminuiu logo após 12 horas de estresse para os carboidratos e 24 horas para o amido, porém, para a população considerada tolerante, estas quedas não foram observadas.

Os teores de amido, apesar de terem sido menores principalmente nas folhas de plantas inundadas totalmente (Figura 14a, 14b), mantiveram uma concentração mínima estável durante todo o experimento. Em média, as duas espécies apresentaram teores semelhantes, embora pareça que as plantas de *P. repens* conseguiram armazenar concentrações mínimas de amido para a utilização no processo de recuperação pós-estresse. Estes resultados são

compatíveis com outros encontrados na literatura. Hurng e Kao (1993) observaram não somente o decréscimo no conteúdo de clorofilas, mas também nos teores de amido em folhas de plantas de tabaco submetidas a 4 dias de alagamento, o que atribuíram ao aumento da atividade da enzima alfa-amilase. Em outro trabalho, Muthuchelian et al. (1995) verificaram que plântulas de *Erythrina variegata* tiveram os conteúdos de amido e açúcares foliares reduzidos após serem submetidas a 10 dias de alagamento.

#### 4.4 Atividade da redutase de nitrato

A atividade da enzima redutase de nitrato foi menor nas folhas sob inundação em ambas as espécies (Figuras 14a, 14b). As plantas do tratamento controle e submersão parcial apresentaram uma tendência de igualdade em seus valores.

Ao final do experimento, observou-se uma queda generalizada nos três tratamentos das duas espécies, o que pode ser atribuído a um possível decréscimo de nutrientes no substrato em virtude da sua utilização para o crescimento nas plantas sem submersão, ao processo de denitrificação ocorrido nos tratamentos com inundação (Reggiani et al. 1993; Mattana et al. 1997) e pela dinâmica do crescimento das gramíneas em relação às plantas perenes.

A adição de nutrientes no decorrer do experimento poderia acarretar problemas, como a formação de algas, que seriam de difícil controle. Portanto, optou-se por fazer uma adubação que, em média, pudesse atender à demanda dessas gramíneas durante os 30 dias de inundação. É importante ressaltar que a redução dos nutrientes não prejudicou o crescimento e vigor dessas plantas, não sendo necessariamente considerado como uma segunda fonte de variação, além dos níveis de inundação.

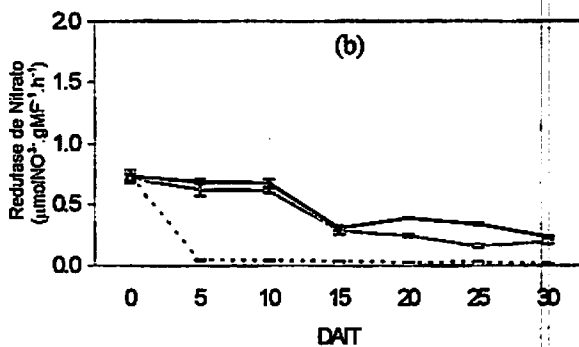
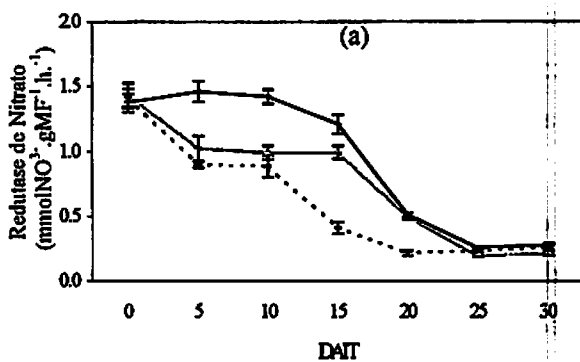
É importante ressaltar que em condições de campo, a água represada impõe movimentos constantes que também geram uma situação semelhante, em que o pouco nutriente presente neste solo sofre um processo de "lavagem", diminuindo sua disponibilidade. O fato de que as plantas do tratamento controle toleraram os 30 dias de tratamento mantendo o vigor e crescimento, pode ser uma sinalização de extrema importância quando da escolha e introdução dessa espécie nessas áreas.

Apesar de alguns autores apontarem a atividade da redutase de nitrato como um polipeptídeo anaeróbico atuando como aceptor de elétrons e assim

favorecendo maiores rendimentos energéticos (Kemp e Small, 1993; Mattana et al., 1994; Kaiser et al., 1997; Drew, 1997), este fato não foi constatado neste experimento, sugerindo que a redutase de nitrato não atua nesse sentido, sendo profundamente afetado pela inundação (Fan et al., 1997 e Vuylsteker et al., 1998).

A diminuição na atividade da enzima redutase de nitrato observada nas plantas inundadas totalmente sugere que o metabolismo do nitrogênio em gramíneas é fortemente influenciado pela deficiência de oxigênio no meio, variando com o tempo de exposição ao estresse.

Uma possível explicação para a redução na atividade da redutase de nitrato, mesmo em folhas das plantas controle, talvez seja uma redução na quantidade de  $\text{NO}_3$  por "lavagem" do substrato.



- sem submersão da planta
- - - com submersão do sistema radicular
- · · submersão total da planta

FIGURA 15. Atividade da Redutase de Nitrato em folhas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas a diversos níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

#### **4.5 Proteínas solúveis totais e aminoácidos**

Quanto aos teores de proteínas em folhas de plantas de *P. repens* dos tratamentos controle e total, observou-se uma pequena queda nesses valores, ao passo que nas folhas das plantas submersas parcialmente esses teores tiveram um aumento acentuado. Uma explicação para este aumento possivelmente seja a uma indução na síntese de proteínas na folha que pode ter sido ocasionada pelo estímulo de absorção de nitrato nessas folhas em tais condições, durante o período de disponibilidade (Figura 16b). Já os teores de proteínas das folhas de *S. anceps* submersas parcial e totalmente não diferiram significativamente após 30 dias de estresse (Figura 16a), mantendo seus níveis semelhantes aos do início do experimento.

De acordo com os resultados, parece que o período de alagamento não afetou os teores de aminoácidos das folhas das plantas controle e submersas parcialmente nas duas espécies. Ao que parece, a manutenção dos teores de proteínas e, em algumas situações, o aumento, não se deveram à limitação de nitrogênio, apontando para a possibilidade de que as reduções ocorridas nos teores de clorofilas devam ter sido decorrentes de deficiência de outros elementos, como o magnésio. Hurmg e Kao (1993) verificaram que o conteúdo de proteínas e de clorofilas foi menor em folhas de tabaco submetidas a inundação, em virtude do aumento na concentração da enzima alfa-amilase. Stieger et al. (1994) e Liao et al. (1996) também verificaram quedas no conteúdo de proteínas e clorofilas em folhas de aveia e plântulas de melão submetidas ao alagamento.

Apesar de vários casos encontrados na literatura relacionarem a presença e variação nos teores de proteínas à produção de polipeptídeos anaeróbicos (VanToai et al., 1988; Scott et al., 1989; Drew et al., 1994; Fox et al., 1994;

Moraes, 1995; Crawford e Braendle, 1996; Fan et al. 1997), esta situação não pôde ser constatada neste experimento.

Quanto aos aminoácidos, detectou-se grandes variações nos resultados (Figuras 18a, 18b), as quais variações não acompanharam as tendências observadas nas proteínas, sugerindo que as plantas sob inundaç o utilizaram-se de estrat gias de escape ao estresse, o que causou, possivelmente, as oscilações observadas em ambas as espécies. Estas variações s o compatíveis com as encontradas por Fan et al. (1997) e Stieger et al. (1994), por quais n o verificaram ac mulo, tanto de carboidratos quanto de amino cidos, em tecidos foliares de aveia submetidos a solos inundados.

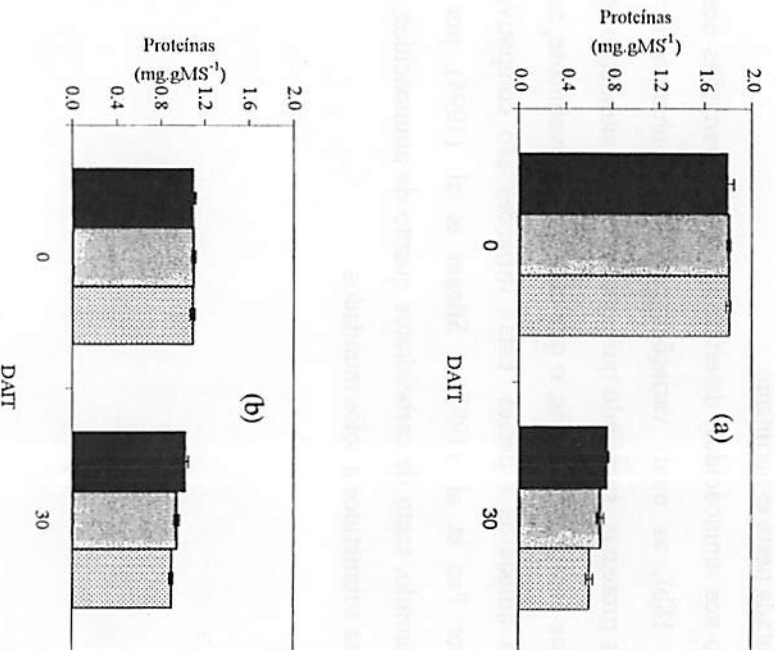


FIGURA 16. Teores de proteínas solúveis totais em folhas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas a diferentes níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios de 5 repetições, representam o desvio padrão ( $\delta$ ).

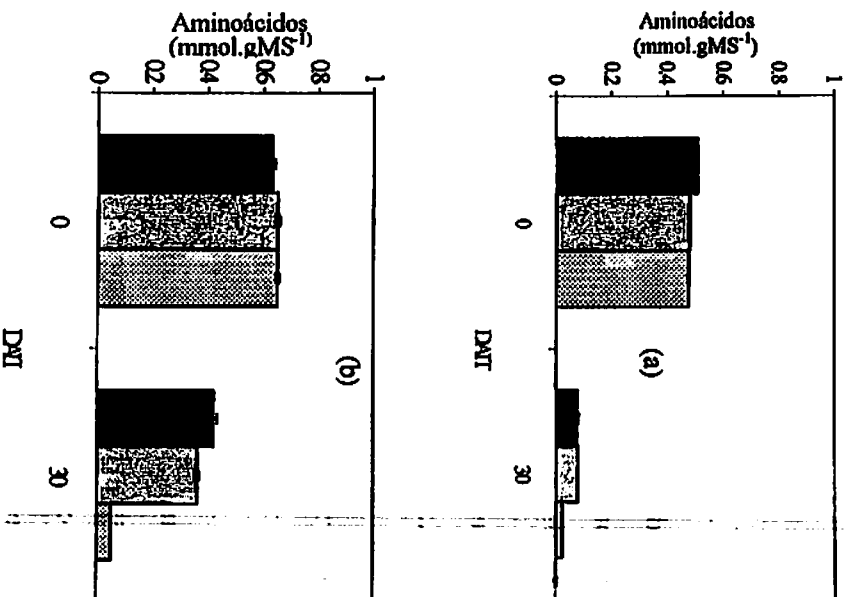


FIGURA 17. Teores de aminoácidos em folhas de *Setaria anceps* (a) e *Paspalum repens* (b) submetidas a diferentes níveis e tempos de inundação. As barras verticais nos valores médios de 5 repetições, representam o desvio padrão (σ).

## 5 CONCLUSÕES

As plantas de *Setaria anceps* submetidas a inundação total, apresentaram menor crescimento foliar em comprimento comparadas aos demais tratamentos, ao contrário do observado em *Paspalum repens* onde o menor crescimento foi observado nas plantas controle.

Foram observadas mudanças morfológicas tais como a formação de raízes superficiais e adventícias em ambas as espécies sob inundação parcial e total. Porém, a formação de aerênquimas foi observada somente nas plantas submersas parcialmente das duas espécies e nas plantas de *Paspalum repens* submetidas a submersão total.

A fotossíntese líquida foi menor nas plantas submersas totalmente das duas espécies. Esta redução foi possivelmente influenciada por fatores não relacionados com a condutância estomática e sim decorrente dos danos ocorridos no próprio aparato fotossintético, como demonstrado pela redução da relação  $F_v/F_m$  e degradação das clorofilas *a*, *b* e total.

Após 30 dias de tratamento, os teores de açúcares solúveis totais e redutores nas folhas, foram reduzidos nos diferentes níveis de submersão, sendo esta redução mais acentuada nas folhas das plantas de *Paspalum repens*. Por outro lado, os teores de amido aumentaram significativamente nos tecidos foliares de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* submersas parcialmente.

Ao final do período experimental, os teores de proteínas e aminoácidos dos tecidos foliares das plantas de *Setaria anceps* foram significativamente reduzidos em todos os tratamentos.. Nas folhas de *Paspalum repens*, o teor de proteínas não foi afetado com os tratamentos impostos, enquanto que o teor de aminoácidos foi reduzido sensivelmente nas plantas submersas completamente.

A atividade da enzima redutase de nitrato dos tecidos foliares, foi reduzida em ambas as espécies quando submersas totalmente.

Tanto as plantas de *Setaria anceps* quanto o *Paspalum repens* apresentaram potencial de tolerância a inundação parcial. Dentre as duas espécies, o *Paspalum repens*, pela sua origem de áreas inundáveis, tem tendência a tolerar áreas sujeitas a inundação total das plantas.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKILAN, K.; FARRELL, R. C. C.; BELL, D. T. et al. Responses of clonal river gum (*Eucalyptus camaldulensis*) to waterlogging by fresh and salt water. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, Australia, v. 37, p. 243-248, 1997.
- ALCÂNTARA, P. B.; BUFARAH, G. Plantas forrageiras: gramíneas e leguminosas. 4 ed São Paulo: Nobel, 1992.163p.
- ALLEN, J. A.; PEZENSKI, S. R.; CHANBERS, J. L. Interaction of flooding and salinity stress on balcypress (*Taxodium distichum*). *Tree Physiology*, Victoria, v. 16, p. 307-313, 1996.
- ARNON, D. I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, Rockville, v. 24 n. 1 p. 1-15, 1949.
- ARRESE, I. C.; ROYUELA, M.; De-LORENZO, C. et al. Effects of low rhizosphere on growth, nitrogen fixation and nodule morphology in lucerne. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 89, n. 1, p. 55-63, 1993.
- ASHWELL, G. Colorimetric analysis of sugars. In: Colowick et Kaplan. *Methods in enzymology*. New York: Academic Press, 1957, v 3.
- ATWELL, B. J.; DREW, M. C.; JACKSON, M. B. The influence of oxygen deficiency on ethylene synthesis, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid levels and aerenchyma formation in roots of *Zea mays*. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v.12, p. 15-22, 1988.
- ATWELL, B. J.; STEER, B. T. The effect of oxygen deficiency on uptake and distribution of nutrients in maize plants. *Plant and soil*, Netherlands, v. 122, p. 1-8, 1990.
- BANGA, M.; BOGEMANN, G. M.; BLOM, C. W. P. M. et al. Flooding resistance of *Rumex* species strongly depends on their response to ethylene: rapid shoot elongation or foliar senescence. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 99, n. 3, p. 415-422, 1997.

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

BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. II: Leaf potential, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. *Plant and soil*, Netherland, v. 164, n. 1, p. 87-96, 1994.

BAXTER, R. BELL, S. A. SPARKS, T. H. ASHENDEN, T. W. e FARRAR, J. F. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on three montane grass species-III. Source leaf metabolism and whole plant carbon partitioning. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 46, n. 289, p. 917-929, Aug. 1995.

BIDWELL, R. G. S. Carbon nutrition of plants: Photosynthesis and respiration. In: *Plant Physiology a Treatise*. Florida, Academic Press, 1983, p. 287-424.

BJÖRKMAN, O. E DEMMIG, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plantas of diverse origins. *Planta*, New York, v. 170, p. 248-254, 1987.

BLOM, C. W. P. W.; VOESENEK, L. A. C. J.; BANGA, M.; et al. Physiological ecology of riverside species: Adaptative of plants to submergence. *Annals of Botany*, London, v. 74, n. 3, p. 253-263, Sept. 1994.

BOTELHO, M. N. Características morfo-anatômicas, fisiológicas e atividade da redutase do nitrato em plantas jovens de ingá (*Inga vera* Willd.), virola (*Virola surinaminensis* (Rol.) Watb) e seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) submetidas a diferentes níveis e tempos de inundação. Lavras: UFLA, 1996. 49p. (Dissertação - Mestrado em Fisiologia Vegetal).

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, New York, v. 72, p. 248-25, 1976.

BURDICK, D. M. e MENDELSSOHN, I. A. Relationship between anatomical and metabolic responses to soil waterlogging in the coastal grass *Spartina patens*. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 41, p. 223-228. 1990.

- CAIRO, P. A. R. Aspectos biofísicos e metabólicos de plantas jovens de espécies florestais associados à disponibilidade de água no solo. Lavras: ESAL, 1992. 124 p. (Dissertação - Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- CAMARÃO, A. P.; MARQUES, J. R. F. Gramíneas nativas de terra inundável do trópico úmido brasileiro. Belém, EMBRAPA-CPATU, , 1995. 62p.
- CAMARÃO, A. P.; SERRÃO, E. A. S.; MARQUES, J. R. F., et al. Avaliação de pastagens nativas de terra firme e inundáveis da região de Baixo e Médio Amazonas. Belém, EMBRAPA-CPATU, 1991. 21p.
- CARVALHO, D. A., OLIVEIRA-FILHO, A. T.; VILELA, E. A. et al. Flora arbustivo-arbórea das matas ciliares do Alto Rio Grande (MG). 1- mata de Macaia (Bom Sucesso). In: CONGRESSO NACIONAL SOBRE ESSENCIAS NATIVAS, 2., 1992, São Paulo. Anais. São Paulo: Instituto Florestal de São Paulo, 1992. P. 274-282.
- COMISSÃO DE FERTILIZANTES DO SOLO DO ESTADO DE MINAS GERAIS. Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 4ª aproximação. Lavras, 1989. 176 p.
- CRAWFORD, R. M. M Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 18, n.56, p. 458-464, 1967.
- CRAWFORD, R. M. M. The control of anaerobic respiration as a determining factor in distribution of the genus *Senecio*. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 54, p. 403-413, 1966.
- CRAWFORD, R. M. M. Metabolic adaptations to anoxia. In: HOOK, D. D. e CRAWFORD, T. T. *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor, Ann Arbor Science Publishers, 1978, p. 119-136.
- CRAWFORD, R. M. M. The physiological basis of flooding tolerance. *Bericht der Deutschen Botanischen Geseleschaft*, Berlin, v. 82, p. 111-114, 1969.

- CRAWFORD, R. M. M. Tolerance of anoxia and ethanol metabolism in germination seeds. *New Phytologist*, Cambridge, v. 79, p. 511-517, 1977.
- ▷ CRAWFORD, R. M. M.; BRAENDLE, R. Oxygen deprivation stress in changing environment. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 47, p.145-149, 1996.
- DAUGHERTY, C. J.; MUSGRAVE, M. E. Characterization of populations of rapid - cycling *Brassica rapa* L. selected for differential waterlogging tolerance. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 45, n. 275, p. 385-392, 1994.
- ▷ DAVIES, D. D. Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: STUMFF, P. K.; CORN, E. E. (Eds.) *The biochemistry of plants - a comprehensive treatise. Metabolism and respiration*. New York, Academic Press, 1980, v. 2, p. 581-611.
- DIAS-FILHO, M. B. Espécies forrageiras e estabelecimento de pastagens na Amazônia. In: PEIXOTO, A.M., MOURA, J. C. e FARIA, V. P. *Pastagens na Amazônia*. Piracicaba: FEALQ, 1986, p. 27-54.
- ▷ DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Palo Alto, v.48 p.223-250. 1997.
- ▷ DREW, M. C.; COBB, B. G.; JOHNSON, et al. Metabolic acclimation of root tips to oxygen deficiency. *Annals of Botany*, London, v. 74. p. 281-286, 1994.
- ▷ DURZAN, D. J. e STEWARD, F. C. Nitrogen metabolism. In: STEWARD, F. J. *Plant Physiology a Treatise*. Florida: Academic Press, 1983, p. 55-265.
- ELSE, M. A.; DAVIES, W.J.; MALONE, M., et al. Influence of soil flooding on leaf potential, leaf expansion, and synchrony between stomatal conductance and root hydraulic conductivity (A negative hydraulic message from oxygen-deficient roots of tomato plants?). *Plant Physiology*, Rockville, v. 109, p. 1017-1024, 1995.
- ELSE, M. A.; HALL, K. C.; ARNOLD, G. M.; et al. Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. *Plant Physiology*, Rockville, v.107. p. 377-384, 1995.

- FAN, T. W-M.; HIGASHI, R. M.; FRENKIEL, T. A., et al. Anaerobic nitrate and ammonium metabolism in flood-tolerant rice coleoptiles. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 48, p. 1655-1666, Sept., 1997.
- FOX, G. G.; RATCLIFFE, R. G.; ROBINSON, S. A., et al. Evidence for deamination by glutamate dehydrogenase in higher plants: commentary. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, v. 73, p. 1112-1115, 1995.
- FOX, T. C.; KENNEDY, R. A.; RUMPHO, M. E. Energetics of plant growth under anoxia: metabolic adaptation of *Oryza sativa* and *Echinochloa phyllopogon*. *Annals of Botany*, London, v. 74, p. 445-455, 1994.
- FREDEEN, A. L.; FIELD, C. B. Ammonium and nitrate uptake in gape, generalist and under story species of genus *Piper*. *Oecologia*, New York, v. 92, n. 1, p. 710-714, 1992.
- FREDERICK, J. R. Winter wheat leaf photosynthesis, stomatal conductance, and leaf nitrogen concentration during reproductive development. *Crop Science*, Madison, v. 37, p. 1819-1826, Nov./Dec., 1997.
- GRAVATT, D. A.; KIRBY, C. J. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology*, Victoria, v. 18, p. 411-417, 1998.
- GUGLIELMINETTI, L.; PERATA, P.; ALPI, A. Effect of anoxia on carbohydrate metabolism in rice seedlings. *Plant Physiology*, Rockville, v. 108, p. 714-735, 1992.
- GUID, L.; SOLDATINI, G. F. Chlorophyll fluorescence and gas exchange in flooded soybean and sunflower plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, Paris, v. 35, n. 9, p. 713-117, 1997.
- GUZ, C.; HIREL, B.; SHEDLOFSKY, G. et al. Occurrence and influence of light on the relieve proportions of two glutamine synthetase in rice leaves. *Plant Science Letter*, Limerick, v. 15, p. 272-274, 1979.
- HADDADE, I. R., OBEID, J. A. FONSECA, D. M. da. et al. Crescimento de espécies forrageiras tropicais submetidas a diferentes periodos de alagamento. *Anais da SBZ*, Botucatu, v.35, p.509-511, 1998.

- HAVAUX, M.** Temperature-dependent modulation of the photoinhibition-sensitive of photosystem II in *Solanum tuberosum* leaves. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v.35, n.5, p. 757-766, July, 1994.
- HE, C. J.; DREW, M. C.; MORGAN, P. W.** Induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *Zea mays* during hypoxia or nitrogen starvation. **Plant Physiology**, Rockville, v. 105, n. 3, p. 861-865, July, 1994.
- HECKATHORN, S. A., DeLUCIA, E. H.; ZIELINSK, R. E.** The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration too decrease in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 101, p. 173-182, 1997.
- HEINDRICHS, D. H.** Flooding tolerance of legumes. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 50, p. 435-438, 1970.
- HUANG, B.; JOHNSON, J. W.; NESMITH, S. et al.** Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 45, n.271. p. 193-202, 1994.
- HUANG, B.; JOHNSON, J. W.; NESMITH, D. S. et al.** Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply. **Plant and soil**, Netherlands, v. 173, p. 47-54, 1995.
- **HURNG, W. P.; KAO, C. H.** Loss of starch and increase of alpha - amylase activity in leaves of flooded tobacco plants. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 34, n. 4, p. 531-534, 1993.
- JACKSON, M. B.; DREW, M. C.** Effects of flooding on growth and metabolism of plant herbaceous. In: **KOSZLOWSKI, T. T. (ed.). Flooding and plant grow.** New York, Academic Press, 1984, p. 48-128.
- JAMES, E. K.; CRAWFORD, R. M. M.** Effect of oxygen availability on nitrogen fixation by two *Lotus* species under flooded conditions. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, n. 320, p. 599-609. Mar., 1998.
- **JOLY, C. A.** Flooding tolerance in tropical trees. In: **JACKSON, M. B.; DAVIES, D. D.; LAMBERS, H. (eds.). Plant life under oxygen deprivation.** London: SPB, Academic Publishing, 1991, p. 2-34.

JONES, H. G. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 49, p. 387-398, Mar., 1998. Especial.

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

KAISER, B. N.; LAYZELL, D. B. e SHELP, B. J. Role of oxygen limitation and nitrate metabolism in the nitrate inhibition of nitrogen fixation by pea. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 101, n. 1, p. 45-50, Sept.1997.

KEMP, K.; SMALL, J.C.G. Nitrate and nitrate reductase in *Erithrina caffra* seeds: Enhancement of induction by anoxia and possible role in germination. *Planta*, New York, v.189, p. 298-300, 1993.

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

KERLING, V. R., ZANETTI, M. A. GOMIDE, C. A. et al. Influência de níveis de adubações nitrogenadas e potássica e estádios de crescimento sobre o capim - *Setaria anceps* (*Setaria anceps* Stapf Ex. Massey cv. Kazungula). *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 20, n. 6, p. 561-571, 1991.

① KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding. In: KOZLOWSKI, T. T. (ed.). *Flooding and plant growth*. New York: Academic Press, 1984, p. 129-163.


② KOZLOWSKI, T. T. Responses of woodyplants to flooding and salinity. *Tree Physiology*. On-line Monograph, n. 1, 1997.

③ KOZLOWSKI, T. T. Responses of wood plants to flooding and salinity. 1998 Disponível:<http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/kozlowiski.pdf>. [ capturada em 17 de nov. 1998 ].

LAAN, P.; TOSSERAMS, M.; BLOM, C. W. P. M. et al. Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for respiration under hypoxic conditions. *Plant and Soil*, Netherlands, v. 122, n. 1, p. 39-46, Feb. 1990.

CEMIG, 97 Rel. Anual 9

- LARSON, K. D.; SHAEFFER, B.; DAVIES, F. S.; SCHAEFFER, B. Physiological, morphological and growth responses of mango trees to flooding. In: INTERNATIONAL MONGO SYMPOSIUM, 4, Miami, Florida, 1992. *Acta Horticulturae*, Wageningen, n.341, p. 152-159, 1992.
- LEE, D. K.; LEE, J. C. Studies on flooding tolerance and its physiological aspects in fruit plants. II: Effects of flooding on the contents of several ingredients in plants. Changes in some organic and inorganic substances in plants. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science*, Seoul, v. 32, n. 4, p. 463-468, 1993.
- LEMOIS, 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. (Dissertação - Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- LIAO, C. T.; LIN, C. H. Effects of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. *Plant Physiology and Biochemistry*, Paris, v. 32, n. 4, p. 479-485, 1994.
- LIZASO, J. I.; RITCHIE, J. T. Maize shoot and root responses to root zone saturation during vegetative growth. *Agronomy Journal*, Madison, v. 89, n. 1, p. 125-134, 1997.
- MARANVILLE, J. W.; DEL ROSARIO, D. A.; DALMACIO, S. A. et al. Variability in growth and nutrient accumulation in sorghum grown in waterlogged soils. *Communications in Soil and Science Plant Analysis*, New York, v. 17, n. 10, p. 1089-1108, 1986.
- MARSCHNER, H. *Mineral nutrition of higher plants*. 2 ed., London: Academic Press, 1997, 889p.
- MATTA, F. M. da. Desempenho fotossintético do cafeeiro em resposta a tensões abióticas. Viçosa: UFV, 1995. 67 p. (Dissertação - Mestrado).
- MATTANA, M.; CORAGGIO, I., BERTANI, A. et al. Expression of the enzymes of nitrate reduction during the anaerobic germination of rice. *Plant Physiology*, Rockville, v. 106: p. 1605-1608, 1994.

- 
- 6 MEDRI, M. E.; CORREA, M. A. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Jannesia principis* e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Semina**, Londrina, v. 6, n. 3 p. 147-154, set./dez. 1986.
- MIGGE, A.; MEYA, G.; CARRAYOL, E.; HIREL, B. et al. Regulation of the subunit composition of tomato plastidic glutamine synthetase by light and the nitrogen source. **Planta**, New York, v. 200, p. 213-220, 1996.
- MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Biochemistry**, New York, v. 31, p. 426-428, 1959.
- MILTHORPE, F. L.; DAVISON, J. L. Physiological aspects of regrowth in grasses. In: MILTHORPE, F. L.; DAVISON, J. L. **The growth of cereals and grasses**. Oxford: Pergamon Press, 1966, p. 241-254.
- MOHANTY, B.; WILSON, P. M.; REES, T. Effects of anoxia on growth and carbohydrate metabolism in suspension cultures of soybean and rice. **Phytochemistry**, Great Britain, v. 34, n. 1, p. 75-82, 1993.
- MOORE, B. D.; PALMQUIAT, D. E.; SEEMANN, J. R. Influence of plant growth at high CO<sub>2</sub> concentration on leaf content of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase in tobacco, snapdragon and parsley. **Plant Physiology**, Rockville, v. 115, p. 241-248, 1997.
- MORAES, M. G. de. **Efeitos da anoxia no teor de proteínas e nas atividades da álcool e lactato desidrogenase em espécies herbáceas**. Lavras: UFLA, 1995. 42 p. (Dissertação - Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- 6 MORARD, P.; SILVESTRE, J. Plant injury due to oxygen deficiency in the root environment of soilless culture: a review. **Plant and Soil**, Netherlands, v. 184, p. 243-254, 1996.
- MUSGRAVE, M. E.; DING, N. Evaluation whet cultivars for waterlogging tolerance. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 1, p. 90-97, 1998.

- MUTHUCHELIAN, K.; MURUGAN, C.; HARIGOVIDAN, R.; NEDUNCHEZHIAN, N.; KULANDAIVELU, G. Effects of triacontanol in flooded *Erythrina variegata* seedlings. 1. Changes in growth, photosynthetic pigments and biomass productivity. *Photosynthetica*, The Hague, v. 31, n. 2, p. 269-275, 1995.
- OLIVEIRA, J. G. de. Acompanhamento da fotossíntese líquida e da cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* de plantas de café (*Coffea arabica* L.) submetidas a um ciclo de suspensão e restabelecimento da irrigação. Viçosa: UFV, 1995. 55 p.
- OLIVEIRA, L. E. M.; MAGALHÃES, A. C. N. Atividade da redutase de nitrato "in vivo" em folhas de cana-de-açúcar em função das variações nas condições de ensaio. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, abril, v. 24, n. 4, p. 437-443, Abr.1989.
- ORSBERT, J; SWEET, G. B.; WHITEHEAD, D. et al. Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology*. Canadian, v. 15, p. 629-638, 1995.
- PELACANI, C. R. Estratégias de sobrevivência de plantas herbáceas em áreas inundáveis e comportamento fisiológico de espécies arbóreas e arbustivas submetidas a inundação do sistema radicular. Lavras: ESAL, 1992.110 p. (Dissertação - Mestrado em Fisiologia Vegetal).
- PERATA, P.; ALPI, A. Plant responses to anaerobioses. *Plant Science*, Limerick, v. 93, n. 1-2, p. 1-17, Jan. 1993.
- PERATA, P.; GUGLIELMINETTI, L.; ALPI, A. Metabolization of endosperm reserves in cereal seeds under anoxia. *Annals of Botany*, London, v. 79, p. 49-56, 1997.
- PEZENSHKI, S. R. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood - tolerant and flood - sensitive tree species. *Photosynthetica*, The Hague, v. 28, n. 3, p. 423-430, 1993
- PEZENSHKI, S. R. Plant response to flooding. In: WILKINSON, R. E.; DEKKER, M. *Plant environment interaction*. New York: M. Dekker, 1994.p. 289-321.

- PEZESHKI, S. R.; PARDUE, J. H.; DeLAUNE, R. D. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiology*, Victoria, v. 16, p. 453-458, 1996.
- PIETERSE, P. A.; RETHMAN, N. F. G.; Van BOSCH, J. Production, water use efficiency and quality of four cultivars of *Panicum maximum* at different levels of nitrogen fertilization. *Tropical Grasslands*, St. Lucia, Australia, v. 31, n. 2, June, p. 117-123, 1997.
- PONNAMPERUMA, F. N. Effects of flooding in soil. In: Kozlowski, T. T *Flooding and Plant Growth*. London: Academic Press, 1972, p. 10-42.
- PORTEFIELD, D. M. CRISP, M. L.; MUSGRAVE, M. E. Changes in soluble sugar, starch, and alcohol dehydrogenase in *Arabidopsis thaliana* exposed to N<sub>2</sub> diluted atmospheres. *Plant and Cell Physiology*, Kyoto, v. 38, n. 12, p. 1354-1358, 1997.
- PURCHER, G. W.; LEAVENWORTH, C. S.; VICKERY, H. B. Determination of starch in plant tissues. *Analytical Biochemistry*, New York, v. 20, n. 9, p. 850-853, 1948.
- QUICK, P.; SIELG, G.; NEUHAUS, E. et al. Short-term water stress leads to stimulation of sucrose synthesis by activation sucrose-phosphate synthase. *Planta*, New York, v. 117, p. 535-546, 1989.
- RANNEY, T. G. Differential tolerance of eleven *Prunus* taxa to root zone flooding. *Journal of Environmental Horticulture*, Washington, V. 12, n. 3, p. 138-141, 1994.
- ⊕ REDINBAUGH, M. G.; CAMPBELL, W. H. Higher plant response to environmental nitrate. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 82, n. 4, p. 640-650, Aug., 1991.
- ⊕ REGGIANI, R.; BRANBILLA, I.; BERTANI, A. Effect of exogenous nitrate on anaerobic metabolism in excised rice roots. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v.36, p.1698-1704, 1985.

- SAGLIO, P. H.; RAYMOND, P.; PRADET, A. Oxygen transport and root transpiration of maize seedlings: a quantitative approach using the correlation between ATP/ADP and the respiration rate controlled by oxygen tension. *Plant Physiology*, Rockville, v.72 p.1035-1039. 1983.
- SAKAKIBARA, H.; SHIMIZU, H.; HASELL, T.; YAMAZAKI, Y. et al. Molecular identification and characterization of cytosolic isoforms of glutamine synthetase in maize roots. *The Journal of Biological Chemistry*, Baltimore, v. 271, n. 17, p. 29561-29568, Nov.1996.
- SARKAR, R. K.; DE, R. N.; REDDY, J. N. et al. Studies on the submergence tolerance mechanism in relation to carbohydrate, chlorophyll and specific leaf weight in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Physiology*, Stuttgart, v. 149, n. 5, p. 623-625, 1996.
- SCHAFFER, B. Flooding responses and water-use efficiency of subtropical fruit trees in an environmentally sensitive Wetland. *Annals of Botany*, London v. 81, p. 475-481, 1998.
- SCHAFFER, B.; ANDERSON, P. C. ; PLOETZ R. C. Responses of fruits trees to flooding. *Horticultural Reviews*, New York, v. 13, p. 257-313, 1992.
- SCHRAMBER, U.; GAADEMANN, R.; RALPH, P. J.; LARKUN, A. W. D. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lisocimum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant and Cell Physiology*, Kyoto, v. 38, n. 8, p. 945-951, 1997.
- SCOTT, H. D.; DeANGULO, J.; DANIELS, M. B. et al. Flood duration effects on soybean growth and yield. *Agronomy Journal*, Madison, v. 81, p. 631-636, 1989.
- SENA GOMES, A.R.; KOZLOWWSKI, T.T. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. *Biotropica*, Washington, v.20, p. 286-296, 1988.
- SERRÃO, E. A. S.; BATISTA, A. M.; BOULHOSA, J. A. Z. *Canarana erecta* lisa *Echinochloa pyramidalis* (LAM.) Hitchc. Et Chase. IPEAN (Estudos sobre forrageiras na Amazônia). Belém, Pará, v. 1, 35p., 1970.

- SEXTON, P. J.; BATCHELOR, W. D; SHIBLES, R. Sulfur availability, RuBisCo content and photosynthetic rate of soybean. *Crop Science*, Madison, v. 37 p. 1801-1806, 1997.
- SIMÃO NETO, M.; SERRÃO, E. A. S.; GONÇALVES, C. A et al. Comportamento de gramíneas forrageiras na região de Belém. Belém: IPEAN, 1973, 7p.
- SOLOMONSON, L. P.; BARBER, M. J. Assimilatory nitrate reductase: functional properties and regulation. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, Palo Alto, v. 41, p. 225-253, 1990.
- SOUZA FILHO, A. P. S.; MEIRELES, P. R. L.; PIMENTEL, D. M. Introdução de gramíneas forrageiras em área de várzea do Amapá. *Anais da SBZ*, Santa Catarina, v.22, p. 201, 1985.
- STIEGER, P. A.; FELLER, U.; BORIN, M.; SATTIN, M. Senescence and protein remobilisation in leaves of maturing wheat plants grown on waterlogging soil. In: CONGRESS OF THE EUROPEAN SOCIETY FOR AGRONOMY, 3, Italy, 1994. *Proceedings....Italy: European Society for Agronomy*, 1994, p. 536-537.
- THOMPSON, W. A.; HUANG, L. K.; KRIEDEMANN, P. E. Photosynthetic response to light and nutrient in sun-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component process of photosynthesis. *Australian Journal Plant Physiology*, Melbourne, v. 19, p. 19-42, 1992.
- TROUGHTON, A. Chemical composition. In: *The undergrowth organs of herbage grasses. Common wheat Bur. Pastures Field Crops. Bull*, 1957, 44p.
- TURNBULL, M. H.; GOODALL R.; STEWARD, G. R. Evaluating the contribution of glutamate dehydrogenase and the glutamate synthase cycle to ammonia assimilation by four ectomycorrhizal fungal isolates. *Australian Journal of Plant Physiology*, Stuttgart, v. 23, p. 151-159, 1996.
- UCHIMO, A.; SAMEJIMA, M.; ISHII, R., U. Photosynthetic carbon metabolism in amphibious sedge, *Eleocharis baldwinii* (Torr.) Chapman: Modified expression of C<sub>4</sub> characteristics under submerged aquatic conditions. *Plant and Cell Physiology*, Kyoto, v. 36, n. 2, p. 229-238, 1995.

- VAHL, C. O. Disponibilidade de nutrientes e modelo de adubação em solos alagados. In: ASSOCIAÇÃO NACIONAL PARA A DIFUSÃO DE ADUBOS. Curso de atualização em fertilidade do solo. São Paulo, 1981, 12p.
- VANLERBERGUE, G. C.; HORSEY, A. K.; WEGER, H. G. et al. Anaerobic carbon metabolism by tricarboxylic acid cycle: Evidence for partial oxidative and reductive pathways during dark ammonium assimilation. *Plant Physiology*, Rockville, v. 9, n.4, p.1551-1557, Oct., 1989.
- ⊗ VanTOAI, T.; FAUSEY, N.; McDONALD, M. Jr. Oxygen requirements for germination and growth of flood-susceptible and flood-tolerant corn lines. *Crop Science*, Madison, v. 28. p. 79-83. 1988.
- ④ VARTAPETIAN, B. B. e JACKSON, B. M. Plant adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany*, London, v. 79, p. 3-20, 1997.
- ↵ VU, J. C. V.; YELENOSKI, G. Photosynthetic responses of citrus tree to soil flooding. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 81, p. 7-14, 1991.
- VUYLSTEKER, C.; PRINSEN, E.; BOUTIN, J-P. et al. Evidence for nitrate reductase expression during initiation of lateral roots by NAA in chicory. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 49, n. 323, p. 937-944, June, 1998.
- YAN, B.; DAÍ, Q. J.; LIU, X. Z.; HUANG, S.; WANG, Z.; Flooding induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. *Plant and Soil*, Netherlands, v. 179, n. 2, p. 261-268, 1996.
- YEMM, E. W. e COCKING, C. The determination of amino acids with ninhydrin, *Analyst*, London, v. 80, p. 209-214, 1955.
- YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plants extracts by anthrone. *The Biochemical Journal*, London, v.90, n.3, p. 508-514, Mar.,1964.
- YOUSSEF, T.; SAENGER, P. Photosynthetic gas exchange and accumulation of phytotoxins in mangrove seedlings in response to soil physic - chemical characteristics associated with waterlogging. *Tree Physiology*, Victoria, v. 18, p.317-324, 1998.

## ANEXOS

### Página

- TABELA 1. TABELA 1. Valores médios da taxa fotossintética líquida de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), em folhas de plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* submetidas a diferentes níveis e tempos de inundação.....72
- TABELA 2. Valores da relação Fv/Fm em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.....73
- TABELA 3. Conteúdo de clorofila *a* em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.....74
- TABELA 4. Conteúdo de clorofila *b* em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.....75
- TABELA 5. Conteúdo de clorofila *total* em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.....76
- TABELA 6. Atividade da Redutase de Nitrato em folhas de plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.....77

TABELA 1. TABELA 1. Valores médios da taxa fotossintética líquida de CO<sub>2</sub> (μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), em folhas de plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens* submetidas a diferentes níveis e tempos de inundação

DAIT	<i>Setaria anceps</i>			<i>Paspalum repens</i>		
	SSP	CSSR	STP	SSP	CSSR	STP
0	A B 7,436 a	A A 12,0 a	A B 7,79 a	A A 9,278 a	B A 8,188 ab	A A 8,596 a
5	A B 8,108 a	A A 11,236 a	A C 3,852 bc	A A 7,932 a	B B 4,168 c	A B 4,30 bc
10	A A 8,928 a	A AB 8,13 b	A B 5,936 ab	A AB 7,956 a	A A 9,762 a	A B 6,06 ab
15	A A 8,928 a	A B 4,694 c	B B 3,618 bc	A A 8,132	A A 5,992 bc	A A 7,286 a
20	B A 7,248 a	A A 7,410 bc	B B 1,984 c	A A 9,792 a	A B 6,744 bc	A C 4,35 bc
25	A A 9,562 a	A B 5,030 c	A C 1,40 c	A A 8,368 a	A B 4,612 c	A B 2,674 c
30	A A 8,662 a	A A 6,780 bc	A B 1,21 c	A A 9,172 a	A B 6,536 bc	A C 2,376 c

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (0,05). As letras minúsculas na coluna comparam cada espécie nos dias de avaliação, as letras maiúsculas na mesma linha comparam cada espécie entre os tratamentos e acima comparam entre espécies e entre tratamentos.

STP sem submersão da planta

CSSR com submersão do sistema radicular

STP submersão total da planta

**TABELA 2.** Valores da relação Fv/Fm em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.

DAIT	<i>Setaria anceps</i>			<i>Paspalum repens</i>		
	SSP	CSSR	STP	SSP	CSSR	STP
0	A A 0,79 ab	A A 0,79 a	A A 0,76 a	A A 0,789 ab	A A 0,75 a	A A 0,78 a
5	A A 0,80 ab	B B 0,61 d	B B 0,58 bc	B A 0,7504 ab	A A 0,74 a	A A 0,70 b
10	A A 0,75 b	A A 0,78 ab	B B 0,60 b	A AB 0,738 b	A A 0,77 a	A B 0,68 b
15	A A 0,83 a	A B 0,75 abc	B C 0,45 de	A A 0,8226 a	A B 0,75	A C 0,55 c
20	A A 0,88 ab	A B 0,72 bc	A C 0,44 e	A A 0,799 ab	A B 0,71 a	A C 0,43 d
25	A A 0,82 ab	A B 0,73 abc	A C 0,52 cd	A A 0,81 ab	A B 0,73 a	A C 0,49 cd
30	A A 0,81 ab	A B 0,69 c	A C 0,44 de	A A 0,80 ab	A B 0,72 a	A C 0,44 d

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (0,05). As letras minúsculas na coluna comparam cada espécie nos dias de avaliação, as letras maiúsculas na mesma linha comparam cada espécie entre os tratamentos e acima comparam entre espécies e entre tratamentos.

STP sem submersão da planta

CSSR com submersão do sistema radicular

STP submersão total da planta

**TABELA 3. Teor de clorofila *a* em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.**

DAIT	<i>Setaria anceps</i>			<i>Paspalum repens</i>		
	SSP	CSSR	STP	SSP	CSSR	STP
0	A 7,36718 b	A 7,22532 a	A 7,15382 a	A 7,24104 a	A 6,83092 a	A 6,81896 a
5	A 8,08282 a	B 6,22532 b	C 2,95382 b	A 7,22690 a	A 7,22690 a	B 181212 b
10	A 5,49626 c	B 4,20352 c	C 2,64692 bc	B 4,7049 b	A 5,70490 b	C 1,10372 c
15	B 4,74404 d	A 5,2570 B	C 1,52644 de	A 3,22168 c	A 3,22168 c	B 1,13348 c
20	A 4,46034 d	B 4,12720 c	B 2,14684 cd	A 4,99592 b	A 4,79592 b	B 1,25454 bc
25	B 4,11146 de	B 4,02124 c	A 1,46392 e	A 4,73618 b	A 4,69018 b	B 1,25496 bc
30	B 3,74120 e	B 3,57848 c	A 1,20812 e	A 4,55758 b	A 4,35758 b	B 0,81096 c

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (0,05). As letras minúsculas na coluna comparam cada espécie nos dias de avaliação, as letras maiúsculas na mesma linha comparam cada espécie entre os tratamentos e acima comparam entre espécies e entre tratamentos.

STP sem submersão da planta

CSSR com submersão do sistema radicular

STP submersão total da planta

TABELA 4. Teor de clorofila *b* em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.

DAIT	<i>Setaria anceps</i>			<i>Paspalum repens</i>		
	SSP	CSSR	STP	SSP	CSSR	STP
0	B A 2,44154 ab	B A 2,19258 a	B A 2,28106 a	A A 3,34998 a	A A 3,27340 a	A A 3,2433 a
5	B A 2,57572 a	B B 2,16846 a	A B 1,86106 b	A A 3,41740 a	A A 3,41740 a	B B 0,5804 d
10	A A 2,03646 b	B B 0,84146 c	A C 1,39358 c	A A 2,20798 b	A A 2,20798 b	A B 1,17908 b
15	A A 1,43154 c	A A 1,54348 b	A B 0,90976 de	A A 1,3620 c	A A 1,28200 d	A B 0,701 cd
20	A A 1,40596 c	B C 0,67814 c	A B 1,02852 cd	A A 1,56962 c	A A 1,56962 cd	B B 0,55872 de
25	B A 1,0396 cd	B A 0,98840 c	B B 0,58484 ef	A A 1,37412 c	A A 1,43412 cd	A B 1,00104 bc
30	B C 0,92246 d	B A 0,90128 c	A B 0,46134 f	A A 1,50706 c	A A 1,70104 c	B B 0,15914 e

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (0,05). As letras minúsculas na coluna comparam cada espécie nos dias de avaliação, as letras maiúsculas na mesma linha comparam cada espécie entre os tratamentos e acima comparam entre espécies e entre tratamentos.

STP sem submersão da planta

CSSR com submersão do sistema radicular

STP submersão total da planta

TABELA 5. Teor de clorofila *total* em folhas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.

DAIT	<i>Setaria anceps</i>			<i>Paspalum repens</i>		
	SSP	CSSR	STP	SSP	CSSR	STP
0	B A 10,00 a	B A 9,417 a	B A 9,43 a	A A 10,59 a	A A 10,10 a	A A 10,06 a
5	A A 10,46 a	B B 8,39 b	A C 4,81 b	A A 10,64 a	A A 10,64 a	B B 2,39 b
10	A A 7,52 b	B B 5,04 d	A C 4,04 b	B B 6,91 b	A A 7,91 b	B C 2,28 b
15	A B 6,04 c	A A 6,79 c	A C 2,44 cd	B A 4,83 d	B A 4,50 d	B B 1,83 b
20	B A 5,87 cd	B B 4,77 d	A C 3,18 c	A A 6,56 bc	A A 6,37 c	B B 1,81 b
25	B A 5,18 de	B A 5,01 d	A B 2,05 d	A A 6,11 bc	A A 6,20 c	A B 2,25 b
30	B C 4,66 e	B A 4,48 d	A B 1,63 d	A A 6,07 c	A A 6,06 c	B B 0,97 c

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (0,05). As letras minúsculas na coluna comparam cada espécie nos dias de avaliação, as letras maiúsculas na mesma linha comparam cada espécie entre os tratamentos e acima comparam entre espécies e entre tratamentos.

STP sem submersão da planta

CSSR com submersão do sistema radicular

STP submersão total da planta

**TABELA 6. Atividade da Redutase de Nitrato em folhas de plantas de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*, submetidas a diversos níveis e tempos de inundação.**

DAIT	<i>Setaria anceps</i>			<i>Paspalum repens</i>		
	SSP	CSSR	STP	SSP	CSSR	STP
0	A A 1,3763 a	A A 1,42472 a	A A 1,41092 a	B A 0,73243 a	B A 0,71358 a	B A 0,72546 a
5	A A 1,458 a	A B 1,02166 b	A C 0,89916 b	B A 0,68808 a	B A 0,62125 a	B B 0,04420 b
10	A A 1,4179 a	A B 0,99070 b	A C 0,88602 b	B A 0,67194 a	B A 0,61395 a	B B 0,03178 b
15	A A 1,2062 b	A B 0,993 b	A C 0,41230 c	B A 0,30571 cd	B A 0,28833 b	B B 0,03178 b
20	A A 0,5085 c	A A 0,4861 c	A B 0,21580 d	A A 0,48909 b	B B 0,24394 bc	B C 0,02363 b
25	B A 0,2566 d	A A 0,1926 d	A A 0,23138 d	A A 0,34282 c	A B 0,15958 c	B C 0,0270 b
30	A A 0,2788 d	A A 0,2124 d	A A 0,25704 d	A A 0,23852 d	A A 0,19622 bc	B B 0,01208 b

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (0,05). As letras minúsculas na coluna comparam cada espécie nos dias de avaliação, as letras maiúsculas na mesma linha comparam cada espécie entre os tratamentos e acima comparam entre espécies e entre tratamentos.

STP sem submersão da planta

CSSR com submersão do sistema radicular

STP submersão total da planta