

CLEMESON SILVA DE SOUZA



**RESPOSTAS MORFOAGRONÔMICAS E FISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS
FORRAGEIRAS TROPICAIS VISANDO A SELEÇÃO PARA
TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO**

RIO BRANCO - AC

2022

CLEMESON SILVA DE SOUZA

**RESPOSTAS MORFOAGRONÔMICAS E FISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS
FORRAGEIRAS TROPICAIS VISANDO A SELEÇÃO PARA
TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, da Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.

Orientadora: Dra. Giselle M. Lessa de Assis
Coorientador: Dr. Marcio de Oliveira Martins

RIO BRANCO - AC

2022

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da UFAC

S729r Souza, Clemeson Silva de, 1983 -
Respostas morfoagronômicas e fisiológicas de gramíneas forrageiras tropicais visando a seleção para a tolerância ao alagamento / Clemeson Silva de; Orientadora: Dr^a. Giselle M. Lessa de Assis e Coorientador: Marcio de Oliveira Martins. -2022.
155 f.: il.; 30 cm.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Acre, Programa de Pós – Graduação em Produção Vegetal, Doutor em Produção Vegetal, Rio Branco, 2022.

Inclui referências bibliográficas e apêndice.

1. Ambiente controlado. 2. Melhoramento de forrageiras. 3. Seleção de caracteres. I. Assis, Giselle M. Lessa de. (Orientadora). II. Martins, Marcio de Oliveira. (Coorientador). III. Título.

CDD: 338.1

CLEMESON SILVA DE SOUZA

**RESPOSTAS MORFOAGRONÔMICAS E FISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS
FORRAGEIRAS TROPICAIS VISANDO A SELEÇÃO PARA
TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, da Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.

APROVADA em 29 de setembro de 2022

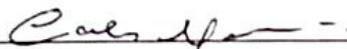
BANCA EXAMINADORA



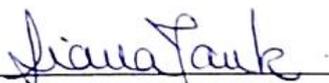
Dra. Giselle Mariano Lessa de Assis (Presidente)
Embrapa Acre



Dr. Marcio de Oliveira Martins (Membro)
Universidade Federal do Acre



Dr. Carlos Mauricio Soares de Andrade (Membro)
Embrapa Acre



Dra. Liana Jank (Membro)
Embrapa Gado de Corte



Dr. Sanzio Carvalho Lima Barrios (Membro)
Embrapa Gado de Corte

*À Nazira Carneiro da Silva,
Dedico e Ofereço*

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela divina proteção, força, saúde e sabedoria para continuar trilhando o caminho do conhecimento.

À minha família, pelo grande apoio em mais essa etapa de formação acadêmica.

À Universidade Federal do Acre, por disponibilizar o Programa de Pós-graduação em Agronomia – Produção Vegetal a nível de Doutorado.

À minha orientadora, Dra. Giselle Mariano Lessa de Assis, pelos excelentes ensinamentos e orientações.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Marcio de Oliveira Martins, pela disponibilidade e suporte em todos os momentos necessários.

Aos membros da banca examinadora, pelas excelentes contribuições.

Aos analistas da Embrapa Acre, Fernando Pretti e Rafael Clemêncio, pela ajuda nos momentos que precisei.

À Embrapa Acre, por oferecer as condições de trabalho e estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudo.

Aos professores do PPG em Agronomia – Produção Vegetal e PPGESPA, que contribuíram para a minha formação.

Aos amigos do curso PPG em Agronomia – Produção Vegetal, pelos bons momentos de convivência e trocas de experiências.

À Márcia Mendonça, pela valorosa ajuda nas etapas de experimentação.

À Francisca Silvana Nascimento, pela compreensão, apoio, amor e carinho.

A todos que de alguma forma contribuíram para a construção deste trabalho.

Em especial, aos meus amados filhos, pela paciência e por entender minha ausência nos momentos em que precisei estudar. Vocês são a herança que Deus me deu.

Meu muito obrigado!

"Em algum lugar, algo incrível está esperando para ser descoberto"

CARL SAGAN

RESUMO

Urochloa spp. (Syn. *Brachiaria*) e *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) se destacam na pecuária brasileira por apresentarem bom desempenho produtivo e agrônômico. No entanto, estão sujeitas a enfrentarem estresses limitantes, como o encharcamento temporário do solo, que associado ao ataque de fungos patogênicos, causa a Síndrome da Morte do Braquiarião (SMB). A identificação de caracteres com maior poder discriminativo e de fácil medição para compor um índice de seleção e a definição da umidade do solo do tratamento controle a ser utilizada em ensaios de avaliação, contribuirão para a seleção de genótipos mais tolerantes ao alagamento em ambientes controlados nas fases iniciais do programa de melhoramento. O objetivo deste estudo foi avaliar as respostas morfoagronômicas e fisiológicas de gramíneas forrageiras tropicais visando a seleção para tolerância ao alagamento em condições controladas. Para tanto, buscou-se: (i) selecionar caracteres morfoagronômicos discriminantes e de fácil medição e utilizá-los para classificar genótipos de gramíneas forrageiras quanto à tolerância ao alagamento; (ii) identificar o grau de umidade adequado do tratamento controle para a condução de ensaios para tolerância ao alagamento em ambiente controlado. Foram avaliados seis experimentos com plantas cultivadas em vasos em ambiente controlado, em Rio Branco, Acre. Dois experimentos (um com genótipos de *P. maximum* e outro com de *Brachiaria* spp.) foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado, e outros dois (um com genótipos de *P. maximum* e outro com de *Brachiaria* spp.) em delineamento de blocos casualizados, todos com arranjo fatorial de 5 genótipos x 2 regimes hídricos (não alagado e alagado), com quatro repetições. Um experimento com *P. maximum* e um com *Brachiaria* spp. foi realizado em delineamento de blocos casualizados, com arranjo fatorial de 5 genótipos x 4 regimes hídricos (60%, 80%, 100% e 120% da capacidade de vaso). Em todos os experimentos foram avaliados caracteres morfoagronômicos e fisiológicos em plantas com 21 dias sob diferentes regimes hídricos. Os dados dos experimentos com dois regimes hídricos foram submetidos à análise de variância pelo teste F, análises de componentes principais, método de otimização de Tocher, índice de soma de postos e correlação de Spearman. Os dados dos experimentos com quatro regimes hídricos foram submetidos à análise de variância pelo teste F e à análise de regressão. Sete caracteres foram descartados sem causar prejuízos na discriminação dos genótipos.

Os caracteres selecionados foram: número de folhas amarelas, número de folhas secas, número de perfilhos, índice SPAD, massa seca da folha; massa seca da raiz, fotossíntese, concentração interna de CO₂, eficiência de carboxilação e eficiência no uso da água. O agrupamento dos genótipos pelo método de Tocher corroborou os níveis de tolerância identificados pelo índice de soma de postos. Os caracteres fisiológicos de trocas gasosas podem ser avaliados indiretamente pelos caracteres morfoagronômicos selecionados e índice SPAD, facilitando o processo de avaliação e seleção. A condição hídrica de 120% da capacidade de vaso causa reduções expressivas nas características morfoagronômicas e fisiológicas, enquanto nas de 60% e 100% há leve efeito negativo. Entre 75% e 85% da capacidade de vaso, genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. têm maior desempenho produtivo e fisiológico. Deste intervalo, sugere-se a disponibilidade hídrica de 80% da capacidade de vaso para ser usada como tratamento controle nos estudos que visem a seleção de genótipos tolerantes ao alagamento em ambiente controlado. Experimentos de curta duração em ambiente controlado podem ser usados para discriminar genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. para tolerância ao alagamento do solo. Porém, não substituem a seleção para tolerância à SMB avaliada em solo mal drenado sob pastejo, devendo ser empregados nas etapas iniciais dos programas de melhoramento.

Palavras-chaves: Ambiente controlado. Melhoramento de forrageiras. Seleção de caracteres. SMB. Solo alagado.

MORPHOAGRONOMIC AND PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF TROPICAL FORAGE GRASSES AIMING TO WATERLOGGING TOLERANCE SELECTION

ABSTRACT

Urochloa spp. (Syn. *Brachiaria*) and *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) stand out in the Brazilian livestock due to their good productive and agronomic performance. However, they are subject to limiting stresses, such as temporary waterlogging of the soil, which associated with the attack of pathogenic fungi, causes Death Syndrome of Marandu grass (DSM). The identification of traits with greater discriminative power and easy measurement to compose a selection index and the definition of soil moisture of the control treatment to be used in evaluation trials will contribute to the selection of more tolerant genotypes to waterlogging in controlled environments in the early stages of the breeding programs. The aim of this study was to evaluate morphoagronomic and physiological responses of tropical forage grasses aiming to select for waterlogging tolerance under controlled conditions. Therefore, it was sought to: (i) select discriminating and easily measured morphoagronomic traits and use them to classify forage grass genotypes to waterlogging tolerance; (ii) identify adequate degree of humidity of the control treatment for conducting trials for waterlogging tolerance in controlled environment. Six experiments were evaluated with plants grown in pots in a controlled environment, in Rio Branco, Acre. Two experiments (one with *P. maximum* genotypes and the other with *Brachiaria* spp.) were carried out in a completely randomized design, and two others (one with *P. maximum* genotypes and the other with *Brachiaria* spp.) in a randomized block design, all with a factorial arrangement of 5 genotypes x 2 water regimes (non-flooded and flooded), with four replications. One experiment with *P. maximum* and one with *Brachiaria* spp. was carried out in a randomized block design, with a factorial arrangement of 5 genotypes x 4 water regimes (60%, 80%, 100% and 120% of pot capacity). In all experiments, morphoagronomic and physiological traits were evaluated in plants with 21 days under different water regimes. Data from experiments with two water regimes were subjected to analysis of variance by the F test, principal component analysis, Tocher optimization method, rank sum index and Spearman correlation. Data from experiments with four water regimes were subjected to analysis of variance by the F test and regression analysis. Seven characters were discarded without causing damage to the genotype

discrimination. The selected traits were: number of yellow leaves, number of dry leaves, number of tillers, SPAD index, dry leaf mass, root dry mass, photosynthesis, internal CO₂ concentration, carboxylation efficiency, and water use efficiency. The grouping of genotypes by the Tocher method corroborated the tolerance levels identified by the rank sum index. Physiological traits of gas exchange can be indirectly evaluated by the selected morphoagronomic traits and SPAD index, facilitating the evaluation and selection process. The water condition of 120% of field capacity causes significant reductions in the morphoagronomic and physiological traits, while at 60% and 100% there is a slight negative effect. Between 75% and 85% of pot capacity, genotypes of *P. maximum* and *Brachiaria* spp. have higher productive and physiological performance. From this range, water availability of 80% of pot capacity is suggested to be used as a control treatment in studies aimed at selecting genotypes tolerant to waterlogging in a controlled environment. Short-term experiments in a controlled environment can be used to discriminate genotypes of *P. maximum* and *Brachiaria* spp. for soil waterlogging tolerance. However, they do not replace selection for tolerance to DSM evaluated in poorly drained soil under grazing and should be used in the initial stages of improvement programs.

Keywords: Controlled environment. Forage improvement. Character selection. SMB. Waterlogging soil.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número total de folhas (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1..... 83
- Figura 2 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número de perfilhos (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2..... 84
- Figura 3 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número total de folhas (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3..... 84
- Figura 4 - Número de folhas verdes (A), número de folhas secas (B), número total de folhas (C) e número de perfilhos (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4..... 85
- Figura 5 - Número de perfilhos vivos (A) e número de perfilhos mortos (B) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1..... 86
- Figura 6 - Número de perfilhos em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo a 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3..... 86
- Figura 7 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1..... 87
- Figura 8 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2..... 88
- Figura 9 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo a 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3..... 88

Figura 10 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	89
Figura 11 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO ₂ (D) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1.....	91
Figura 12 - Média da eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1.....	91
Figura 13 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C), concentração interna de CO ₂ (D) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2.....	92
Figura 14 - Eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2.....	92
Figura 15 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO ₂ (D) em cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3.....	93
Figura 16 - Eficiência no uso da água (A) e eficiência de carboxilação em cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3.....	94
Figura 17 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO ₂ (D) em cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	94
Figura 18 - Eficiência de carboxilação de cinco genótipos em cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	95

Figura 19 - Dispersão bidimensional de cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , avaliados no Experimento 1, segundo escores dos componentes principais (PC1 e PC2) obtidos com todas as variáveis morfoagronômicas e fisiológicas (A) e apenas com as variáveis selecionadas (B).....	97
Figura 20 - Dispersão bidimensional de cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , avaliados no Experimento 2, segundo escores dos componentes principais (PC1 e PC2) obtidos com todas as variáveis morfoagronômicas e fisiológicas (A) e apenas com as variáveis selecionadas (B).....	97
Figura 21 - Dispersão bidimensional de cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , avaliados no Experimento 3, segundo escores dos componentes principais (PC1 e PC2) obtidos com todas as variáveis morfoagronômicas e fisiológicas (A) e apenas com as variáveis selecionadas (B).....	98
Figura 22 - Dispersão bidimensional de cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , avaliados no Experimento 4, segundo escores dos componentes principais (PC1 e PC2) obtidos com todas as variáveis morfoagronômicas e fisiológicas (A) e apenas com as variáveis selecionadas (B).....	98
Figura 23 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número total de folhas (C) e número de perfilhos (D) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	125
Figura 24 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número total de folhas (D) em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	126
Figura 25 - Número de perfilhos em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	127
Figura 26 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	128
Figura 27 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	130

Figura 28 - Taxa de alongamento foliar em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	131
Figura 29 - Taxa de alongamento foliar em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	132
Figura 30 - Índice SPAD em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	132
Figura 31 - Índice SPAD em cinco genótipos em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	133
Figura 32 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO ₂ (D) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	134
Figura 33 - Eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	135
Figura 34 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO ₂ (D) em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	136
Figura 35 - Eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados sob diferentes regimes hídricos.....	137

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Genótipos avaliados nos experimentos com seus respectivos graus de tolerância à Síndrome da Morte do Braquiário.....	77
Tabela 2 - Composição química do solo e da areia.....	78
Tabela 3 - Agrupamento de cinco genótipos de <i>P. maximum</i> pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 1.....	101
Tabela 4 - Agrupamento de cinco genótipos de <i>P. maximum</i> pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 2.....	101
Tabela 5 - Agrupamento de cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 3.....	102
Tabela 6 - Agrupamento de cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 4.....	102
Tabela 7 - Agrupamento de quatro genótipos de <i>Brachiaria</i> spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 3.....	103
Tabela 8 - Agrupamento de quatro genótipos de <i>Brachiaria</i> spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 4.....	103
Tabela 9 - Classificação de genótipos de <i>P. maximum</i> para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 1.....	104
Tabela 10 - Classificação de genótipos de <i>P. maximum</i> para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 2.....	105

Tabela 11 - Classificação de genótipos de <i>Brachiaria</i> spp. para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 3.....	105
Tabela 12 - Classificação de genótipos de <i>Brachiaria</i> spp. para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 4.....	105
Tabela 13 - Coeficiente de correlação de Spearman entre as somas dos postos de variáveis morfoagronômicas (VMA), variáveis fisiológicas (VF) e todas as variáveis (VMA + VF) dos quatro experimentos.....	106
Tabela 14 - Composição química do solo e da areia.....	122

LISTA DE APÊNDICES

- APÊNDICE A - Médias diárias da temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (DPV, kPA) do interior da casa telada da Embrapa Acre: Experimento 1 (A); Experimento 2 (B); Experimento 3 (C); Experimento 4 (D)..... 145
- APÊNDICE B - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número de folhas secas (NFS), número total de folhas (NTF), número de perfilhos vivos (NPV) e número de perfilhos mortos (NPM) em cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1..... 145
- APÊNDICE C - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número total de folhas (NTF), número de perfilhos (NP) em cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2..... 146
- APÊNDICE D - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número de folhas secas (NFS) número total de folhas (NTF) e número de perfilhos (NP) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3..... 146
- APÊNDICE E - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas secas (NFS), número total de folhas (NTF), número de perfilhos (NP) em cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4..... 146
- APÊNDICE F - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1..... 147

APÊNDICE G - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2.....	147
APÊNDICE H - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria spp.</i> cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3.....	147
APÊNDICE I - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria spp.</i> cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	148
APÊNDICE J - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1.....	148
APÊNDICE K - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2.....	148
APÊNDICE L - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3.....	149

APÊNDICE M - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	149
APÊNDICE N - Índice SPAD em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo a 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1.....	149
APÊNDICE O - Índice SPAD em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo a 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2.....	150
APÊNDICE P - Média de genótipos (A) e regimes hídricos (B) para índice SPAD em genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em casa de vegetação. Experimento 3.....	150
APÊNDICE Q - Índice SPAD em cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em solo a 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	151
APÊNDICE R - Média dos regimes hídricos (A) e de genótipos (B) para taxa de alongamento foliar em genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1.....	151
APÊNDICE S - Taxa de alongamento foliar de cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2.....	152
APÊNDICE T - Taxa de alongamento foliar de cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3.....	152
APÊNDICE U - Taxa de alongamento foliar de cinco genótipos de <i>Brachiaria spp.</i> , cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4.....	153
APÊNDICE V - Dano de Membrana (A) e conteúdo relativo de água (B) em cinco genótipos de <i>P. maximum</i> , cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1.....	153

APÊNDICE W - Dano de Membrana (A) e conteúdo relativo de água (B) em cinco genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3.....	154
APÊNDICE X - Média de genótipos (A) e condições hídricas (B) para eficiência de carboxilação em genótipos de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados em casa de vegetação. Experimento 4.....	154
APÊNDICE Y - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número total de folhas (NTF) e número de perfilhos (NP) de cinco genótipos (GEN) de <i>P. maximum</i> , cultivados sob quatro regimes hídricos (RH).....	155
APÊNDICE Z - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número de folhas secas (NFS), número total de folhas (NTF) e número de perfilhos (NP) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados sob quatro regimes hídricos (RH).....	155
APÊNDICE AA - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de <i>P. maximum</i> , cultivados sob quatro regimes hídricos (RH).....	155
APÊNDICE AB - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)....	156
APÊNDICE AC - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de <i>P. maximum</i> , cultivados sob quatro regimes hídricos (RH).....	156
APÊNDICE AD - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de <i>Brachiaria</i> spp., cultivados sob quatro regimes hídricos (RH).....	156

LISTA DE SIGLAS

Ci	Concentração interna de CO ₂
CIAT	Centro Internacional de Agricultura Tropical
CRA	Conteúdo relativo de água
cv.	Cultivar
CV	Capacidade de vaso
DM	Dano de membrana
E	Transpiração
EC	Eficiência de Carboxilação
EMBRAPA	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
EUA	Eficiência no uso da água
gs	Condutância estomática
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
Lapig	Laboratório de Processamento de Imagens e Geoprocessamento
MAPA	Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento
MSC	Massa seca do colmo
MSF	Massa seca da folha
MSR	Massa seca da raiz
MST	Massa seca total
NFA	Número de folhas amarelas
NFS	Número de folhas secas
NFV	Número de folhas verdes
NTF	Número total de folhas
PC	Componente Principal (<i>Principal Component</i>)
PCA	Análise de Componentes Principais (<i>Principal Component Analysis</i>)
P _N	Fotossíntese
SPAD	<i>Soil Plant Analysis Development</i>
TAF	Taxa de alongamento foliar
VF	Variável fisiológicas
VMA	Variável morfoagronômicas

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	25
2 REVISÃO DE LITERATURA	28
2.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS DE <i>Panicum maximum</i>	28
2.2 CARACTERÍSTICAS GERAIS DE <i>Brachiaria</i> spp.	30
2.2.1 <i>Brachiaria brizantha</i>	31
2.2.2 <i>Brachiaria</i> híbrida	33
2.2.3 <i>Brachiaria humidicola</i>	34
2.3 SÍNDROME DA MORTE DO BRAQUIARÃO (SMB)	35
2.4 MELHORAMENTO DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS PARA TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO DO SOLO.....	38
2.4.1 Demanda por forrageiras tolerantes a solos encharcados	38
2.4.2 Melhoramento genético	39
2.5 TÉCNICAS DE DETERMINAÇÃO DA CAPACIDADE DE CAMPO	44
2.6 RESPOSTAS DAS PLANTAS A SOLOS ALAGADOS	46
2.7 RESPOSTAS DAS GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS SOB SOLO ALAGADO	49
REFERÊNCIAS	54
3 CAPÍTULO I	69
SELEÇÃO DE GENÓTIPOS DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS TROPICAIS PARA TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO DO SOLO EM AMBIENTE CONTROLADO	69
RESUMO	70
ABSTRACT	72
3.1 INTRODUÇÃO	74
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	77
3.2.1 Material vegetal e condições de crescimento	77
3.2.2 Caracteres morfoagronômicos e índice SPAD	79
3.2.3 Dano de membrana e conteúdo relativo de água	80
3.2.4 Caracteres fisiológicos de trocas gasosas	80
3.2.5 Análise de dados	81
3.2.5.1 <i>Análise de variância</i>	81
3.2.5.2 <i>Seleção de caracteres e divergência genética</i>	81
3.2.5.3 <i>Ranqueamento dos genótipos</i>	82
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	83
3.3.1 Respostas morfoagronômicas.....	83

3.3.2 Resposta fisiológica	90
3.3.3 Seleção de caracteres e análise de agrupamento	96
3.3.4 Seleção de genótipos	104
3.4 CONCLUSÕES	110
REFERÊNCIAS	111
4 CAPÍTULO II	117
RESPOSTAS MORFOAGRONÔMICAS E FISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS TROPICAIS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS	117
RESUMO	118
ABSTRACT	119
4.1 INTRODUÇÃO	120
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	122
4.2.1 Material vegetal e condições de crescimento	122
4.2.2 Caracteres morfoagronômicos e índice SPAD	123
4.2.3 Caracteres fisiológicos de trocas gasosas	124
4.2.4 Análise de dados	124
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	125
4.3.1 Caracteres morfoagronômicos	125
4.3.2 Caracteres de trocas gasosas	133
4.4 CONCLUSÕES	140
REFERÊNCIAS	141
APÊNDICES	144

1 INTRODUÇÃO

A base alimentar da bovinocultura de corte e leite em regiões tropicais é constituída por plantas forrageiras. No Brasil, as pastagens são economicamente importantes, ocupando uma área de 161 milhões de hectares (LAPIG, 2022), destinada à criação de um efetivo bovino de 218,2 milhões de cabeças (IBGE, 2022). Deste total, o Centro-Oeste tem 34,6% e a região Norte, que apresentou o maior percentual de alta (5,5%) entre 2019 e 2020, concentra 24% do rebanho (IBGE, 2022). Na Amazônia Legal, estima-se uma área com cerca de 61 milhões de hectares de pastagens (LAPIG, 2022).

Dentre as gramíneas que compõem as pastagens tropicais cultivadas, destacam-se as do gênero *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria*) e *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) por apresentarem bom desempenho produtivo e agrônômico (CEZAR et al., 2005). No Brasil, cerca de 85% das pastagens são compostas exclusivamente por *Brachiaria* spp. (SILVA et al., 2020a), sendo a *Brachiaria brizantha* cv. Marandu a gramínea de maior representatividade, cultivada em área estimada de 50 milhões de hectares (JANK et al., 2014).

As pastagens cultivadas estão sujeitas a diferentes estresses abióticos, dentre os quais se destaca o alagamento temporário do solo, que ocorre, principalmente, em locais com drenagem deficiente e que recebem alta intensidade de chuvas. Em pastagens tropicais, principalmente no bioma Amazônia, esse fator abiótico tem sido um dos mais importantes nos últimos 20 anos, por causar a degradação de extensas áreas de pastagens. O problema foi identificado, inicialmente, em pastagens formadas pela cultivar Marandu em sete estados brasileiros (SILVA et al., 2018), sendo classificado como Síndrome da Morte do capim Marandu ou Síndrome da Morte do Braquiarão (SMB) (RIBEIRO JÚNIOR et al., 2017; PEDREIRA et al., 2019). Além da cv. Marandu, a SMB também afetar outras gramíneas, a exemplo, da *B. brizantha* cv. La Libertad (MG4) (ARGEL; KELLER-GREIN, 1998) e BRS Tamani (JANK et al., 2021). Essa síndrome se manifesta em áreas de solos encharcados, com presença de fungos patogênicos, como *Pythium*, *Rhizoctonia* e *Fusarium* (PEDREIRA et al., 2019). As pastagens acometidas são identificadas pelo amarelecimento e murcha foliar que evoluem para grandes manchas de touceiras mortas (ANDRADE; VALENTIM, 2007), resultando em degradação das pastagens e, conseqüentemente, baixos índices de produção de carne e leite (ERI et al., 2020).

A busca por genótipos de gramíneas forrageiras com maior tolerância ao encharcamento do solo é demanda crescente no Brasil (DIAS-FILHO, 2013) e em outros países da América tropical, como Colômbia, Venezuela, Guiana (CARDOSO et al., 2013a) e Costa Rica (ARGEL; KELLER-GREIN, 1998). O Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) desenvolveu um método de *screening* para avaliar a tolerância ao alagamento em *Brachiaria*, baseado na avaliação de plantas cultivadas em vasos sob uma lâmina d'água de 3 cm acima do solo, durante 21 dias (RAO et al., 2007). Esse método foi empregado em alguns estudos, os quais analisaram mecanismos morfoagronômicos e anatômicos em *Brachiaria* spp. (CARDOSO et al., 2013a; CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014; JIMÉNEZ et al., 2015a; JIMÉNEZ et al., 2015b). No Brasil, a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) também utiliza a avaliação em vasos (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; SILVA et al., 2009). *Brachiaria humidicola* cv. Tully, cv. Llanero, BRS Tupi e *P. maximum* cv. Mombaça, cv. Massai e BRS Zuri foram indicadas para aumentar a persistência de pastagens em solos mal drenados (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; SILVA et al., 2009; MASS JUNIOR et al., 2016; SILVA et al., 2020b).

Na avaliação da tolerância ao alagamento em gramíneas forrageiras cultivadas em vasos, diversos caracteres são mensurados, com destaque para biomassa de folhas, colmo e raiz e taxa de alongamento foliar (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000), maior proporção de biomassa de folhas verdes em relação à biomassa total de folhas, menores níveis de biomassa de folhas mortas, maior área de folhas verdes, índice SPAD (CARDOSO et al., 2013a), desenvolvimento de aerênquimas e deposição de suberina na exoderme da raiz (JIMÉNEZ et al., 2015b). Caracteres fisiológicos como fotossíntese líquida, transpiração e condutância estomática também são utilizados (BARUCH 1994b; DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; RAMOS et al., 2011; JIMÉNEZ et al., 2015b).

As avaliações de tais características são comumente realizadas comparando-se a resposta do genótipo cultivado sob solo alagado e não alagado (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; SILVA et al., 2009; RAMOS et al., 2011). Contudo, não é usual abordagem de classificação para tolerância a esse estresse feita com base em índices de seleção, os quais reúnem numa única nova variável todos os caracteres de interesse. Adicionalmente, ressalta-se que, para realizar a seleção de elevado número de genótipos nas etapas iniciais dos programas de melhoramento genético, caracteres

discriminantes de fácil medição devem ser empregados. Assim, torna-se relevante também verificar a possibilidade de se realizar a seleção indireta (CRUZ; REGAZZI, 2003) para caracteres fisiológicos e anatômicos.

Nos ensaios para avaliação da tolerância ao alagamento, a condição hídrica do tratamento controle é geralmente conduzida em vasos com solo na capacidade de campo (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; SILVA et al., 2009; CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014). Nesta condição, o solo favorece maior absorção de água e nutrientes para as plantas (ESPINDULA NETO; SILVA, 2007). No entanto, há relatos de que as gramíneas forrageiras apresentam melhor desempenho abaixo da capacidade de campo (BONFIM-SILVA et al., 2014; MASS JUNIOR et al., 2016). O conhecimento da faixa de teor de água do solo mais adequada para o crescimento das plantas é essencial para melhorar os recursos dos fatores de crescimento, por exemplo, água, nutrientes e luz (MOLDEN et al., 2010; BODNER et al., 2015). Assim, para otimizar os resultados da seleção de cultivares forrageiras tolerantes a solos alagados em ambiente controlado, torna-se interessante identificar uma disponibilidade hídrica que ofereça condições ótimas para o desempenho das plantas, possibilitando comparação adequada com plantas sob alagamento.

Nesse contexto, este estudo teve como objetivo avaliar as respostas morfofisiológicas de gramíneas forrageiras tropicais visando a seleção para tolerância ao alagamento em condições controladas. Para tanto, buscou-se: (i) selecionar caracteres morfoagronômicos discriminantes e de fácil medição e utilizá-los para classificar genótipos de gramíneas forrageiras quanto à tolerância ao alagamento; (ii) identificar o grau de umidade adequado do tratamento controle para a condução de ensaios para tolerância ao alagamento em ambiente controlado.

2 REVISÃO DE LITERATURA

Dentre as gramíneas que compõem as pastagens tropicais cultivadas, as do gênero *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria*) estão amplamente distribuídas por toda a zona tropical e são responsáveis por compor cerca de 85% das pastagens cultivadas no Brasil (SILVA et al., 2020a). Gramíneas de *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) também são tradicionalmente importantes, devido à sua alta diversidade e adaptabilidade a diversos ambientes, contribuindo para a intensificação da produção pecuária (OLIVEIRA et al., 2022). As pastagens formadas por essas gramíneas são desafiadas por diversos fatores edafoclimáticos (IZAURRALDE et al., 2011), demandando aos programas de melhoramento a busca por cultivares mais bem adaptadas e mais produtivas.

2.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS DE *Panicum maximum*

O *Panicum maximum* pertence à família Poaceae, subfamília Panicoideae e tribo Paniceae. Três espécies fazem parte do complexo agênico de *P. maximum*: o *P. maximum*, *Panicum infestum* e *Panicum trichocladum* (PARSONS, 1972). Os capins do gênero *Panicum* têm como centro de origem a África Oriental, sendo encontrados normalmente no leste do continente africano, em formas nativas e como capim pioneiro em seu habitat (PARSONS, 1972).

Os relatos de como *P. maximum* entrou no Brasil indicam que os primeiros exemplares desta espécie foram transportados da África em navios negreiros, sendo utilizados como cama para escravos. Ao chegar no País, a forrageira se alastrou rapidamente, dando origem à primeira cultivar, o capim Colômbio (HERLING et al., 2001; JANK, 1995). Devido à excelente adaptação dessa cultivar ao clima do Brasil, grande parte da engorda de bovinos no País, até a década de 1980, foi baseada em capim Colômbio (JANK, 1995).

P. maximum é adaptado a solos leves, sendo recomendado para sistemas mais intensivos de exploração pecuária, por sua alta produtividade e por ser a gramínea forrageira propagada por sementes mais produtiva do mercado brasileiro (VALLE et al., 2009). A prolificidade, adaptação a diferentes condições climáticas e edáficas, alta palatabilidade, qualidade da forragem, tolerância ao pastejo (PESSIM et al., 2010), bem como elevada percentagem de folhas (MARTUSCELLO et al., 2015) são

aspectos inerentes a esta espécie forrageira que lhe confere grande destaque no setor pecuário.

No que tange ao solo, em locais com ausência de adubação, principalmente nitrogenada, a perda de produtividade de forragem do *P. maximum* é impulsionada, com decaimento na ordem de 21% a 52%, chegando a valores de até 68% no segundo ano (JANK et al., 2010). Devido a esse fato, as cultivares de maior importância desta espécie são recomendadas para sistemas intensificados de produção, com manejo do pastejo rotacionado, em solos de média a alta fertilidade e com adubação nitrogenada de manutenção (GOMIDE et al., 2016).

Cultivares como Sempre Verde, Guiné, Makueni e Tobiata, foram introduzidas da África no Brasil. Por outro lado, as cultivares Centenário, Centauro, Vencedor, Tanzânia, Mombaça, Aruana, Áries, Atlas e Massai foram lançadas em decorrência de diversos programas de seleção e melhoramento (VALLE et al., 2009). Em 2013, 2014 e 2015, as cultivares BRS Zuri, BRS Tamani e BRS Quênia foram, respectivamente, registradas no MAPA - Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA, 2022), pela Embrapa. Atualmente, neste órgão estão catalogadas 24 cultivares na descrição científica *Megathyrus maximus* (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs = *Panicum maximum* Jacq.

Dentre as cultivares mencionadas, a cv. Mombaça é tolerante ao ataque de cigarrinhas das pastagens, sendo recomendada para as regiões Centro Oeste e Norte do Brasil (PIRES, 2006). Também apresenta tolerância a solos encharcados (SILVA et al., 2009). Pode chegar a 1,7 m de altura, apresenta folhas largas e eretas, tem pelos curtos e duros, colmos glabros com ausência de cerosidade e responde muito bem à adubação nitrogenada (JANK et al., 2010). O ganho de peso por área em sistemas de pastejo com manejo rotacionado e adubado é de 130 g (1,0 UA ha⁻¹) e nas águas de 570 g (3 UA ha⁻¹) sem suplementação, totalizando produtividade de peso vivo de 700 kg ha⁻¹ ano⁻¹ (BARBOSA et al., 2015). Além destes aspectos, a cv. Mombaça é uma forrageira de excelente ímpeto alimentício e apresenta valores de produção de proteína bruta e nutrientes digestíveis totais (541 e 1.877 kg ha⁻¹) superiores ao Tanzânia (454 e 1.651 kg ha⁻¹) e à cultivar Aruana (421 e 1.495 kg ha⁻¹) (MAGNUS et al., 2020).

Dentre as cultivares de *P. maximum* lançadas pela Embrapa, a BRS Zuri foi a primeira a ser protegida no MAPA. É uma forrageira produtiva com alto teor proteico, de rápida rebrota e de mais fácil manejo do que as cultivares Tanzânia e Mombaça.

Adicionalmente, apresenta resistência ao *Bipolaris maydis*, fungo causador da mancha foliar e tolerância moderada a solos encharcados (JANK et al., 2017b). Com base em informações disponibilizadas pela Embrapa Gado de Corte, sabe-se que no período de seca e chuva na Amazônia, a BRS Zuri alcançou produção anual de matéria seca de 21,8 t ha⁻¹ ano⁻¹, taxa de lotação de 2,6 e 3,6 UA ha⁻¹, ganho de peso de 520 e 540 g animal⁻¹ dia⁻¹ e produtividade animal de 390 e 500 kg peso vivo ha⁻¹, respectivamente (JANK et al., 2021).

A cultivar BRS Tamani foi o primeiro híbrido de *P. maximum* obtido a partir do cruzamento entre dois genótipos pré-selecionados da coleção na Embrapa Gado de Corte. O porte baixo, com longas folhas finas e decumbentes de alta qualidade, com alto perfilhamento são características inerentes a esta cultivar. É indicada para cultivo em solos bem drenados, portanto, não tolera áreas encharcadas. Comparado à cv. Massai, a cv. BRS Tamani proporciona maior ganho por animal. Como pastagem, possibilita taxa de lotação de 1,56 e 3,2 UA ha⁻¹, ganho de peso de 275 e 808 g animal⁻¹ dia⁻¹ e produtividade animal de 84 e 597 kg de peso vivo ha⁻¹, respectivamente, nos períodos de seca e chuva, com produção anual de 15 t ha⁻¹ ano⁻¹ de matéria seca de folha (EMBRAPA, 2015).

Por sua vez, a cultivar BRS Quênia lançada em 2017, foi o segundo híbrido de *P. maximum* disponibilizado no comércio a partir do cruzamento entre dois genótipos pré-selecionados da coleção na Embrapa Gado de Corte. Deve ser plantada somente em solos bem drenados, pois tem baixa tolerância a locais encharcados (JANK et al., 2017a). Apresenta porte médio a alto, com folhas médias e estreitas de alta qualidade. Possui abundância de folhas em colmos tenros que não alongam facilmente. Em ensaio de desempenho animal com novilhos no bioma Cerrado, teve os mesmos valores de taxa de lotação (1,9 UA ha⁻¹), comparado ao Mombaça, mas promoveu maior ganho de peso por animal, o que resultou em 17% a mais de produtividade (BRS Quênia = 975 kg ha⁻¹; Mombaça = 834 kg ha⁻¹) (EMBRAPA, 2018).

2.2 CARACTERÍSTICAS GERAIS DE *Brachiaria* spp.

As gramíneas do gênero *Brachiaria*, incluindo todas as de importância para a pecuária tropical, são em sua grande maioria originárias do continente africano (VALLE et al., 2009). Por serem forrageiras de fácil adaptação às mais variadas condições edafoclimáticas, aliado ao elevado potencial de produção de forragem com

bom valor nutritivo para a alimentação de ruminantes, as *Brachiaria* têm alta aceitabilidade e representam aproximadamente 95 milhões de hectares das pastagens cultivadas no Brasil (RAMOS et al., 2021).

Os relatos indicam que as *Brachiaria* foram introduzidas nas Américas em 1952, mas a intensificação só veio a partir de 1965 (Parsons, 1972). Nas três décadas posteriores a 1975, alguns ecotipos de braquiária com ótima adaptação a solos ácidos e de baixa fertilidade natural, tiveram ampla expansão nos cerrados brasileiros e savanas da América tropical. Desde então, cultivares de *Brachiaria* spp. foram lançadas para os ecossistemas brasileiros, atingindo sistemas de produção de ruminantes ao redor do mundo tropical (VALLE et al., 2009).

2.2.1 *Brachiaria brizantha*

O gênero *Brachiaria* inclui cerca de 100 espécies, dentre as quais, sete: *Brachiaria arrecta*, *B. brizantha*, *Brachiaria decumbens*, *Brachiaria dictyoneura*, *Brachiaria humidicola*, *Brachiaria mutica* e *Brachiaria ruziziensis* – são muito utilizadas como forrageiras na América Tropical (KELLER-GREIN et al., 1996).

No rol de cultivares de *B. brizantha*, tem-se a cv. Marandu, a qual foi proveniente da Estação Experimental de Pastagem de Zimbábue, em Marondera, África e liberada comercialmente no Brasil pela Embrapa em 1984 (NUNES et al., 1984).

O capim Marandu, também chamado de brizantão, brizantha e braquiarão, é adaptado e originário de uma região com precipitação pluvial anual ao redor de 700 mm e cerca de oito meses de seca no inverno (MEIRELLES; MOCHIUTTI, 1999). Ao ser adequadamente manejada, essa cultivar apresenta alta resposta à adubação e elevado potencial de produção de forragem (MEDICA et al., 2017). Devido a essas características, no Brasil, em 2014, existiam cerca de 50 milhões de hectares de pastagens formadas com capim Marandu (JANK et al., 2014), porém estima-se que hoje a área seria menor, chegando a representar 65% da área de pastagem cultivada na região Norte e 50% na região Centro-Oeste (PAULA et al., 2012).

O capim Marandu é uma planta cespitosa, robusta, que pode chegar até 1,5 m de altura, produz perfilhos eretos ao longo da touceira, o seu florescimento é intenso e concentrado no final do verão (FONSECA; MARTUSCELLO, 2010). É resistente a cigarrinha das pastagens, desenvolve-se bem em solos de média e alta fertilidade,

com boa produção e qualidade de forragem, elevada resposta à adubação, boa produção de sementes e excelente cobertura do solo (GOBBI et al., 2018). No que diz respeito ao valor nutritivo, foi verificado em plantas de capim Marandu, 22,8 e 57,7% de teores de matéria seca, 9,4 e 4,5% de proteína bruta, 6,9 e 6,4% de cinzas, 68,4 e 75,7% de fibra em detergente neutro e 42,1 e 49,8% de fibra em detergente ácido, respectivamente, nos períodos de verão e inverno (RIBEIRO et al. 2008).

A principal desvantagem do capim Marandu está na sua incapacidade de suportar solos mal drenados e de baixa fertilidade (JANK et al., 2013). Quando cultivada em solos encharcados suas folhas senescem e murcham, resultando por fim em grandes manchas de touceiras mortas (ANDRADE; VALENTIM, 2007).

A cultivar Xaraés é uma *B. brizantha* coletada no Burundi, África, e lançada pela Embrapa em 2003, após quinze anos de avaliações. As principais vantagens são: alta produtividade, especialmente de folhas, rápida rebrota e florescimento tardio, que prolonga o período de pastejo nas águas, além de bom valor nutritivo e alta capacidade de suporte (VALLE et al., 2004). Seu lançamento ocorreu especialmente como uma boa opção à cv. Marandu, principalmente, por sua maior capacidade de suporte e tolerância ao encharcamento do solo (ANDRADE; ASSIS, 2008).

Dias-Filho (2002) concluiu, com base em resultados obtidos em condições de casa de vegetação, que a cv. Xaraés (BRA004308), comparada à cv. Marandu apresentou grau intermediário de tolerância ao alagamento do solo. Em estudo de campo, conduzido no Acre durante 3 anos, a cv. Xaraés também foi destacada com grau de tolerância ao encharcamento do solo superior à cv. Marandu (ANDRADE et al., 2003). Por outro lado, Mass Junior et al. (2016) argumentaram que a cv. Xaraés, assim como a cv. Marandu devem ser evitadas em sistemas de pastagens com altos níveis de chuvas e sujeitas a alagamentos. Essa sugestão foi baseada em resultados de plantas cultivadas em condições controladas, submetidas as três disponibilidades hídricas, incluindo solo alagado.

A cv. Xaraés tem outras duas sinonímias, sendo também chamada de MG5 Vitória (referida posteriormente como MG5) e cultivar Toledo (ARGEL et al., 2007). Apresenta rápida rebrota, com taxa de crescimento das folhas nos períodos de água e seca, respectivamente, de 28,2 e de 9,8 kg ha⁻¹ dia⁻¹. Além disso, em solos de média fertilidade possui excelente desempenho no campo, sendo moderadamente resistente ao ataque da cigarrinha (VALLE et al., 2004).

Valores nutritivos da cultivar Xaraés foram analisados por Euclides et al. (2009), em estudo conduzido durante três anos consecutivos (de maio de 2001 a abril de 2004) em Campo Grande, MS. Nas folhas, avaliadas no pré-pastejo, foram verificados valores médios de 7,6% e 9,9% de proteína bruta, 50,8% e 50,5% de digestibilidade in vitro da matéria orgânica e 71,4% e 72,6% de fibra em detergente neutro, nos períodos seco e águas, respectivamente. No colmo, foi observado 4,1% e 5,0% de proteína bruta, 39,7% e 43,0% de digestibilidade in vitro da matéria orgânica e 79,7% e 79,8%, nos períodos de seca e águas. A taxa de lotação foi de 3,8 UA ha⁻¹ no período chuvoso e 1,4 UA ha⁻¹ no seco.

2.2.2 *Brachiaria* híbrida

Dentre as cultivares híbridas de *Brachiaria* (híbridos interespecíficos), tem-se aquelas provenientes de um programa de melhoramento iniciado em 1998 no Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), que combinou atributos desejáveis encontrados em acessos de *B. brizantha*, *B. decumbens* e *B. ruziziensis*. Destes progenitores, foram lançados três híbridos apomíticos: cv. Mulato, cv. Mulato II, cv. Cayman (BR02/1752) (PIZARRO et al., 2013) e, mais recentemente, cv. Cayman (GP0423).

A cv. Mulato II é adaptada às condições tropicais e subtropicais, sendo tolerante a períodos prolongados de seca, mas não resiste a solos alagados; requer solos de média a alta fertilidade e tolera a cigarrinha das pastagens; tem elevada produtividade de massa seca (10 a 27 t ha⁻¹ ano⁻¹), crescimento vigoroso, mantendo-se com alta proporção de folhas verdes durante todo o ano; tem rápida rebrota, florescimento tardio, fácil estabelecimento por sementes, alto teor de proteína e digestibilidade (ARGEL et al., 2007).

A adubação nitrogenada melhora a qualidade dessa forrageira, sendo a dose de 150 kg ha⁻¹ a que proporciona maiores porcentagens de proteína e menores teores de fibra em detergente ácido e fibra em detergente neutro, o que aumenta o valor nutricional e consumo dessa forragem. O corte a 0,40 ou 0,50 metro oferece a mesma produção de matéria seca, o que significa que ambas as alturas suportam a mesma taxa de lotação (MARQUES et al., 2017).

Conforme Pizarro et al. (2013), a cv. Cayman também apresenta muitas das qualidades de Mulato II, contudo, foi lançada pela boa tolerância ao encharcamento

do solo. Em um estudo conduzido em Tamaulipas, México, foi reportado que o rendimento acumulado de forragem em termos de matéria seca da cv. Cayman é alto e, estatisticamente, não se altera em função da idade de rebrota (4 semanas = 8,05 t ha⁻¹, 6 semanas = 8,74 t ha⁻¹ e 8 semanas = 9,36 t ha⁻¹) (GARAY et al., 2017).

No que tange a aspectos nutricionais em relação aos intervalos de corte, foi observado que a porcentagem de proteína bruta nas folhas (13,2%) e colmo (9,4%) da cv. Cayman é maior quando o corte é espaçado em 30 dias, comparado a cortes de 45, 60 e 90 dias. Esse intervalo de corte também proporciona os menores teores de fibra em detergente ácido nas folhas (26,2) e colmo (39,4) e fibra em detergente neutro nas folhas (51,9%) e colmo (61,4%) (HARE et al., 2013).

2.2.3 *Brachiaria humidicola*

A *B. humidicola* (Rendle) Morrone & Zuloaga é uma gramínea forrageira nativa de zonas de alta precipitação no leste e sudeste da África Tropical (CRISPIM; BRANCO, 2002). Fora de seu local de origem, *B. humidicola* é cultivada em países de clima tropical úmido da América Latina, ilhas do pacífico e Sudeste Asiático, além de regiões costeiras do norte da Austrália (VALLE et al., 2010).

A *B. humidicola* cv. Tully (Comum) é também denominada de capim agulha, quicuío da Amazônia e braquiária espetudinha (REIS et al., 2013). Essa cultivar é descrita como planta perene, tem crescimento estolonífero, com grande número de gemas rentes ao solo; apresenta estolões longos, duros, roxos e que se ramificam em novas plantas; rizomas de dois tipos: curtos, firmes e com catafilos glabros e coriáceos, e longos, finos e com nós originando novas plantas; o florescimento é concentrado e ocorre no início do verão (CRISPIM; BRANCO, 2002; VALLE et al., 2010).

Dentre as vantagens da *B. humidicola*, destaca-se sua rusticidade, boa produtividade em solos ácidos e de baixa e média fertilidade, baixa exigência em fósforo e cálcio, boa recuperação após queimadas, excelente cobertura do solo, além de suportar pastejo intenso (DIAS-FILHO, 2006b). Tem alta tolerância a solos encharcados, sendo uma opção de forragem para locais de acometimento da SMB (REIS et al., 2013).

Em termos de desvantagem, cita-se seu baixo valor nutritivo (VALLE et al., 2009). Além disso, menciona-se ainda a elevada dormência das sementes, o que

impede a germinação e emergência das plântulas no campo e, conseqüentemente, afeta o estabelecimento das pastagens (LIMA et al., 2015). Como forma de reduzir a intensidade da dormência, foi demonstrado que as sementes recém colhidas devem permanecer armazenadas por 6 a 9 meses, ou serem escarificadas com ácido sulfúrico, antes da semeadura (COSTA et al., 2011).

2.3 SÍNDROME DA MORTE DO BRAQUIARÃO (SMB)

A partir de 1994, nos Estados do Acre e Rondônia, começou a ser observado amarelecimento e murchamento, seguido da morte de touceiras de *B. brizantha* cv. Marandu. Em 1998, verificou-se a mortalidade de extensas áreas, de forma contínua e irrecuperável em diversos locais da região Centro-Oeste e Norte (TEIXEIRA NETO et al., 2000; VALENTIM et al., 2000). Ao conjunto de fatores que causaram essas alterações nas pastagens denominou-se Síndrome da Morte do capim Marandu ou Síndrome da Morte do Braquiário (SMB) (DIAS-FILHO, 2006a), embora não se restrinja somente à cv. Marandu. Como exemplo, tem-se a *B. brizantha* cv. La Libertad (MG4) que, em pastagens de solos encharcados na Costa Rica, morreu 7 meses após a semeadura (ARGEL; KELLER-GREIN, 1998) e a cultivar BRS Tamani (JANK et al., 2021), que apresenta os mesmos sintomas e não tolera solos encharcados. Na região Norte do Brasil, essa síndrome tornou-se uma das principais causas de degradação de pastagens (DIAS-FILHO, 2011).

Com base no zoneamento feito por Valentim et al. (2000), no Estado do Acre, foi identificado que apenas 19,6% da área total do Estado apresentava solos com características morfológicas adequadas às exigências da cv. Marandu. Nas demais áreas, foi verificado solos com baixa permeabilidade, que dificultava a drenagem no período chuvoso, sendo considerados inaptos ao cultivo dessa gramínea.

A SMB também foi relatada em áreas do Amazonas, Pará, Rondônia, Mato Grosso, Tocantins e Maranhão, estados que no período em que foi efetuada essa observação, abrigavam cerca de 42% das áreas de pastagens e 35% do rebanho bovino nacional (DIAS-FILHO; ANDRADE, 2005).

É importante salientar que a SMB não é resultado apenas do excesso de umidade no solo, mas também se manifesta pelo ataque de fungos patogênicos, os quais são favorecidos pela saturação de água e conseqüente queda de vigor da planta (DIAS-FILHO, 2005a; DIAS-FILHO, 2005b; PEDREIRA et al., 2019). Alguns agentes

bióticos com papel na etiologia da SMB foram identificados como patógenos de solo pertencentes, principalmente, aos gêneros *Pythium*, *Rhizoctonia* e *Fusarium* (MARCHI et al., 2006). Segundo Dias-Filho (2006b), a síndrome é resultante de respostas bioquímicas e fisiológicas da planta e das características biológicas, físicas e químicas do solo sob excesso de água.

Manzatto et al. (2014), ao analisarem áreas com SMB no Mato Grosso, sugeriram que além do excesso de umidade nos horizontes superiores do solo, a progressiva degradação dos solos em pastagens homogêneas, sem práticas de conservação, e com conseqüente perda da diversidade microbiológica, são fatores adicionais que contribuem para aumentar a susceptibilidade ao ataque de fungos do solo.

Por meio de um zoneamento de risco edáfico da SMB nas áreas antropizadas em todos os estados da Amazônia Legal, foi estimado que 14,65% da área utilizada pela agropecuária (8,4 milhões de hectares), o risco é extremamente alto e muito forte, em 13,36% é moderado (7,65 milhões de hectares), e em 71,99% dessa área (41,25 milhões de hectares) é muito baixo (MANZATTO et al., 2008). Com base nesse mesmo Zoneamento, verificou-se que cerca de 61% das pastagens do Acre estão localizadas em áreas de risco extremo e muito forte de ocorrência da síndrome. Conforme Manzatto et al. (2017), o Estado do Mato Grosso apresenta áreas com riscos distintos de ocorrência da síndrome: 27,2% muito forte; 2,28% forte; 6,64% moderado, 0,43% baixo e 63,47% muito baixo.

Outra situação em que a SMB acomete cerca de 60% das pastagens foi verificado no município de Alta Floresta, MT, por Silva et al. (2018). Com base em sensoriamento remoto, foi mostrado que até julho de 2016, esse município continha 134.792 hectares de pastagens afetadas pela SMB e 91.282 hectares estavam livres desse problema. Os autores ainda entrevistaram proprietários de uma amostra de 320 fazendas de gado, os quais relataram que 58,5% de suas pastagens estavam mortas ou morrendo, exigindo urgente renovação. Essas extensas áreas de pastagens acometidas pela SMB resultam em grande impacto negativo para a produção pecuária do Brasil, causando sérios prejuízos econômicos tanto para o produtor rural, quanto para o País (PEDREIRA et al. 2019).

Para atenuar o problema da SMB, uma das alternativas indicadas foi diversificação das pastagens, utilizando gramíneas tolerantes a este estresse. Assim, algumas forrageiras foram testadas e validadas para uso nas áreas acometidas pela

síndrome, a saber: *B. humidicola* cv. Tully e cv. BRS Tupi, capim tangola (*B. arrecta* x *B. mutica*), grama estrela roxa (*Cynodon nlemfuensis*), *P. maximum* cvs. Tanzânia e Mombaça, *Paspalum atratum* cv. Pojuca, *B. decumbens* cv. Basilisk (VALENTIM et al., 2004).

Do conjunto de gramíneas supracitadas, as estoloníferas se sobressaem, como no caso da *B. humidicola* que apresenta vários atributos para superar o período de estresse (CARDOSO et al., 2014). Entretanto, apenas quatro cultivares desta espécie estão registradas no Brasil (MAPA, 2022), porém nem todas possuem produção comercial de sementes. A grama-estrela roxa e o capim tangola também são estoloníferas e já foram testadas e validadas por pecuaristas quanto ao bom desempenho a solos com drenagem deficiente (ANDRADE; VALENTIM et al., 2006), porém seu plantio ocorre por meio de mudas, o que dificulta a adoção.

Outra gramínea destacada com bom desempenho à SMB é a cv. Xaraés. Em um estudo realizado no Acre, Andrade et al. (2003) analisaram dois acessos de *B. humidicola* e sete de *B. brizantha* em uma pastagem estabelecida em solo de baixa permeabilidade. Três anos após o plantio, foi constatado que apenas os acessos de *B. humidicola* e a Xaraés não haviam manifestado a síndrome. A cv. Marandu praticamente desapareceu das parcelas e todos os demais acessos de *B. brizantha* manifestaram o problema. Anteriormente, na Costa Rica, Zúñiga Pereira et al. (1998) avaliaram a capacidade de quatro genótipos de *Brachiaria* spp. em tolerarem solos alagados e inoculados com fungos patogênicos (*Pythium*, *Fusarium* e *Rhizoctonia*) isolados de pastagens com SMB. A *B. brizantha* cv. Marandu e CIAT 16322 demonstraram alta suscetibilidade, morrendo em função do ataque de fungos com solo saturado de água. A cv. Xaraés apresentou maior tolerância e a *B. dictyoneura* cv. Pasto Brunca não foi afetada pelos patógenos.

Pedreira et al., (2019) elencaram o grau de adaptação de espécies forrageiras às condições que causam a SMB. Segundo os autores, as gramíneas *B. humidicola*, grama estrela roxa, capim Tangola, capim Tannergrass, capim Pojuca possuem grau excelente e podem ser plantados sem restrições, mesmo em solos de alto risco de morte. Os capins BRS Zuri, Massai, Mombaça, Tanzânia e *B. decumbens* tem grau bom de adaptação à síndrome, mas devem ter o plantio evitado em áreas sujeitas ao alagamento temporário do solo. A cultivar Xaraés tem grau regular, devendo ser plantada somente em solos arenosos e bem drenados. BRS Quênia, BRS Tamani, Mulato II e MG4 foram descritas com grau ruim, podendo apresentar mortalidade,

mesmo em solos arenosos, durante períodos de chuvas intensas e a cultivar Marandu foi classificada como péssima, não sendo recomendada nem mesmo para solos arenosos.

É importante destacar que, apesar da SMB resultar da combinação de solos encharcados com ataque de fungos fitopatogênicos, a indicação de genótipos tolerantes a essa síndrome tem sido feita apenas com base na tolerância ao alagamento (DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO; 2008; SILVA et al., 2009; CARDOSO et al., 2013a), sem considerar o efeito biótico. Esses estudos são realizados em ambiente controlado com plantas cultivadas em vasos.

Em relação aos fungos patogênicos, Bourscheidt et al. (2021) relatam que há bactérias antagônicas capazes de controlar *Fusarium* spp. Segundo os autores, boas práticas culturais e de manejo do solo favorecem o aumento de populações bacterianas dos gêneros *Burkholderia*, *Bacillus*, *Brevibacillus* e *Streptomyces*, as quais são capazes de manter as populações de *Fusarium* spp. em uma quantidade suprimida, sendo uma forma de evitar ocorrência de doenças e a SMB.

2.4 MELHORAMENTO DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS PARA TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO DO SOLO

2.4.1 Demanda por forrageiras tolerantes a solos encharcados

Um dos maiores problemas que limitam a intensificação da pecuária em regiões tropicais da América é a degradação de pastagens em solos encharcados e/ou alagados (RAO et al., 2011). No Brasil, essa ocorrência vem sendo uma das principais causadoras de degradação das pastagens na região Norte e parte da região do Centro-Oeste, resultando em prejuízos à pecuária de corte e leite (DIAS-FILHO et al., 2019).

O alagamento do solo causa, em primeiro momento, o esgotamento de oxigênio nos órgãos das plantas (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008). Contudo, não é necessário a formação de lâmina d'água na superfície do solo, pois o encharcamento, por si só, preenche os macro e microporos do solo com água, sendo suficiente para reduzir a disponibilidade de oxigênio (DIAS-FILHO, 2005b). Devido à falta de oxigênio, a respiração radicular é impedida e a absorção de nutrientes passa a ser limitada

(COLMER; GREENWAY, 2011), o que resulta em crescimento reduzido e até mesmo em mortalidade.

Em áreas de pastagens, o excesso de água no solo pode ser causado naturalmente por períodos chuvosos intensos, má drenagem do solo, elevação sazonal do nível de rios e do lençol freático (DIAS-FILHO, 2005a). Além disso, o sobrepastoreio, a compactação do solo (que pode ser provocada pelo pisoteio do gado, trânsito de máquinas e impacto da água da chuva) e a degradação das pastagens podem diminuir significativamente a drenagem natural dos solos, tornando-os sujeitos a períodos intermitentes de inundação ou alagamento (RAO et al., 2011).

Solos mal drenados são encontrados em cerca de 11,3% das terras agrícolas na América Latina, onde a fisiografia promove inundações, lençóis freáticos elevados ou alagamento (WOOD et al., 2000). Segundo Cardoso et al. (2013a), esse problema é intensificado quando se considera as mudanças climáticas extremas, que contribui para ocorrência de fortes precipitações e, conseqüentemente, em aumento de áreas alagadas.

Conforme Cardoso et al. (2013a), na América Latina tropical há 6,3 milhões de quilômetros quadrados (630 milhões de hectares) de áreas adequadas ao plantio de gramíneas de *Brachiaria* que irão passar mais dias alagadas durante o ano, entre 2020 e 2050. Os autores indicaram genótipos de *Brachiaria* promissores para essas áreas, mas também sugerem que triagens adicionais são necessárias para identificar novos materiais genéticos com elevado potencial produtivo mesmo sob alagamento do solo.

Das áreas consideradas adequadas ao plantio de gramíneas de *Brachiaria*, descritas no estudo de Cardoso et al. (2013a), grande parte estão presentes no trópico úmido da Amazônia, o que torna o desenvolvimento de gramíneas forrageiras tolerantes a solos encharcados ainda mais necessário. A relevância desse fato se dá principalmente em função dos solos com drenagem imperfeita e da alta intensidade de chuvas do inverno amazônico que contribuem fortemente para SMB (PEDREIRA et al., 2019).

2.4.2 Melhoramento genético

No Brasil, as metas do melhoramento de gramíneas forrageiras tropicais têm sido aumentar a produtividade e a qualidade de forragem, uma vez que essas plantas,

em geral, apresentam ampla adaptação. Além disso, devido às eminentes mudanças climáticas, a seleção de genótipos para condições e usos específicos, como tolerância a estresses de seca e alagamento deve aumentar (JANK et al., 2011).

O melhoramento para tolerância ao alagamento envolve, em primeiro momento, o estudo de modificações morfológicas, anatômicas e vias metabólicas. Esse conhecimento deve permitir que os melhoristas se concentrem em mecanismos adaptativos específicos e descubram a base genética implícita para características de tolerância, que posteriormente podem ser usadas para aperfeiçoar a tolerância de uma cultura ao alagamento (MUSTROPH, 2018).

Outro requisito básico é a variabilidade genética existente em uma espécie ou em espécies correlatas que são capazes de se inter cruzar (AMABILE et al., 2018). Visando identificar mecanismos de tolerância a solos alagados e selecionar forrageiras com boa aptidão a esse estresse, estudos evidenciaram variabilidade entre genótipos de gramíneas (DIAS-FILHO, 2002; RAO et al., 2007; CAETANO; DIAS-FILHO; 2008; SILVA et al., 2009; CARDOSO et al., 2014; CURBERA et al., 2017a; JIMÉNEZ et al., 2017; DIAS-FILHO et al., 2018; DIAS-FILHO, LOPES, 2019).

Características como perfilhamento (PLOSCHUK et al., 2017; DIAS-FILHO, LOPES, 2019), número de folhas e conteúdo de clorofila (CARDOSO et al., 2013b), taxa de alongamento foliar (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000), produção de raízes adventícias (raízes formadas em órgãos acima do solo) (DIAS-FILHO, 2002), produção de biomassa seca (RAO et al., 2007), produção de aerênquimas (espaços intercelulares que permite o transporte de O₂) radicular e em estruturas aéreas (CARDOSO et al., 2013a; JIMÉNEZ et al., 2015b) foram usadas para verificar tolerância ao encharcamento do solo em gramíneas forrageiras, por serem bons indicadores na identificação de variabilidade genética.

Além da variabilidade genética, o local para avaliação dos genótipos é de grande relevância. A maioria dos estudos que visam verificar tolerância ao alagamento do solo em gramíneas forrageiras tropicais são feitos em condições controladas com plantas cultivadas em vasos (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; CARDOSO et al., 2013a; CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014; JIMÉNEZ et al., 2015b). Conduzir pesquisas em ambiente protegido tem a vantagem do monitoramento da água disponibilizada para as plantas; auxilia a imposição de fatores como duração, intensidade e severidade do estresse, otimizando tempo, espaço e permitindo determinar metodologias adequadas para

avaliações das plantas (LISAR et al., 2012). No entanto, as respostas das plantas em ambiente controlado devem ser analisadas com cautela, pois não refletem exatamente o que ocorre em condições de campo (ZOU et al., 2014).

No CIAT, há um programa de melhoramento de *Brachiaria* que a mais de duas décadas vem usando seleção recorrente para combinar produtividade de forragem com resistência a fatores de estresse abióticos e bióticos, incluindo o alagamento do solo (JIMÉNEZ et al., 2017). Nesse sentido, um método de *screening* baseado em características morfológicas e fisiológicas para avaliar a tolerância ao alagamento em espécies de *Brachiaria* foi desenvolvido (RAO et al., 2007). A triagem é realizada com solo em sistema de vaso duplo com saco plástico entre os vasos para evitar vazamento de água, mantendo uma lâmina de água de 3 cm sobre o solo durante 21 dias. As plantas alagadas são comparadas com plantas controle, cultivadas na capacidade de campo (capacidade de vaso). A capacidade de campo representa a quantidade de água retida pelo solo depois que o excesso é drenado livremente, favorecendo maior absorção de água e nutrientes pelas plantas (ESPINDULA NETO; SILVA, 2007).

Por meio do método o método CIAT, vários acessos de germoplasma e híbridos foram avaliados sob 2 níveis de fertilidade (alta e baixa), quanto ao desenvolvimento de aerênquima, proporção de biomassa de folhas verdes em relação a biomassa total da folha e índice SPAD (CARDOSO et al., 2013a).

Com a finalidade de contribuir para o desenvolvimento de procedimentos de triagens eficientes para avaliar a tolerância ao encharcamento do solo, Cardoso et al. (2014) avaliaram respostas morfológicas e verificaram a existência de variação intraespecífica entre 12 acessos de *B. humidicola*. Foi observada variabilidade entre os acessos para número de folhas, massa seca da parte aérea e raiz, número de raízes nodais (raízes “principais” que emergem do nó abaixo da superfície do solo), comprimento da raiz em profundidade e para as proporções massa seca da raiz lateral em relação ao peso total da raiz e entre comprimento da raiz lateral em relação ao comprimento total da raiz.

Além das características supracitadas, o programa de melhoramento de *Brachiaria* do CIAT vem selecionando genótipos para cultivos em solos com drenagem deficiente com base em critérios relacionados ao sistema radicular. É o caso da cv. Xaraés (CIAT 26110), que sob alagamento apresentou aerênquima no córtex de raízes nodais e em raízes adventícias a partir dos nódulos inferiores (CIAT, 1997).

Cardoso et al. (2009) avaliaram diferenças fenotípicas na formação de aerênquima entre seis genótipos de *Brachiaria*: dois acessos de *B. humidicola* (CIAT 679 - cv. Tully e CIAT 6133 - cv. Llanero), duas cultivares de *B. brizantha* (cv. Toledo e cv. Marandu), *B. ruziziensis* e *Brachiaria* híbrida cv. Mulato II. Foi constatado que todas as gramíneas responderam ao alagamento aumentando a formação de aerênquima radicular, mas a cv. Tully e a cv. Llanero foram as mais promissoras. Resultados vantajosos para a cv. Tully também foram verificados por Jiménez et al. (2015b).

Cardoso et al. (2013b) avaliaram características morfoanatômicas em 12 acessos de *B. humidicola* sob solo alagado e não alagado. Um acesso (CIAT 26570) se destacou dos demais pela maior proporção de aerênquima na raiz e parte aérea e aumento no número de raízes nodais. O aumento destes atributos foi relacionado com raízes mais longas, menor redução na massa seca das raízes e aumento no crescimento de perfilhos. Para Jiménez et al. (2015b), a abordagem de melhoramento baseada em características morfológicas e anatômicas pode ter mérito sobre o cruzamento para rendimento *per se*, pois, aumentaria o ganho genético para tolerância ao alagamento.

Jiménez et al. (2020) conduziram um estudo destinado a identificar características radiculares a serem usadas para selecionar gramíneas de *Brachiaria* tolerantes ao encharcamento. Os genótipos tolerantes apresentaram maior proporção de aerênquima e redução da área do estelo (cilindro vascular) nas seções transversais das raízes, raízes mais profundas, ângulo radicular mais acentuado e maior biomassa radicular, o que, por sua vez, permitiu maior biomassa da parte aérea. O comprimento total da raiz teve influência positiva mais forte na massa seca da parte aérea e proporção de aerênquima e, portanto, foi indicado para substituir esses atributos no processo de seleção de genótipos de *Brachiaria* tolerantes ao encharcamento.

O programa de melhoramento de *Brachiaria* do CIAT também indicou análises de fenotipagem não destrutivas como uma abordagem capaz de selecionar genótipos tolerantes a solos encharcados (JIMÉNEZ et al., 2017). O processamento de imagem discriminou folhas verdes e folhas mortas e foi correlacionado com desempenho da planta em condições de encharcamento. Além disso, o índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI) foi bem correlacionado com altura da planta, sendo indicado como uma medida complementar para selecionar genótipos forrageiros sob

alagamento. Ambas as abordagens foram sugeridas para monitorar mudanças no crescimento e senescência das forragens sob condições de encharcamento.

A avaliação e identificação de genótipos forrageiros tolerantes a solos alagados também vêm sendo realizadas em pesquisas da Embrapa, principalmente, em estudos com plantas avaliadas em vasos. Em um trabalho precursor, Dias-Filho e Carvalho (2000) avaliaram três espécies de *Brachiaria* em vasos com solo alagado e não alagado. Foi concluído que *B. brizantha* cv. Marandu tem baixa tolerância ao alagamento, *B. decumbens* cv. Basilisk é moderadamente tolerante e *B. humidicola* cv. Tully tem alta tolerância. Dentre os caracteres avaliados, os autores destacaram taxa de alongamento foliar por ser uma medida não destrutiva, não invasiva e por ser um mecanismo de detecção precoce de tolerância relativa ao alagamento. Fotossíntese líquida, condutância estomática, taxa de crescimento relativo e alocação de biomassa para as raízes também foram diretamente relacionadas com tolerância ao alagamento.

Por meio de respostas fisiológicas e morfológicas, Dias-Filho (2002) avaliou cinco genótipos de *B. brizantha* (cv. Marandu, BRA003441, BRA002844, BRA004308 e BRA004391) em vasos sob condições alagadas e bem drenadas por 14 dias e detectou que o BRA004391 (cv. Arapoty) teve maior tolerância relativa ao estresse. Da mesma forma, Caetano e Dias-Filho (2008) após avaliarem respostas morfofisiológicas em seis genótipos de *Brachiaria* spp. cultivados em vasos com solo alagado e não alagado por 20 dias, também verificaram que apenas a cv. Arapoty demonstrou maior tolerância relativa. Esse genótipo não apresentou redução na fotossíntese, transpiração, condutância estomática, massa seca da raiz e taxa de crescimento relativo.

Dias-Filho et al. (2018) analisaram a tolerância de dez híbridos de *B. decumbens* (B001, R041, R120, S013, S016, T016, X009, X019, X044 e X079) ao excesso de água no solo, por meio de plantas cultivadas em vasos com solo alagado e bem drenado, durante 30 dias. Dois híbridos (R041 e X019) foram identificados com maior tolerância relativa ao alagamento com base no vigor, massa seca da parte aérea, altura da planta e raízes adventícias.

Em um estudo conduzido por Dias-Filho e Lopes (2019), cultivares de *B. humidicola* (cv. Tully e cv. Llanero) e a cv. Marandu de *B. brizantha* foram avaliadas em vasos preenchidos com solo alagado e não alagado. As cultivares Tully e Llanero foram mais tolerantes ao alagamento, porém, diferiram entre si no grau de tolerância.

Llanero foi menos afetada pelo alagamento do solo em aspectos produtivos importantes, como produção de folhas, colmos e raízes, sendo classificada como mais tolerante ao estresse.

Em uma pesquisa conduzida em casa de vegetação na Embrapa Gado de Corte, foi verificada variabilidade entre quatro acessos (PM11, PM34, PM40 e PM45) e três cultivares (cv. Massai, cv. Mombaça e cv. Tanzânia) de *P. maximum* quanto à tolerância ao alagamento do solo. O PM45 foi posteriormente lançado como cv. BRS Tamani (JANK et al., 2021). As cultivares Massai e Mombaça e os acessos PM11 e PM34 foram os genótipos mais tolerantes com base na biomassa da parte aérea e raiz e na taxa de crescimento relativo da parte aérea e raiz (SILVA et al., 2009).

Oliveira et al. (2022), avaliaram cinco genótipos de *P. maximum* (B55, C10 e PM30, cv. Massai e cv. BRS Tamani) sob diferentes disponibilidades hídricas (20%, 40%, 60%, 100% e 140% da capacidade de vaso) e verificaram, independentemente do genótipo avaliado, que o déficit hídrico prejudicou fortemente todos os caracteres avaliados. Por outro lado, as maiores umidades no solo não afetaram o perfilhamento, massa seca da raiz e massa seca total. Caracteres como massa seca de folhas, massa seca do colmo, massa seca da parte aérea e material morto seco foram levemente prejudicados pela condição hídrica de maior umidade (140%). Com base nisso, os autores concluíram que os genótipos avaliados foram, em geral, mais tolerantes ao estresse hídrico por alagamento do que ao déficit hídrico.

Na Embrapa Acre, Curbera et al. (2017a), em um período de seis meses (entre novembro/2016 e maio/2017, período de chuva na Amazônia Ocidental), estudaram o desempenho de dez genótipos de *P. maximum* sob pastejo em solos com drenagem deficiente. Com base nas características altura, vigor e número de touceiras vivas foram verificados resultados promissores em seis genótipos (B16, B55, C53, K192, Mombaça e T108), os quais apresentaram média de touceiras vivas acima de 95%, no final do período avaliado. Nota-se ainda que os genótipos mais altos, avaliados no pré-pastejo foram também os mais vigorosos e os que tenderam a apresentar uma melhor adaptação ao solo com drenagem deficiente (CURBERA et al. 2017b).

2.5 TÉCNICAS DE DETERMINAÇÃO DA CAPACIDADE DE CAMPO

O solo é o reservatório natural de água para as plantas. Essa água armazenada e disponível para as plantas está compreendida entre a capacidade de campo e o

ponto de murcha permanente. A capacidade de campo representa a quantidade de água retida pelo solo depois que o excesso é drenado livremente (ESPINDULA NETO; SILVA, 2007). Sua determinação tem sido usualmente realizada em laboratório. Essa condição de umidade favorece maior absorção de água e nutrientes pelas plantas. O ponto de murcha permanente corresponde ao limite inferior de água disponível para as plantas, sendo a força de retenção que o solo exerce sobre a água maior que a capacidade que a planta tem de absorvê-la. Tal condição de umidade restringe severamente a absorção de água pelas plantas, que morrerão se não houver reposição da água no solo (ESPINDULA NETO; SILVA, 2007).

Os estudos que avaliam os efeitos do estresse hídrico em plantas cultivadas em vasos, determinam os tratamentos a partir de uma evapotranspiração de referência (capacidade total de retenção de água), a qual é estabelecida a 100% da capacidade de campo (BONFIM-SILVA et al., 2011; BONFIM-SILVA et al., 2015; MAHAJAN et al., 2020). Segundo Casaroli e Van Lier (2007), em estudos com plantas cultivadas em vasos utiliza-se frequentemente o termo “capacidade de vaso” ao se referir ao conceito de capacidade de campo. Os autores relataram que solo no vaso difere do solo em posição natural em vários aspectos: o vaso normalmente é preenchido com solo peneirado; a altura do vaso é inferior à de um perfil de solo normal; não há sequência de horizontes e nem potencial matricial no solo em vaso, como é o caso de um solo na sua posição natural. Por essas razões, valores diferentes são esperados para a capacidade de vaso, mesmo havendo uma composição material idêntica.

Há vários critérios para o estabelecimento da capacidade de vaso (CV). Casaroli e Van Lier (2007) analisaram três formas de estimar a CV: (1) taxa de decréscimo do teor de água, (2) tempo decorrido e (3) pelo teor de água nos potenciais matriciais de -3,4 m (solo argiloso) e -1,0 m (solo de textura média). Foi concluído que estimar a capacidade de vaso com base em valores “tradicionais” de potencial matricial (-3,4 ou -1,0 m) ou de tempo de drenagem (24h, 48h e 72h) não é recomendável.

A CV também é verificada pelo método gravimétrico (BONFIM-SILVA et al., 2011; BONFIM-SILVA et al., 2015). Pelo método gravimétrico, vasos (em triplicata) são preenchidos com terra seca ao ar, pesados e colocados em bandejas plásticas. Adiciona-se água até dois terços da altura dos vasos, para que a mesma sature o solo por capilaridade. Após saturação do solo, os vasos são retirados da bandeja e

colocados sobre um suporte para se observar a drenagem da água. Ao cessar a drenagem, os vasos são novamente pesados e, por diferença entre solo saturado e solo seco, obtém-se a capacidade de vaso (BONFIM-SILVA et al., 2011).

Por meio de gravidade, Mahajan et al. (2020) também determinaram a CV, porém com algumas particularidades. Os autores preencheram três vasos com solo e mistura de envasamento (2:1), seguido de saturação com água distribuída homogeneamente sobre o substrato. Os vasos foram cobertos com tampa e deixados escorrer livremente por 48h. Em seguida, retirou-se amostras de 300 g da mistura de envasamento de cada vaso. As amostras foram pesadas (peso úmido, X) antes de serem secas em estufa (90 °C por 72h) e pesadas novamente após a secagem (peso seco, Y). A CV foi então calculada usando a fórmula $(X - Y) * 100 / Y$.

Outra forma de conduzir experimentos de estresse hídrico em vasos, ocorre pela medição da massa de água com dispositivos coletores conectados a um transdutor de pressão calibrado, a qual é capaz de controlar a evapotranspiração de cada tratamento (WIJEWARDANA et al., 2018; WIJEWARDANA et al., 2019). Tensiômetros são também usados para monitorar diferentes condições hídricas por meio de pressão de água no solo dentro de vasos (SILVA et al., 2020a).

2.6 RESPOSTAS DAS PLANTAS A SOLOS ALAGADOS

Assim como os animais, as plantas são seres aeróbicos obrigatórios, porém, por não terem mobilidade, as plantas tiveram que desenvolver respostas adaptativas para lidar com episódios de excesso de água no solo, que incluem alterações morfológicas, fisiológicas, anatômicas, bem como modificações nos processos bioquímicos e metabólicos (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; MOLLARD et al., 2008; SAIRAM et al., 2009; YAMAUCHI et al., 2014; TAKAHASHI et al., 2015; STEFFENS; RASMUSSEN, 2016; HU et al., 2018). Comumente, tais alterações são provenientes de condições hipóxicas (situação em que as concentrações de O₂ encontra-se abaixo da normalidade), tendo em vista que na anóxia, o O₂ é completamente ausente (SASIDHARAN et al., 2017), sendo impossível que tal condição ocorra em tecidos vegetais onde a fotossíntese e a respiração são processos metabólicos fundamentais (SMITH; DUKES, 2013).

A hipóxia induz a formação de produtos tóxicos, com a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Em cevada, foi observado que a deficiência de oxigênio

nas raízes promoveu acúmulo de superóxido (O_2^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e de radicais de hidroxila (OH^\cdot) nas folhas, os quais causaram danos aos cloroplastos e outros constituintes celulares (YORDANOVA et al., 2004). Bor et al. (2003) relataram que a oxidação inclui danos como degradação de lipídeos, desnaturação de proteínas e alterações nas estruturas dos ácidos nucleicos. Segundo Moller et al. (2007), com o prolongamento do estresse, os vegetais passam a produzir enzimas específicas, tais como superóxido dismutase, ascorbato peroxidase e catalase, as quais atuam na eliminação de EROs.

A privação de oxigênio, em plantas sob solo alagado, induz à expressão de vários genes, como aqueles relacionados à degradação das reservas, glicólise e fermentação, com o objetivo de manter o metabolismo energético e garantir a sobrevivência durante os períodos de alagamento (VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015). Com a ativação do metabolismo anaeróbico, a síntese de energia (ATP) decai drasticamente, resultando no desencadeamento de outras séries de respostas (KUMUTHA et al., 2008; SAIRAM et al., 2009).

A falta de energia causada pela hipóxia é um dos problemas graves enfrentados pelas plantas sob alagamento (LORETI et al., 2016). Em solo cultivado, a concentração de O_2 dissolvido na água é geralmente de aproximadamente $0,23 \text{ mol m}^{-3}$, enquanto em condições alagadas, a concentração de O_2 dissolvido na água é inferior a $0,05 \text{ mmol m}^{-3}$ (PAN et al., 2021). A taxa de difusão de O_2 em solo alagado é apenas 1/10.000 daquela no ar. Essa restrição de oxigênio, leva à inibição da respiração mitocondrial, com conseqüente queda na produção de energia (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; LIMAMI et al., 2014). Para lidar com a escassez de energia e obter as quantidades necessárias de ATP para sustentar a vida, as plantas aceleram a glicólise e a fermentação do etanol (BAXTER-BURRELL et al., 2002).

Na glicólise, o piruvato acumulado pode ser usado para fermentação anaeróbica. A fermentação do piruvato garante energia produzindo ácido láctico via lactato desidrogenase (LDH) ou via piruvato descarboxilase (PDC), transformando o piruvato em acetaldeído, que é então reduzido a etanol pela álcool desidrogenase (ADH) (CARUSO et al., 2012; BORELLA et al., 2019). ADH e PDC desempenham papéis fundamentais na via de fermentação do etanol, e sua atividade é geralmente considerada como um dos índices importantes que refletem a tolerância das plantas ao alagamento (PAN et al., 2021). Plantas tolerantes ao alagamento podem melhorar a taxa de fermentação do etanol regulando a expressão de ADH, PDC e outros genes

enzimáticos relacionados, que podem fornecer temporariamente energia para o crescimento de plantas sob alagamento (ZHANG P. et al., 2017). Portanto, a fermentação é um processo necessário do metabolismo energético sob alagamento, como mostrado pela expressão regulada de genes de ADHs e PDCs do metabolismo anaeróbico em pepino, algodão e soja (KOMATSU et al., 2011; XUEWEN et al., 2014; ZHANG et al., 2015).

Um dos principais mecanismos para a manutenção dos processos fisiológicos básicos dentro da planta, visando tolerância a períodos de alagamento do solo, é garantir que o transporte interno de oxigênio entre a parte não submersa até a submersa (geralmente da parte aérea às raízes) não seja prejudicado ou paralisado (ARMSTRONG et al., 1994). Os processos que melhoram a ventilação das partes submersas da planta, envolvem um módulo impulsionado pelo etileno e pela giberelina que regulam o desenvolvimento de estruturas, como raízes adventícias e aerênquimas (VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2015). Estudos mostraram que o precursor de etileno exógeno ou de ethephon estimulam fortemente a formação de aerênquima em raízes de plantas de milho (TAKAHASHI et al., 2015) e trigo (YAMAUCHI et al., 2014). O ácido abscísico e a citocinina também atuam como sinalizadores em resposta à baixa disponibilidade de oxigênio (DAT et al., 2004).

Aerênquima é um tecido parenquimático caracterizado pela presença de grandes espaços intercelulares, cujas principais funções envolvem a troca de gases em raízes e caules submersos, além de melhorar a flutuabilidade em ambientes aquáticos (CUTLER et al., 2011). Há dois tipos principais de aerênquima que desempenham a mesma função: aerênquima esquizógeno ou constitutivo, formado por separação das células sem haver morte celular, o qual faz parte do desenvolvimento normal das plantas, mesmo em níveis adequados de oxigênio; e aerênquima lisígeno ou indutivo, formado pela morte das células do caule e das raízes, que ocorre por meio de um processo bioquímico desencadeado pela falta de oxigênio em condições de solo alagado (EVANS, 2003). Um terceiro tipo, denominado de aerênquima expansivo é resultante da divisão e alargamento celular através de células previamente ligadas, sem que haja separação ou morte da estrutura (BAILEY-SERRES e VOESENEK, 2008).

Outra estrutura desenvolvida em plantas sob excesso de água no solo, são as raízes adventícias que, além auxiliarem na captação de O₂, também favorecem a

absorção de nutrientes e água, contribuindo com a adaptação das plantas a condições de alagamento (COLMER; GREENWAYION, 2011).

Para suportar a água em demasia, a maioria das plantas adaptadas a ambientes inundados desenvolvem lenticelas hipertróficas (regiões abertas da periderme) a fim de permitir o intercâmbio gasoso entre o interior da planta e o ambiente externo (TAIZ et al., 2017). Lenticelas são formas importantes de adaptação ao alagamento do solo em leguminosas herbáceas (SHIMAMURA et al., 2010), que surgem nos primeiros dias de estresse em plantas de *Arachis pintoi* (DIAS-FILHO et al., 2019).

Plantas crescendo em solos alagados possuem maior dificuldade para absorção de água, o que pode resultar em déficit hídrico (KOZLOWSKI, 1997). Isso ocorre devido à baixa taxa de respiração, em resposta às condições anaeróbicas impostas pelo alagamento, resultando em aumento do pH intracelular que, conseqüentemente, funciona como sinalização para que as aquaporinas reduzam a condutância nas células da raiz (TAIZ et al., 2017).

Outra consequência é a redução do crescimento radicular. Ao contrário do que ocorre em plantas sob déficit hídrico, onde as raízes tendem a crescer até alcançar as zonas mais úmidas e profundas do solo (PEZZOPANE et al., 2015; SANTOS et al., 2013), as raízes das plantas em condições de ambiente encharcado tornam-se rasas (SINGH, 2015).

2.7 RESPOSTAS DAS GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS SOB SOLO ALAGADO

O alongamento foliar é afetado pela hipóxia do solo. Genótipos de *B. brizantha* apresentam tolerância baixa ou relativa ao excesso de umidade no solo, sendo o crescimento das folhas uma das características prejudicadas (DIAS-FILHO 2002). No estudo de Dias-Filho e Carvalho (2000), a taxa de alongação foliar foi reduzida em *B. brizantha*. Por outro lado, *B. decumbens* e *B. humidicola* foram eficientes, mantendo o crescimento foliar das plantas alagadas no mesmo nível das plantas cultivadas em solo bem drenado. Alongamento de lâmina foliar também ocorre em *B. mutica* como medida de ajuste para tolerar o alagamento (MATTOS et al., 2005).

Silva et al. (2009) reportaram que genótipos de *P. maximum* indicados como promissores ao cultivo em solos de baixa permeabilidade, sujeitos a alagamento

temporário, contornaram o período de estresse sem reduzir a biomassa e o crescimento das raízes (medido com base na taxa de crescimento relativo).

No capim-rabo-de-rato (*Hymenachne amplexicaulis*), gramínea descrita como tolerante a solos saturados por água (GORDON; FEO, 2007), os aparatos de tolerância ao alagamento do solo estão fundamentados na capacidade em rapidamente alongar colmos, formar raízes adventícias e aumentar o conteúdo de aerênquima nos tecidos das hastes, folhas e raízes (KIBBLER; BAHNISCH, 1999).

O aumento no tecido aerenquimatoso na raiz e bainha das folhas, maior taxa de extensão foliar e de alongamento de perfilhos são conjuntos de respostas morfoanatômicas de *Paspalum dilatatum* para superar períodos longos de alagamento no pampa da Argentina (INSAUSTI et al., 2001; VASELLATI et al., 2001).

O *Panicum coloratum* desenvolve aerênquima radicular constitutivo acima de 20% (IMAZ et al., 2012). Tal capacidade lhe permite manter o crescimento mesmo quando o período de alagamento é prolongado (IMAZ et al., 2015).

Nas gramíneas *Paspalum modestum* e *Potamogeton wrightii*, típicas de ambientes alagados, a produção de aerênquima acontece no parênquima cortical das raízes, rizomas e colmos, e no mesofilo das lâminas foliares, tanto em plantas alagadas como nas não alagadas. No entanto, o alagamento do solo estimula a formação adicional de aerênquimas em ambas as espécies, mas, com respostas contrastantes para os diferentes órgãos (FABBRI et al., 2005).

B. brizantha cv. Xaraés suporta a deficiência de oxigênio em solos alagados por meio do desenvolvimento de aerênquima no córtex radicular e de raízes adventícias a partir dos nós existentes na parte inferior da planta (CIAT, 1997).

Outra alteração para suportar solos encharcados é o acúmulo de raízes seminais (também descritas como raízes laterais) acima da superfície do solo, ajuste considerado vantajoso a essa condição estressante (DIAS-FILHO, 2002). Contudo, as mudanças na proporção de raízes seminais também ocorrem nas camadas superficiais do solo. Cardoso et al. (2014) verificaram que, em acessos *B. humidicola* cultivados em solos bem drenados, as raízes laterais foram distribuídas de maneira relativamente proporcional à medida que se aprofundavam no solo. Por outro lado, no solo alagado, mesmo limitando o crescimento radicular a uma profundidade de 30 cm, os acessos tenderam a firmar o crescimento das raízes laterais nos 10 cm superiores do solo em direção à superfície.

Paspalum regnellii, frente a solos com lâmina de água, comporta-se de forma semelhante à *B. humidicola* (espécie tolerante), mas tem crescimento radicular muito superior, tanto acima (raízes adventícias) como abaixo do solo (MATTA et al., 2013). Isso mostra que, embora as espécies promovam tolerância similar, as alternativas utilizadas para superar o estresse ambiental são contrastantes.

Anatomicamente, a *B. humidicola* desenvolve aerênquima nas raízes sob condições de boa drenagem e a característica é aumentada ainda mais em condições de alagamento (CARDOSO et al., 2010; CARDOSO et al., 2013a; JIMÉNEZ et al., 2015b). Além das raízes, o ajuste na produção de aerênquima em *B. humidicola* também ocorre nas bainhas foliares e entrenós de estolões e podem auxiliar a ventilação de gases entre raízes e parte aérea em condições de solo alagado (CARDOSO et al., 2013b).

Jiménez et al. (2015b), além de relatarem elevadas alterações aerenquimatosas nas raízes de *B. humidicola*, descreveram que a tolerância desta espécie é também regulada pela redução da área de estelo e aumento da deposição de suberina na exoderme da raiz em combinação com aumento do sistema antioxidante não enzimático no tecido foliar. Como o consumo de oxigênio na raiz é maior no estelo, a redução dessa estrutura combinada com maior formação de aerênquima deve melhorar a aeração interna e reduzir o consumo de O₂ ao longo das raízes (AGUILAR et al., 2003). Esse tipo de resposta também foi descrito em *B. humidicola* por Cardoso et al. (2013b) e relatado como contributivo para a tolerância ao alagamento em outras gramíneas (MCDONALD et al., 2002).

O aumento de suberina na exoderme da raiz é mencionado como uma barreira física para conter a perda do oxigênio radial (KOTULA et al., 2009), melhorando a difusão longitudinal desse gás para a raiz apical (MCDONALD et al., 2002), o que contribui para melhorar a tolerância ao alagamento (ABIKO et al., 2012; MANZUR et al., 2015).

Além de evitar a perda do oxigênio radial, o aumento da suberina na exoderme radicular também foi relatado como uma barreira para impedir a entrada excessiva de ferro na zona apoplástica das raízes de *B. humidicola*, conforme relatado em Jiménez et al. (2021). Segundo esses autores, o aumento da suberina na exoderme da raiz é uma importante modificação, pois quando o solo se encontra em condições hipóxicas há aumento na quantidade de ferro e manganês, os quais podem atingir concentrações tóxicas para as plantas.

Conforme comentado, o aumento do sistema antioxidante não enzimático do tecido foliar de *B. humidicola* auxiliou a suportar o alagamento, sendo o acréscimo dos compostos polifenóis um resultado do sistema de aeração superior que manteve a absorção de nutrientes e água em condições de solo alagado. Além disso, o aumento nos compostos polifenóis foi associado com a manutenção do aparato fotossintético, já que não houve redução no teor de clorofila foliar e eficiência fotossintética (JIMÉNEZ et al., 2015b). Os polifenóis são compostos doadores de elétrons com a capacidade de estabilizar espécies reativas de oxigênio como o oxigênio singlete (BLOKHINA et al., 2003), o que neutraliza o dano oxidativo em plantas alagadas (BAI et al., 2010).

O encharcamento do solo em gramíneas forrageiras também influencia na fisiologia fotossintética e metabolismo de sacarídeos e aminoácidos. Ramos et al. (2011) verificaram respostas morfológicas e metabólicas em plantas de *B. brizantha* e *Paspalum fasciculatum*, submetidas a 21 dias de alagamento. Em *B. brizantha*, o alagamento reduziu a taxa fotossintética e aumentou os teores de açúcares solúveis totais nas folhas e raízes, açúcares redutores e amido nas folhas e aminoácidos nas raízes. Por outro lado, em plantas alagadas de *P. fasciculatum*, a fotossíntese, o amido e os aminoácidos foram mantidos em níveis normais, mas houve acúmulo de açúcares solúveis totais somente nas raízes. Com base nisso foi argumentado que a eficiência fotossintética em gramíneas cultivadas sob solos alagados também está relacionada a mecanismos não estomáticos, pois o acúmulo de amido e açúcares nas folhas provoca inibição da fotossíntese por *feedback inhibition* (LIAO; LIN, 2001). O aumento de aminoácidos em decorrência da deficiência de oxigênio pode resultar da degradação das proteínas (REGGIANI et al., 2000).

Os mecanismos fisiológicos de fotossíntese também são influenciados por fatores estomáticos. Ploschuk et al. (2017) verificaram que a redução do desempenho de espécies sensíveis (*Dactylis glomerata* e *Bromus catharticus*) a solos alagados foi resultado da baixa eficiência fotossintética a qual esteve acompanhada de um significativo decréscimo na condutância estomática, o que não ocorreu nas gramíneas tolerantes *P. aquatica* e *F. arundinacea*. No estudo foi observado que plantas alagadas de *F. arundinacea* tiveram baixo desenvolvimento do sistema radicular (em relação ao controle); entretanto, a quantidade de raiz produzida foi suficiente para manter certo nível de funcionamento (por exemplo, absorção de água), pois nenhum efeito na fisiologia da folha foi registrado.

É importante destacar que em gramíneas que não são típicas de ecossistemas inundados, mas que são reconhecidamente tolerantes ao excesso de água no solo, esse estresse pode reduzir o desempenho das plantas. Por exemplo, estudos com *B. humidicola* e com gramíneas de região temperada mostraram que, mesmo quando as plantas apresentam boas condições em situação de estresse, o impacto da hipóxia pode reduzir a biomassa por planta entre 20% a 30% (CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014; IMAZ et al., 2015).

REFERÊNCIAS

- ABIKO, T. KOTULA, L.; SHIONO, K.; MALIK, A. I.; COLMER, T. D.; NAKAZONO, M. Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*). **Plant Cell Environ**, v. 35, n. 3, p. 1618-1630, 2012.
- AGUILAR, E. A.; TURNER, D. W.; GIBBS, D. J.; ARMSTRONG, W.; SIVASITHAMPARAM, K. Oxygen distribution and movement, respiration and nutrient loading in banana roots (*Musa* spp. L.) subjected to aerated and oxygen-depleted environments. **Plant and Soil**, v. 253, n. 1, p. 91-102, 2003.
- AMABILE, R. F.; VILELA, M. S.; PEIXOTO, J. R. **Melhoramento de plantas: variabilidade genética, ferramentas e mercado**. Brasília, DF: Proimpress; Sociedade Brasileira de Melhoramento de Plantas, 2018. 108 p.
- ANDRADE, C. M. S. de; VALENTIM, J. F.; Soluções tecnológicas para a síndrome da morte do capim-marandu. In: BARBOSA, R. A. (Ed.) **Morte de pastos de braquiárias**. Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 2006. p. 83-101.
- ANDRADE, C. M. S.; ASSIS, G. M. L. **Capim-Xaraés: Cultivar de Gramínea Forrageira Recomendada para Pastagens no Acre**. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2008. 34 p. (Documentos, 112).
- ANDRADE, C. M. S.; VALENTIM, J. F.; CARNEIRO, J. C.; VALLE, L. A. R. Desempenho de nove acessos e duas cultivares de *Brachiaria* spp. em solos de baixa permeabilidade. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 40., 2003, Santa Maria, RS. **Anais...** Santa Maria, RS: SBZ, 2003. 1 CD-ROM.
- ANDRADE, C. M.; VALENTIM, J. F. Síndrome da morte do capim-brizantão no Acre: Características, causas e soluções tecnológicas. Rio Branco, AC, Brasil: Embrapa Acre, 2007. 41 p. (Comunicado Técnico, 138).
- ARGEL, P. J.; KELLER-GREIN, G. Experiencia regional con *Brachiaria*: región de América Tropical – Tierras Bajas Húmedas. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. (Ed.). *Brachiaria: biología, agronomía y mejoramiento*. Cali: CIAT, 1998. p. 226-246.
- ARGEL, P. J.; MILES, J. W.; GUIOT, J. D. Y.; LASCANO, C. E. Cultivar Mulato II (*Brachiaria* híbrido CIAT 36087): Gramínea de alta qualidade e produção forrageira, resistente às cigarrinhas e adaptada aos solos tropicais ácidos. Colômbia: Centro de Agricultura Tropical (CIAT); 2007. 22p. (Boletim).
- ARMSTRONG, W.; BRÄNDLE, R.; JACKSON, M. B. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 43, n. 4, p. 307-358, 1994.
- BAI, T.; LI, C.; MA, F.; FENG, F.; SHU, H. Responses of growth and antioxidant system to root-zone hypoxia stress in two *Malus* species. **Plant Soil**, v. 327, n. 1, p. 95-105, 2010.

BAILEY-SERRES J., VOESENEK, L. A. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. **Annual review of plant biology**, v. 59, n. 1, p. 313-339, 2008.

BARBOSA, F. A.; SOARES FILHO, B. S.; MERRY, F. D.; AZEVEDO, H. O.; COSTA, W. L. C.; COE, M. T.; BATISTA, E. L. S.; MACIEL, T. G.; SHEEPERS, L. C.; OLIVEIRA, A. R.; RODRIGUES, H. O. **Cenários para a pecuária de corte amazônica**. Belo Horizonte, MG: ICG/UFMG, 2015. 146 p.

BAXTER-BURRELL, A.; YANG, Z.; SPRINGER, P. S.; BAILEY-SERRES, J. RopGAP4-dependent Rop GTPase rheostat control of Arabidopsis oxygen deprivation tolerance. **Science**, v. 296, n. 5575, p. 2026-2028, 2002.

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of botany**, v. 91, n. 2, p. 179-194, 2003.

BODNER, G.; NAKHFOROOSH, A.; KAUL, H. P. Management of crop water under drought: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 35, n. 2, p. 401-442, 2015.

BONFIM-SILVA, E. M.; da SILVA, T. J. A.; CABRAL, C. E. A.; KROTH, B. E.; REZENDE, D. Desenvolvimento inicial de gramíneas submetidas ao estresse hídrico. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 2, p. 180-186, 2011.

BONFIM-SILVA, E. M.; KROTH, B. E.; SILVA, T. J. A.; KOETZ, M. Desenvolvimento inicial de pinhão-mansão sob disponibilidades hídricas do solo. **Irriga**, v. 20, n. 1, p. 73-81, 2015.

BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, M. de C.; SCHLICHTING, A. F.; PORTO, R. de A.; SILVA, T. J. A. da; KOETZ, M. Desenvolvimento e produção de capim-convert HD364 submetido ao estresse hídrico. **Revista Agro@ mbiente On-line**, v. 8, n. 1, p. 134-141, 2014.

BORELLA, J.; BECKER, R.; LIMA, M. C.; OLIVEIRA, D. S. C.; BRAGA, E. J. B.; OLIVEIRA, A. C. B.; AMARANTE, L. D. Nitrogen source influences the antioxidative system of soybean plants under hypoxia and re-oxygenation. **Scientia Agricola**, v. 76, n. 1, p. 51-62, 2019.

BOR, M.; OZDEMIR, F.; TURKAN, I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. **Plant science**, v. 164, n. 1, p. 77-84, 2003.

BOURSCHEIDT, M. L. B.; CARMO, K. B.; PEDREIRA, B. C.; BERBER, G. D.; FERREIRA, A. Biodiversidade de bactérias antagônicas a fungos associados à síndrome da morte do capim-marandu (*Brachiaria brizantha*). **Nativa Pesquisas Agrárias e Ambientais**, v. 9, n. 5, p. 454-459, 2021.

CAETANO, L. P. S.; DIAS-FILHO, M. B. Responses of six *Brachiaria* spp. accessions to root zone flooding. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 5, p. 795-801, 2008.

CARDOSO J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RINCÓN, J. D.; RAO, I. M. Variation for root aerenchyma formation in accessions of *B. humidicola* under waterlogged and drained soil conditions. **Tropical Forages Annual Report**, Cali: CIAT, p. 48-52, 2010.

CARDOSO, J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RAO, I. M. Waterlogging-induced changes in root architecture of germplasm accessions of the tropical forage grass *Brachiaria humidicola*. **AoB Plants**, v. 6, n. 4, p. 1-13, 2014.

CARDOSO, J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RINCÓN, J.; GUEVARA, E.; R. V. D. HOEK, JARVIS, A.; PETERS, M.; MILES, J.; AYARZA, M.; CAJAS, S.; RINCÓN, Á.; MATEUS, H.; QUICENO, J.; BARRAGÁN, W.; LASCANO, C.; ARGEL, P.; MENA, M.; HERTENTAINS, L.; RAO, I. Advances in improving tolerance to waterlogging in *Brachiaria* grasses. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 1, n. 1-2, p. 197-201, 2013a.

CARDOSO, J. A.; RINCÓN, J.; JIMÉNEZ, J. de la C.; NOGUERA, D.; RAO, I. M. Morpho-anatomical adaptation to waterlogging by germplasm accessions in tropical forage grass. **AoB Plants**, v. 5, n. 1, p. 1-16, 2013b.

CARDOSO, J. A.; RINCÓN, J.; RAO, I. M. Phenotypic differences in formation of aerenchyma in roots of *Brachiaria* genotypes under waterlogging conditions. Annual Report 2009. AGBIO4: Tropical Forages Program. CIAT, Cali, Colombia. 2009. p. 30-32.

CASAROLI, D.; VAN LIER, de Q. J. Critérios para determinação da capacidade de vaso. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, p. 59-66, 2008.

CARUSO, P.; BALDONI, E.; MATTANA, M.; PAOLO, D. P.; GENGA, A.; CORAGGIO, I.; RUSSO, G.; PICCHI, V.; RECUPERO, G. R.; LOCATELLI, F. Ectopic expression of a rice transcription factor, Mybleu, enhances tolerance of transgenic plants of Carrizo citrange to low oxygen stress. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, v. 109, n. 2, p. 327-339, 2012.

CEZAR, I. M.; QUEIROZ, H. P.; THIAGO, L. R. L. de. S.; CASSALES, F. L. G.; COSTA, F. P. **Sistemas de produção de gado de corte no Brasil**: uma descrição com ênfase no regime alimentar e no abate. Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 2005. 40 p. (Documentos, 151).

CIAT. **Tropical grasses and legumes**: Optimizing genetic diversity for multipurpose use. IP-5 Project Annual Report. International Center for Tropical Agriculture (CIAT), Cali, Colombia. 1997. 138p.

COLMER, T. D.; GREENWAY, H. transport in seminal and adventitious roots of cereals during O₂ deficiency. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 1, p. 39-57, 2011.

COSTA, C. J.; ARAÚJO, R. B. D.; BÔAS, H. D. C. V. Tratamentos para a superação de dormência em sementes de *Brachiaria humidicola* (Rendle) Schweick. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 41, n. 4, p. 519-524, 2011.

CRISPIM, S. M. A.; BRANCO, O. D. **Aspectos gerais das Braquiárias e suas características na sub-região da Nhecolândia, Pantanal, MS.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 2002. 25 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 33).

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético.** 2. ed. rev. Viçosa: UFV, 2003.

CURBERA, M. D. M. S. BEBER, P.; MIQUELONI, D.; LIMA, G.; COSTA, V. L.; ASSIS, G. M. L. Avaliação de genótipos de *Panicum maximum* em solos com drenagem deficiente no Acre. In: XXVI Seminário de iniciação científica da Ufac, 26. 2017, Rio Branco. **Anais...** Rio Branco: Universidade Federal do Acre, 2018a. p. 485.

CURBERA, M. D. M. S. BEBER, P.; MIQUELONI, D.; LIMA, G.; COSTA, V. L.; ASSIS, G. M. L. Correlações entre variáveis agrônômicas de gramíneas forrageiras avaliadas em solos mal drenados sob pastejo. In: Seminário de iniciação científica da Ufac, 26. 2017, Rio Branco. **Anais...** Rio Branco: Universidade Federal do Acre, 2018b. p. 491.

CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. **Anatomia vegetal:** uma abordagem aplicada. Porto Alegre: Artmed, 304 p., 2011.

DIAS FILHO, M. B. **Entendendo a síndrome da morte do capim-marandu.** Embrapa Amazônia Oriental-Artigo de divulgação na mídia, 2005b.

DIAS-FILHO, M. B. Características morfoanatômicas e fisiológicas de gramíneas associadas à tolerância a alagamento e encharcamento. In: SOUZA, F. H. D. de;

MATTA, F. de P.; FÁVERO, A. P. (Ed.). **Construção de ideótipos de gramíneas para uso diversos.** Brasília, DF: Embrapa, 2013. cap. 6, p. 125-150.

DAT, J. F.; CAPELLI, N.; FOLZER, H.; BOURGEADE, P.; BADOT, P. M. Sensing and signalling during plant flooding. **Plant Physiol Biochem**, v. 42, n. 4, p. 273-282, 2004.

DIAS-FILHO, M. B. Degradação de pastagens: processos, causas e estratégias de recuperação. 4. ed. rev., atual. e ampl. Belém: Ed. do Autor, 2011. 215 p.

DIAS-FILHO, M. B. **Opções forrageiras para áreas sujeitas ao encharcamento ou alagamento temporário.** Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2006b. 34 p. (Documentos, 239).

DIAS-FILHO, M. B. Respostas morfofisiológicas de *Brachiaria* spp. ao alagamento de solo e a síndrome da morte do capim-marandu. In: BARBOSA, R. A. (Ed.) **Morte de pastos de braquiárias.** Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 2006a. p. 83-101.

DIAS-FILHO, M. B. Tolerance to flooding in five *Brachiaria brizantha* accessions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 4, p. 439-447, 2002.

DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S de. Pastagens no ecossistema do trópico úmido. In: Simpósio sobre pastagens nos ecossistemas brasileiros. 2., 2005, Goiânia.

Alternativas viáveis visando a sustentabilidade dos ecossistemas de produção de ruminantes nos diferentes ecossistemas. **Anais...** Goiânia: SBZ. p. 95-104.

DIAS-FILHO, M. B.; CARVALHO, C. J. R. de. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1959-1966, 2000.

DIAS-FILHO, M. B.; FREITAS, M. V.; LOPES, M. D. S.; CRUZ, E.; BARRIOS, S.; do VALLE, C. B. **Tolerância relativa de híbridos de *Brachiaria decumbens* ao alagamento do solo**. 2018. 23 p. (Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 127).

DIAS-FILHO, M. B.; LOPES, M. D. S.; FREITAS, M. V.; ASSIS, G. M. L. **Tolerância relativa ao alagamento do solo e desempenho agrônômico de acessos de *Arachis pintoi***. Embrapa Amazônia Oriental, 2019. 28 p. (Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 135).

DIAS-FILHO, M. B.; LOPES, M. J. S. Respostas de cultivares de *Brachiaria humidicola* e de *Brachiaria brizantha* 'Marandu' ao alagamento do solo. 2019. 27 p. (Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 137).

DIAS-FILHO, M. B. **Degradação de pastagens na região Norte**. Embrapa Amazônia Oriental-Artigo de divulgação na mídia, 2005a.

EMBRAPA. **BRS Quênia: nova forrageira para produção de leite**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2018. 1 Folder. Disponível em: <<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/175423/1/Folder-Quenia.pdf>>. Acesso em: 16 de dezembro de 2021.

EMBRAPA. **BRS Tamani, forrageira híbrida de *Panicum maximum***. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2015. 1 Folder. Disponível em: <<https://www.embrapa.br/documents/1355008/1528459/Folder-TamaniFinal%283%29.pdf/75cdeff7-0bb8-45e4-85b0-63b691a3dcae>>. Acesso em: 16 de dezembro de 2021.

EMBRAPA. **BRS Zuri, produção e resistência para a pecuária**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2014. 1 Folder. Disponível em: <<https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/123642/1/Folder-Zuri-inal-2014.pdf>>. Acesso em: 16 de dezembro de 2021.

ERI, M.; SILVA JUNIOR, C. A.; LIMA, M.; JÚNIOR, N. L. S.; OLIVEIRA-JÚNIOR, J. F.; TEODORO, P. E.; CAPRISTO-SILVA, G. F.; CAIONE, G. PERES, C. A. Capitalizing on opportunities provided by pasture sudden death to enhance livestock sustainable management in Brazilian Amazonia. **Environmental Development**, v. 33, n. 3, p.1-11. 2020.

ESPINDULA NETO, D.; SILVA, J. G. F. Manejo da água no mamoeiro. In: MARTINS, D. dos S; COSTA, A.N.; COSTA, A.F.S. **Papaya Brasil: Manejo, qualidade e mercado do mamão**. Vitória: Incaper, 2007. p. 65-82.

EUCLIDES, V. P. B.; MACEDO, M. C. M.; VALLE, C. B. D.; DIFANTE, G. D. S.; BARBOSA, R. A.; CACERE, E. R. Valor nutritivo da forragem e produção animal em

pastagens de *Brachiaria brizantha*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 1, p. 98-106, 2009.

EVANS, D. E. Aerenchyma formation: Tansley review. **New Phytologist**, v. 161, n. 1, p. 35-49, 2003.

FABBRI, L. T.; RUA, G. H.; BARTOLONI, N. Different patterns of aerenchyma formation in two hygrophytic species of *Paspalum* (Poaceae) as response to flooding. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 200, n. 4, p. 354-360, 2005.

FONSECA, D. M.; MARTUSCELLO, J. A. **Plantas forrageiras**. Viçosa: Editora da UFV, 2010.

GARAY, J. R.; ESTRADA, B.; MARTÍNEZ-GONZÁLEZ, J. C.; BERNAL, A.; NIETO, R.; SALDAÑA, P.; JOAQUÍN, S. Potencial forrajero y estabilidad de rendimiento de *pennisetum ciliare* y cultivares de *Urochloa* a diferente edad de rebrote In: Camacho, J. H.; CANUL, A. J. C.; LUGO, F. C.; VÁZQUEZ, Á. P.; BENAVIDES, L. M.; FERREYRA, E. SANTILLÁN.; MENOCA, J. A. (Ed.). **Avances de la investigación sobre producción animal y seguridad alimentaria en México**. Morelia: Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 2018. p. 615-620.

GOBBI, K. F.; LUGÃO, S. M. B.; BETT, V.; ABRAHÃO, J. J. S.; TACAIAMA, A. A. K. Massa de forragem e características morfológicas de gramíneas do gênero *Brachiaria* na região do Arenito Caiuá/PR. **Boletim de Indústria Animal**, v. 75, n. 1, p. 1-9, 2018.

GOMIDE, C. A. de M.; PACIULLO, D. S. C.; LEITE, J. L. B.; RESENDE, H. ***Panicum maximum* cvs. Tanzânia-1 e Mombaça para uso em pastejo: produção e custo**. Juiz de Fora, MG: Embrapa, 2016. (Circular Técnica, 113).

GORDON, E.; FEO, Y. Dinámica de crecimiento de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal herbáceo en el Estado Miranda (Venezuela). **Acta Botanica Venezuelica**, v. 30, n. 1, p. 1-18, 2007.

HARE, M. D.; PHENGPHE, S.; SONGSIRI, T.; SUTIN, N.; STERN, E. Effect of cutting interval on yield and quality of three *brachiaria* hybrids in Thailand. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 1, n. 1, p. 84-86, 2013.

HERLING, V. R.; BRAGA, G. J.; LUZ, P. H. C.; OTANI, E. L. Tobiata, Tanzânia e Mombaça. In: Simpósio sobre Manejo da Pastagem, 17, Piracicaba. **Anais...** FEALQ. Piracicaba. p. 89-132, 2001.

HU, L. Y.; LI, D.; SUN, K.; CAO, W.; FU, W. Q.; ZHANG, W.; DAI, C. C. Mutualistic fungus *Phomopsis liquidambari* increases root aerenchyma formation through auxin-mediated ethylene accumulation in rice (*Oryza sativa* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 130, n. 9, p. 367-376, 2018.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatísticas. Censo Agropecuário. Disponível em: <https://www.sidra.ibge.gov.br/tabela/6783>>. Acesso em: 28 ago. 2022.

IMAZ, J. A.; GIMENEZ, D. O.; GRIMOLDI, A. A.; STRIKER, G. G. The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage. **Crop and Pasture Science**, v. 63, n. 12, p. 1145-1155, 2012.

IMAZ, J. A.; GIMÉNEZ, D. O.; GRIMOLDI, A. A.; STRIKER, G. G. Ability to recover overrides the negative effects of flooding on growth of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum*. **Crop and Pasture Science**, v. 66, n. 1, p. 100-106, 2015.

INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A.; CHANETON, E. J.; CASELLATI, V. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. **New Phytologist**, v. 152, n. 2, p. 291-299, 2001.

IZAURRALDE, R. C.; THOMSON, A. M.; MORGAN, J. A.; FAY, P. A.; POLLEY, H. W.; HATFIELD, J. L. Climate impacts on agriculture: implications for forage and rangeland production. **Agronomy Journal**, v. 103, n. 2, p. 371-381, 2011.

JANK, L. Melhoramento e seleção de variedades de *Panicum maximum*. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 12., 1995, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: FEALQ, 1995. p. 21-58.

JANK, L.; ANDRADE, C. M. S.; BARBOSA, R. A.; MACEDO, M. C. M.; VALÉRIO, J. R.; VERZIGNASSI, J.; ZIMMER, A. H.; FERNANDES, C. D.; SANTOS, M. F.; SIMEÃO, R. M. O capim-BRS Quênia (*Panicum maximum* Jacq.) na diversificação e intensificação das pastagens. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2017a. 18 p. (Comunicado Técnico, 138).

JANK, L.; BARRIOS, S. C.; VALLE, C. B. do; SIMEÃO, R. M.; ALVES, G. F. The value of improved pastures to Brazilian beef production. **Crop and Pasture Science**, v. 65, n. 11, p. 1132-1137, 2014.

JANK, L.; BRAZ, T. G. S.; MARTUSCELLO, J. A. Gramíneas de clima tropical. In: REIS, R. A.; BERNARDES, T. F.; SIQUEIRA, G. R. (Orgs.). **Forragicultura: ciência, tecnologia e gestão dos recursos forrageiros**. Jaboticabal: Funep, p.109-123, 2013.

JANK, L.; MARTUSCELLO, J.A.; EUCLIDES, V.P.B. et al. Capítulo 5 – *Panicum maximum*. In: FONSECA, D.M.; MARTUSCELLO, J.A. (Ed.). **Plantas forrageiras**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2010. p. 166-196.

JANK, L.; SANTOS, M. F.; MACIEL, G. A.; BRAGA, G. J.; ZIMMER, A. H.; MACEDO, M. C. M.; FERNANDES, C. D.; VALÉRIO, J. R.; VERZIGNASSI, J. R.; MACHADO, L. A. Z.; GARCIA, R. A.; SIMEÃO, R. M.; VALENTIM, J. F.; COSTA, N. de L.; FERNANDES, F. D.; LEDO, F. J. da S.; MONTARDO, D. P.; ANDRADE, C. M. S. de; PEDREIRA, B. C.; ALMEIDA, R. G. de; ARAÚJO, A. R. de; RAMOS, A. K. B.; MARTUSCELLO, J. A.; REIS, F. **Capim-BRS Tamani (*Panicum maximum* Jacq.) híbrido de maior qualidade, porte baixo e fácil manejo**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2021. 48 p. (Comunicado técnico, 161).

JANK, L.; SANTOS, M. F.; DO VALLE, C. B.; BARRIOS, S. C. L.; RESENDE, R. M. S. Novas alternativas de cultivares de forrageiras e melhoramento para a sustentabilidade da pecuária. In: SIMPÓSIO DE ADUBAÇÃO E MANEJO DE PASTAGENS, 4., SIMPÓSIO DE PRODUÇÃO ANIMAL A PASTO, 4., 2017, Dracena. **Anais...** São Paulo: Cultura Acadêmica, 2017b. p. 107-117.

JANK, L.; VALLE, C. B.; RESENDE, R. M. S. Breeding tropical forages. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 11, n. 1, p. 27-34, 2011.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; DOMINGUEZ, M.; FISCHER, G.; RAO, I. Morpho-anatomical traits of root and non-enzymatic antioxidant system of leaf tissue contribute to waterlogging tolerance in *Brachiaria* grasses. **Grassland science**, v. 61, n. 4, p. 243-252, 2015b.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; KOTULA, L.; VENEKLAAS, E. J.; PEDERSEN, O.; COLMER, T. D. Root length is proxy for high-throughput screening of waterlogging tolerance in *Urochloa* spp. grasses. **Functional Plant Biology**, v. 48, n. 4, p. 411-421, 2020.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; LEIVA, L. F.; GIL, J.; FORERO, M. G.; WORTHINGTON, M. L.; MILES, J. W.; RAO, I. M. Non-destructive Phenotyping to Identify *Brachiaria* Hybrids Tolerant to Waterlogging Stress under Field Conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1-10, 2017.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; LONDOÑO, D. A.; FISCHER, G.; RAO, I. Influence of soil fertility on waterlogging tolerance of two *Brachiaria* grasses. *Agronomía Colombiana*, Bogotá, v. 33, n. 1, p. 20-28, 2015a.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CLODE, P. L.; SIGNORELLI, S.; VENEKLAAS, E. J.; COLMER, T. D.; KOTULA, L. The barrier to radial oxygen loss impedes the apoplastic entry of iron into the roots of *Urochloa humidicola*. **Journal of Experimental Botany**, v. 72, n. 8, p. 3279-3293, 2021.

KELLER-GREIN, G.; MAASS, B.L.; HANSON, J. Natural variation in *Brachiaria* and existing germoplasma collections. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. (Ed.). ***Brachiaria*: Biology, Agronomy, and Improvement**. Cali: Centro internacional de agricultura tropical, 1996. p. 16-42.

KIBBLER, H.; BAHNISCH, L. M. Physiological adaptations of *Hymenachne amplexicaulis* to flooding. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 39, n. 4, p. 429-435, 1999.

KOMATSU, S.; THIBAUT, D.; HIRAGA, S.; KATO, M.; CHIBA, M.; HASHIGUCHI, A.; TOUGOU, M.; SHIMAMURA, S.; YASUE, H. Characterization of a novel flooding stress-responsive alcohol dehydrogenase expressed in soybean roots. **Plant Molecular Biology**, v. 77, n. 3, p. 309-322, 2011.

KOTULA, L.; RANATHUNGE, K.; SCHREIBER, L.; STEUDLE, E. Functional and chemical comparison of apoplastic barriers to radial oxygen loss in roots of rice (*Oriza*

sativa L.) grown in aerated or deoxygenated solution. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 7, p. 2155-2167, 2009.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, Victoria, v. 1, n. 1, p. 1-29, 1997.

KUMUTHA, D.; SAIRAM, R. K.; EZHILMATHI, K.; CHINNUSAMY, V.; MEENA, R. C. Effect of waterlogging on carbohydrate metabolism in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.): Upregulation of sucrose synthase and alcohol dehydrogenase. **Plant Science**, v. 175, n. 5, p. 706-716, 2008.

LAPIG. Laboratório de Processamento de Imagens e Geoprocessamento. Disponível em: < <https://atlasdaspastagens.ufg.br>>. Acesso em: 19 de agosto de 2022.

LIAO, C. T.; LIN, C. H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings of the National Science Council**, v. 25, n. 3, p. 148-157, 2001.

LIMA, K. N.; TEODORO, P. E.; PINHEIRO, G. S.; PEREIRA, A. C.; TORRES, F. E. Superação de dormência em capim-braquiária. **Nucleus**, v. 12, n. 2, p. 167-173, 2015.

LIMAMI, A. M.; DIAB, H.; LOTHIER, J. Nitrogen metabolism in plants under low oxygen stress. **Planta**, v. 239, n. 3, p. 531-541, 2014.

LISAR, S. Y. S.; MOTAFAKKERAZAD, R.; HOSSAIN, M. M.; RAHMAN, I. M. M. **Water stress in plants: causes, effects and responses**. In: RAHMAN, I. M. M, *Water Stress*, Rijeka: INTECH, 2012, p. 1-14.

LORETI, E.; VAN VEEN, H.; PERATA, P. Plant responses to flooding stress. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 33, p. 64-71, 2016.

MAGNUS, D. D. V.; ARBOITTE, M. Z.; ZACARON, B. J. Produtividade e qualidade da forragem de cultivares de *Megathyrus maximum*. **Revista Científica Rural**, v. 22, n. 1, p. 238-250, 2020.

MAHAJAN, G.; LOURA, D.; RAYMONT, K.; CHAUHAN, B. S. Influence of soil moisture levels on the growth and reproductive behaviour of *Avena fatua* and *Avena ludoviciana*. **PloS one**, v. 15, n. 7, p. e0234648, 2020.

MANZATTO, C. V.; PEREIRA, S. E. M.; PEDREIRA, B. C. Zoneamento de risco edáfico de ocorrência da SMB nas áreas antropizadas do Mato Grosso. In: PEDREIRA, B. C.; PEREIRA, D. H.; PINA, D. S.; CARNEVALLI, R. A.; LOPES, L. B. (Ed.) **Intensificação da produção animal em pastagens**. Brasília, DF: Embrapa, 2014. p. 203-2015.

MANZATTO, C. V.; PEREIRA, S. E. M.; PEDREIRA, B. C. **Zoneamento do risco de ocorrência da síndrome da morte do capim-marandu no Estado do Mato Grosso**. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2017. 74 p. (Boletim de pesquisa e desenvolvimento, 74).

MANZATTO, C.; VALENTIM, J. F.; AMARAL, E. F. do; ANDRADE, C. M. S. de; BACCA, J. F. M.; ZARONI, M. J.; VENTURIERI, A. Zoneamento de risco edáfico de

ocorrência da síndrome da morte do braquiarião nas áreas antropizadas da Amazônia Legal. Rio Branco, AC: Embrapa Acre; Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental; Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2008. 6 p.

MANZUR, M. E.; GRIMOLDI, A.A.; INSAUSTI, P.; STRIKER, G. G. Radial oxygen loss and physical barriers in relation to root tissue age in species with different types of aerenchyma. **Functional Plant Biology**, v. 42, n. 1, 9-17, 2015.

MAPA - Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. 2021. Registro Nacional de Cultivares. Disponível em: <www.agricultura.gov.br>. Acesso em: 16 de Des. de 2022.

MARCHI, E. C.; FERNANDES, D. C.; SANTOS, de M. L.; JERBA, F. de V.; FABRÍS, R. L. Respostas morfofisiológicas de *Brachiaria* spp. ao alagamento de solo e a síndrome da morte do capim-marandu. In: BARBOSA, R. A. (Ed.) **Morte de pastos de braquiárias**. Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, 2006. p. 115-134.

MARQUES, D. L.; FRANÇA, A. F. D. S.; OLIVEIRA, L. G.; ARNHOLD, E.; FERREIRA, R. N.; CORREA, D. S.; BASTOS, D. C.; BRUNES, L. C. Production and chemical composition of hybrid *Brachiaria* cv. Mulato II under a system of cuts and nitrogen fertilization. **Bioscience journal (Online)**, p. 685-696, 2017.

MARTUSCELLO, J. A.; BRAZ, T. G. D. S.; JANK, L.; CUNHA, D. D. N. F. V. D.; CARVALHO, A. L. S. Identificação de ideótipos por meio de análise canônica em *Panicum maximum*. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 39, p. 147-153, 2015.

MASS JUNIOR, R.; DOMICIANO, L. F.; RIBEIRO, L. F. C.; PEDREIRA, B. C. Growth responses of nine tropical grasses under flooding conditions. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 4, n. 1, p. 1-7, 2016.

MATTA, F. D. P.; COSTA, A. C.; MAGRINI, V.; GRACIANO, C.; MARQUES, G.; FERREIRA, R.; SHITARA, D. Avaliação da Tolerância ao Encharcamento e Alagamento de *Paspalum regnellii*. In: Congresso brasileiro de melhoramento de plantas, 7., 2013, Uberlândia: SBMP. **Anais...** Viçosa: UFV, 2013. p. 1-4.

MATTOS, J. L. S.; GOMIDE, J. A.; HUAMAN, C. A. M. Crescimento de espécies de *Brachiaria* sob déficit hídrico e alagamento a campo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 3, p. 755-764, 2005.

MCDONALD, M. P.; GALWEY, N. W.; COLMER, T. D. Similarity and diversity in adventitious root anatomy as related to root aeration among a range of wetland and dryland grass species. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, n. 3, p. 441-451, 2002.

MEDICA, J. A. S.; REIS, N. S.; SANTOS, M. E. R. Caracterização morfológica em pastos de capim-marandu submetidos a frequências de desfolhação e níveis de adubação. **Revista Ciência animal brasileira**, v. 18, p. 1-13, 2017.

MEIRELLES, P. R. L.; MOCHIUTTI, S. **Formação de pastagens com capim Marandú (*Brachiaria brizantha* cv Marandú) nos cerrados do Amapá**. Macapá, AP: Embrapa Amapá, 1999. 3 p. (Comunicado Técnico, 07).

- MOLDEN, D.; OWEIS, T.; STEDUTO, P.; BINDRABAN, P.; HANJRA, M. A.; KIJNE, J. Improving agricultural water productivity: Between optimism and caution. **Agricultural water management**, v. 97, n. 4, p. 528-535, 2010.
- MOLLARD, F. P.; STRIKER, G. G.; PLOCHUK, E. L.; VEGA, A. S.; INSAUSTI, P. Flooding tolerance of *Paspalum dilatatum* (Poaceae: Paniceae) from upland and lowland positions in a natural grassland. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 203, n. 7, p. 548-556, 2008.
- MOLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual review of plant biology**, v. 58, n. 1, p. 459-481, 2007.
- MUSTROPH, A. Improving flooding tolerance of crop plants. **Agronomy**, v. 8, n. 9, p. 160, 2018.
- NUNES, S. G.; BOOCK, A.; PENTEADO, M. I. O.; GOMES, D. T. **Brachiaria brizantha cv. Marandu**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 1984. 31 p. (Documentos, 21).
- OLIVEIRA, E. M. D.; MARTUSCELLO, J. A.; JANK, L.; CUNHA, D. N. F. V.; SANTOS, M. F. Evaluation of *Megathyrsus maximus* genotypes under water stress conditions. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, v. 44, n. 1, p. e54975, 2022.
- PAN, J.; SHARIF, R.; XU, X.; CHEN, X. Mechanisms of waterlogging tolerance in plants: Research progress and prospects. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, n. 2, p. 627331, 2021.
- PARSONS, J. J. Spread of African pasture grasses to the American tropics. **Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives**, v. 25, n. 1, p. 12-17, 1972.
- PAULA, C. C. L. D.; EUCLIDES, V. P. B.; LEMPP, B.; BARBOSA, R. A.; MONTAGNER, D. B.; CARLOTO, M. N. Acúmulo de forragem, características morfogênicas e estruturais do capim-marandu sob alturas de pastejo. **Ciência Rural**, v. 42, p. 2059-2065, 2012.
- PEDREIRA, B. C.; DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de; PEREIRA, D. H.; HOLSCHUCH, S. G.; CAVALLI, J. Convivendo com a síndrome da morte do braquiarião na Amazônia. In: DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de (Ed.). **Recuperação de pastagens degradadas na Amazônia**. Brasília, DF: Embrapa, 2019. p. 127-151.
- PESSIM, C.; PAGLIARINI, M. S.; JANK, L.; KANESHIMA, A. M. de S.; BONATO, A. B. M. Meiotic behavior in *Panicum maximum* Jacq. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): hybrids and their genitors. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 32, n. 3, p. 417-422, 2010.
- PEZZOPANE, C. G.; SANTOS, P. M.; CRUZ, P. G.; ALTOÉ, J.; RIBEIRO, F. A.; VALLE, C. B. Estresse por deficiência hídrica em genótipos de *Brachiaria brizantha*. **Ciência Rural**, v. 45, n. 5, p. 871-876, 2015.

PIRES, W. **Manual de pastagem: formação, manejo e recuperação**. Viçosa: Aprenda Fácil, 2006. 302 p.

PIZARRO, E. A.; HARE, M. D.; MUTIMURA, M.; CHANGJUN, B. *Brachiaria* hybrids: potential, forage use and seed yield. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 1, n. 1, p. 31-35, 2013.

PLOCHUK, R. A.; GRIMOLDI, A. A.; PLOCHUK, E. L.; STRIKER, G. G. Growth during recovery evidences the waterlogging tolerance of forage grasses. **Crop and Pasture Science**, v. 68, n. 6, p. 574-582, 2017.

RAMOS, D. S, DREYER, C. T., E SCHMIDT, V. Fotossensibilização hepatógena causada por *Brachiaria brizantha* cv. Marandu em ovino no Rio Grande do Sul: relato de caso. **Brazilian Journal of Animal and Environmental Research**, v. 4, n. 1, p. 1240-1246. 2021.

RAMOS, T. de J. N.; SOUZA, C. M. de A.; CARVALHO, C. J. R. de; SANTOS, I. M. V. Respostas fisiológicas e metabólicas de gramíneas ao alagamento. **Revista de Ciências Agrárias**, PA, v. 54, n. 1, p. 78-84, 2011.

RAO, I. M.; RINCON, J.; GARCIA, R. MILES, J. R. J. Screening for tolerance to waterlogging in *Brachiaria* hybrids. Poster paper presented at ASA-CSSA-SSSA International Annual Meeting, New Orleans, LA, USA. 4-8 November, 2007.

RAO, I.; MILES, J.; WENZL, P.; LOUW-GAUME, A.; CARDOSO, J. A.; RICAURTE, J; POLANIA, J.; RINCÓN, J.; HOYOS, V.; FROSSARD, E.; WAGATSUMA, T.; HORST, W. Mechanisms of adaptation of brachiariagrasses to abiotic stress factors in the tropics. In: III International Symposium on Forage Breeding, 3, 2011, Bonito, MS. **Proceedings...** Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2011, p. 361-383.

REGGIANI, R.; NEBULONI, M.; MATTANA, M.; BRANBILA, I. Anaerobic accumulation of amino acids em rice roots: role of glutatamine syntetase cycle. **Amino Acids**, v. 18, n. 3, p. 207-217, 2000.

REIS, R. A.; BERNARDES, T. F.; SIQUEIRA, G. R. **Forragicultura: Ciência, tecnologia e gestão dos recursos forrageiros**. Jaboticabal: Gráfica Multipress, 2013. 714 p.

RIBEIRO JÚNIOR, N. G.; FAGUNDES, O. S.; BENEVENUTI, A. S.; YAMASHITA, O. M.; ROSSI, A. A. B.; CARVALHO, M. A. C.; SILVA, I. V. Tropical forages: morphoanatomy of plants grown in areas with the death of pasture syndrome. **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, n. 4, p. 868-875, 2017.

RIBEIRO, J. L.; NUSSIO, L. G.; MOURÃO, G. B.; MARI, L. J.; ZOPOLLATTO, M.; PAZIANI, S. F. Valor nutritivo de silagens de capim-Marandu submetidas aos efeitos de umidade, inoculação bacteriana e estação do ano. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 7, p. 1176-1184, 2008.

SAIRAM, R. K. DHARMAR, K.; CHINNUSAMY, V.; MEENA, R. C. Waterlogging-induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in

the roots of mung bean (*Vigna radiata*). **Journal of Plant Physiology**, v.166, n. 6, p. 602-616, 2009.

SANTOS, P. M.; CRUZ, P. G.; ARAÚJO, L. C.; PEZZOPANE, J. R. M.; VALLE, C. B. PEZZOPANE C. G. Response mechanisms of *Brachiaria brizantha* cultivars to water deficit stress. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 42, n. 11, p. 767-773, 2013.

SASIDHARAN, R.; BAILEY-SERRES, J.; ASHIKARI, M.; ATWELL, B. J.; COLMER, T, D.; FAGERSTEDT, K.; FUKAO, T.; GEIGENBERGER, G.; HEBELSTRUP, KH.; HILL, R. D.; HOLDSWORTH, M. J.; ISMAIL, A. M.; LICAUSI, F.; MUSTROPH, A.; NAKAZONO, M.; PEDERSEN, O.; PERATA, P.; SAUTER, M.; SHIH, M. C.; SORRELL, B.; STRIKER, G. G.; VAN DONGEN, J. T.; WHELAN, J.; XIAO, S.; VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J. Community recommendations on terminology and procedures used in flooding and low oxygen stress research. **New Phytologist**, v. 214, p. 1403-1407, 2017.

SHIMAMURA, S.; YAMAMOTO, R.; NAKAMURA, T.; SHIMADA, S.; KOMATSU, S. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. **Annals of botany**, v. 106, n. 2, p. 277-284, 2010.

SILVA, A. S.; LAURA, V. A.; JANK, L. Soil flood tolerance of seven genotypes of *Panicum maximum* Jacq. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 52, n. 6, p. 1341-1348, 2009.

SILVA, C. T. R.; BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, T. J. A.; PINHEIRO, E. A. R.; JOSÉ, J. V.; FERRAZ, A. P. F. Yield component responses of the *Brachiaria brizantha* forage grass to soil water availability in the Brazilian Cerrado. **Agriculture**, v. 10, n. 1, p. 13, 2020a.

SILVA, E. B. D.; CARNEIRO, M. S. D. S.; FURTADO, R. N.; LOPES, M. N.; BRAGA, M. D. M. Chemical composition of *Panicum maximum* 'BRS Zuri' subjected to levels of salinity and irrigation depths. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 51, n. 1, 2020b.

SILVA, M. A.; LIMA, M.; SILVA JUNIOR, C. A.; COSTA, G. M.; PERES, C. A. Achieving low-carbon cattle ranching in the Amazon: 'Pasture sudden death' as a window of opportunity. **Land Degradation & Development**, v. 29, n. 10, p. 3535-3543, 2018.

SINGH, A. Soil salinization and waterlogging: A threat to environment and agricultural sustainability. **Ecological Indicators**, v. 57, p. 128-130, 2015.

SMITH, N. G.; DUKES, J. S. Plant respiration and photosynthesis in global-scale models: incorporating acclimation to temperature and CO₂. **Global change biology**, v. 19, n. 1, p. 45-63, 2013.

STEFFENS, B.; RASMUSSEN, A. The Physiology of Adventitious Roots. **Plant physiology**, v. 170, n. 2, p. 603-617, 2016.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed. 2017. 888 p.

TAKAHASHI, H.; YAMAUCHI, T.; RAJHI, I.; NISHIZAWA, N. K.; NAKAZONO, M. Transcript profiles in cortical cells of maize primary root during ethylene-induced lysigenous aerenchyma formation under aerobic conditions. **Annals of botany**, v. 115, n. 6, p. 879-894. 2015.

TEIXEIRA NETO, J.F.T.; SIMÃO NETO, M.; COUTO, W. S.; DIAS-FILHO, M. B.; SILVA, A. de B.; BUARQUE, M. de L.; ALBUQUERQUE, F. C. **Prováveis causas da morte do capim -braquiarião (*Brachiaria Brizantha* cv. Marandu) na Amazônia Oriental**. Relatório Técnico. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2000, 20 p. (Embrapa Amazônia Oriental. Documentos, 36).

VALENTIM, J. F.; AMARAL, E. F. do; MELO, A. W. F. de. **Zoneamento de risco edáfico atual potencial de morte de pastagens de *Brachiaria brizantha* no Acre**. Rio Branco: Embrapa Acre. 2000. 6 p. (Boletim de Pesquisa, 29).

VALENTIM, J. F.; ANDRADE, C. M. S.; AMARAL, E. F. Soluções tecnológicas para o problema da morte de pastagens de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu na Amazônia. In: ENCONTRO INTERNACIONAL DE NEGÓCIOS DA PECUÁRIA, 2004, Cuiabá. **Anais...** Cuiabá: Famato, 2004. 1 CD-ROM.

VALLE, C. B., EUCLIDES, V. P. B., PEREIRA, J. M., VALÉRIO, J. R., PAGLIARINI, M. S., MACEDO, M. C. M., LEITE, G. G.; LOURENÇO, A. J.; FERNANDES, C. D.; DIAS-FILHO, M. B.; LEMPP, B.; POTT, A.; SOUZA, M. A. **O capim-xaraés (*Brachiaria brizantha* cv. Xaraés) na diversificação de pastagens de braquiária**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2004. 36 p. (Documentos, 147).

VALLE, C. B.; JANK, L.; RESENDE, R. M. S. O melhoramento de forrageiras tropicais no Brasil. **Revista Ceres**, v. 56, n, p. 460-472, 2009.

VALLE, C. B.; MACEDO, M. C. M.; EUCLIDES, V. P. B.; JANK, L.; RESENDE, R. M. S. Gênero *Brachiaria*. In: FONSECA D. M.; MARTUSCELLO, J. Á. (Ed.) **Plantas forrageiras**. Viçosa: UFV, 2010. p. 30-77.

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

VOESENEK, L. A. C. J.; BAILEY-SERRES, J. Flood adaptive traits and processes: an overview. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 57-73, 2015.

WIJEWARDANA, C.; REDDY, K. R.; ALSAJRI, F. A.; IRBY, J.; KRUTZ, J.; GOLDEN, B. Quantifying soil moisture deficit effects on soybean yield and yield component distribution patterns. **Irrigation Science**, v. 36, n. 4, p. 241-255, 2018.

WIJEWARDANA, C.; REDDY, K. R.; BELLALLOUI, N. Soybean seed physiology, quality, and chemical composition under soil moisture stress. **Food Chemistry**, v. 278, p. 92-100, 2019.

WOOD, S.; SEBASTIAN, K.; SCHERR, S. **Pilot analysis of global ecosystems: Agroecosystems**. Washington: World Resources Institute, 2000. 125 p.

- XUEWEN, X.; HUIHUI, W.; XIAOHUA, Q.; QIANG, X.; XUEHAO, C. Waterlogging-induced increase in fermentation and related gene expression in the root of cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Scientia Horticulturae**, v. 179, n. 11, p. 388-395, 2014.
- YAMAUCHI, T.; WATANABE, K.; FUKAZAWA, A.; MORI, H.; ABE, F.; KAWAGUCHI, K.; OYANAGI, A.; NAKAZONO, M. Ethylene and reactive oxygen species are involved in root aerenchyma formation and adaptation of wheat seedlings to oxygen-deficient conditions. **Journal of experimental botany**, v. 65, n. 1, p. 261-273, 2014.
- YORDANOVA, R. Y.; CHRISTOV, K. N.; POPOVA, L. P. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 51, n. 2, p. 93-101, 2004.
- ZHANG, P.; LYU, D.; JIA, L.; HE, J.; QIN, S. Physiological and de novo transcriptome analysis of the fermentation mechanism of *Cerasus sachalinensis* roots in response to short-term waterlogging. **BMC genomics**, v. 18, n. 1, p. 1-14, 2017.
- ZHANG, Y.; SONG, X.; YANG, G.; LI, Z.; LU, H.; KONG, X.; ENEJI, A. E.; DONG, H. Physiological and molecular adjustment of cotton to waterlogging at peak-flowering in relation to growth and yield. **Field Crops Research**, v. 179, N. 8, p. 164-172, 2015.
- ZOU, X.; HU, C.; ZENG, L.; CHENG, Y.; XU, M.; ZHANG, X. A comparison of screening methods to identify waterlogging tolerance in the field in *Brassica napus* L. during plant ontogeny. **PloS one**, v. 9, n. 3, p. e89731, 2014.
- ZÚÑIGA PEREIRA, C.; GONZÁLEZ Q. R.; BUSTAMANTE, E.; ARGEL, P. Influencia de la humedad del suelo sobre la susceptibilidad de *Brachiaria* a hongos patógenos. **Manejo Integrado de Plagas**, v. 49, p. 51-57, 1998.

3 CAPÍTULO I

SELEÇÃO DE GENÓTIPOS DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS TROPICAIS PARA TOLERÂNCIA AO ALAGAMENTO DO SOLO EM AMBIENTE CONTROLADO

RESUMO

Estima-se que 11,3% das terras agricultáveis da América Latina, incluindo as pastagens, são compostas por solos com drenagem deficiente, sujeitas ao encharcamento e a alagamentos temporários. Esses ambientes propiciam a ocorrência da Síndrome da Morte do Braquiário (SMB), causando degradação e prejuízos à pecuária de corte e leite. A seleção de genótipos tolerantes ao alagamento em ambientes controlados nas fases iniciais do programa de melhoramento poderá otimizar o desenvolvimento de novas cultivares. O objetivo deste estudo foi classificar genótipos de gramíneas forrageiras quanto à tolerância ao alagamento, após a seleção de caracteres morfoagronômicos discriminantes de fácil medição, avaliados em experimentos de curta duração em ambiente controlado. Foram conduzidos dois experimentos em delineamento inteiramente casualizado: um com genótipos de *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) e outro com genótipos de *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria*); e dois experimentos em delineamento de blocos casualizados: um com genótipos de *P. maximum* e outro com de *Brachiaria* spp., todos com arranjo fatorial 5 genótipos x 2 regimes hídricos (não alagado e alagado), com quatro repetições. Após serem cultivados por 20 dias em vasos a 90% da capacidade de vaso, os genótipos foram submetidos aos diferentes regimes hídricos por 21 dias. Caracteres morfoagronômicos e fisiológicos foram avaliados. Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F, análise de componentes principais, agrupamento pelo método de otimização de Tocher, índice de soma de postos e correlação de Spearman. Diferenças significativas nas respostas dos genótipos entre tratamentos controle e alagado foram observadas para as características morfoagronômicas e fisiológicas. Sete caracteres foram descartados sem causar prejuízos na discriminação dos genótipos. O agrupamento dos genótipos pelo método de Tocher refletiu os níveis de tolerância identificados pelo índice de soma de postos. Caracteres fisiológicos de trocas gasosas podem ser avaliados indiretamente por caracteres morfoagronômicos para selecionar genótipos tolerantes ao alagamento do solo. Genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. apresentam diferentes níveis de tolerância ao alagamento e podem ser discriminados em experimentos de curta duração em ambiente controlado. Porém, a seleção deve ser empregada nas etapas iniciais dos programas de melhoramento e não substituem a seleção para tolerância à SMB avaliada em solo mal drenado sob pastejo.

Palavras-chaves: *Brachiaria* spp. Melhoramento de forrageiras. *Panicum maximum*.
Seleção de caracteres. Síndrome da Morte do Braquiarião.

SELECTION OF TROPICAL FORAGE GRASS GENOTYPES FOR WATERLOGGING TOLERANCE IN A CONTROLLED ENVIRONMENT

ABSTRACT

It is estimated that 11.3% of Latin America's arable land, including pastures, are composed of poorly drained soils, subject to waterlogging and temporary flooding. These environments favor the occurrence of Death Syndrome of Marandu grass (DSM), causing degradation and damage to beef and dairy cattle production systems. The selection of waterlogging tolerant genotypes in controlled environments in the early stages of the breeding program may optimize the development of new cultivars. The objective of this study was to classify forage grass genotypes regarding their waterlogging tolerance, after the selection of discriminating and easy to measure morphoagronomic traits, evaluated in short-term experiments in a controlled environment. Two experiments were carried out in a completely randomized design: one with *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) genotypes and the other with *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria*); and two experiments in a randomized block design: one with genotypes of *P. maximum* and another with genotypes of *Brachiaria* spp., all with factorial arrangement 5 genotypes x 2 water regimes (non-flooded and flooded), with four replications. After being cultivated for 20 days in pots at 90% of pot capacity, the genotypes were submitted to different water regimes for 21 days. Morphoagronomic and physiological traits were evaluated. Data were subjected to analysis of variance by the F test, principal component analysis, clustering by Tocher optimization method, rank sum index and Spearman correlation. Significant differences in genotype responses between control and flooded treatments were observed for morphoagronomic and physiological traits. Seven traits were discarded without causing damage to genotype discrimination. The grouping of genotypes by the Tocher method reflected the tolerance levels identified by the rank sum index. Physiological traits of gas exchange can be indirectly evaluated by morphoagronomic characters to select genotypes tolerant to soil waterlogging. *P. maximum* and *Brachiaria* spp. have different levels of tolerance to waterlogging and can be discriminated in short-term experiments in a controlled environment. However, selection should be used in the initial stages of breeding programs and do not replace selection for tolerance to DSM evaluated in poorly drained soil under grazing.

Keywords: *Brachiaria* spp. Forage improvement. *Panicum maximum*. Selection of traits. Death Syndrome of Marandu.

3.1 INTRODUÇÃO

No Brasil, a atividade pecuária é sustentada por 161 milhões de hectares de pastagens, cerca de 19% do território nacional (LAPIG, 2022). As gramíneas *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria* spp.) são a mais preferidas na composição das pastagens cultivadas no Brasil, além de estarem distribuídas por toda a zona tropical (SILVA et al., 2020a). Cultivares de *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) também são tradicionalmente importantes, pois auxiliam na intensificação da produção pecuária devido à sua alta diversidade e adaptabilidade a diversos ambientes (OLIVEIRA et al., 2022). Além da importância na alimentação animal, as gramíneas de *Brachiaria* spp. e *P. maximum* têm papel relevante na indústria brasileira de sementes de forrageiras tropicais, sendo o Brasil o principal exportador de sementes, abastecendo todos os países da América Latina (JANK et al., 2014).

As pastagens são fontes de forragens predominantes para alimentação de animais em pastejo no mundo e a sustentabilidade desses agroecossistemas é uma prioridade global (MICHALK et al., 2019). Uma necessidade crítica em muitas áreas de sistemas de pastagem no mundo é melhorar a resiliência, aumentando a diversidade de espécies forrageiras (TRACY et al., 2018). No entanto, em países como o Brasil, cuja área de pastagem cresceu 51% em um período de 32 anos (1985 a 2017) (PARENTE et al., 2019), cerca de 85% dos campos forrageiros são compostos apenas por gramíneas de *Brachiaria* spp. (SILVA et al., 2020a), sendo a cultivar Marandu a monocultura de maior importância, com uma área de cultivo estimada em mais de 50 milhões de hectares em 2014 (JANK et al., 2014).

Na Amazônia, as pastagens são comumente estabelecidas em áreas com solos mal drenados e/ou encharcados, e expostas a altas taxas de precipitação, que podem superar 500 mm/mês durante a estação chuvosa (MASS JUNIOR et al., 2016). Esses fatores resultam em sérios danos à produção pecuária, pela ocorrência da Síndrome da Morte do Braquiário (SMB) (PEDREIRA et al. 2019; RIBEIRO JÚNIOR et al., 2017), que causa degradação das pastagens, contribuindo para baixos rendimentos de produção de carne e leite (ERI et al., 2020). A SMB tem sido relatada em várias localidades de zonas tropicais americanas, incluindo Costa Rica (ARGEL; KELLER-GREIN, 1998), Estados da Amazônia brasileira (SILVA et al., 2018), pastagens da Colômbia, Venezuela e Guiana (CARDOSO et al., 2013a). Isso levou a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) e o Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) a investirem em pesquisas para identificar as causas e

desenvolver soluções para este problema (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; CARDOSO et al., 2014; JIMÉNEZ et al., 2020).

Estudar os mecanismos de respostas inerentes à variação natural da tolerância ao alagamento nas plantas é um passo importante para o manejo das pastagens sob encharcamento. Com base nesse foco, vários estudos foram realizados com gramíneas do gênero *Brachiaria* (DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008, CARDOSO et al., 2014; JIMÉNEZ et al., 2020) e *P. maximum* (SILVA et al., 2009; MARANHÃO et al., 2021; OLIVEIRA et al., 2022). Esses estudos são voltados, principalmente, para o conhecimento de alterações morfoagronômicas, fisiológicas e anatômicas, o que é relevante, pois essas informações subsidiam a seleção de genótipos tolerantes a solos mal drenados.

Nos gêneros *Brachiaria* e *Panicum*, há genótipos indicados para compor pastagens sujeitas ao encharcamento. *Urochloa humidicola* (Syn. *Brachiaria humidicola*) está entre as forrageiras de maior tolerância (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; CARDOSO et al., 2014), sendo importante para os sistemas acometidos pela SMB. Em *P. maximum*, cultivares como Mombaça, Massai e BRS Zuri foram apontadas para aumentar a persistência de pastagens em solos mal drenados (SILVA et al., 2009; MASS JUNIOR et al., 2016; SILVA et al., 2020b). Embora a indicação de cultivares para uso em solos encharcados e/ou alagados tenha aumentado, a identificação de genótipos que combine excelente tolerância ao encharcamento com produção de biomassa superior e qualidade nutricional ainda é uma necessidade (JIMÉNEZ et al., 2020). A efetiva seleção de genótipos tolerantes à SMB exige um método de *screening* que utilize metodologia simples, a partir da avaliação de caracteres de fácil medição. Caracteres fisiológicos são difíceis de serem avaliados, porém são importantes na identificação da tolerância a esse estresse (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; RAMOS et al., 2011; JIMÉNEZ et al., 2015). Atualmente, os métodos empregados avaliam, em geral, pequeno número de genótipos e focam na seleção para tolerância ao alagamento. O emprego de técnicas de análise multivariada e o uso de índice de seleção poderão auxiliar na definição de caracteres discriminantes de fácil medição e identificação de genótipos mais tolerantes.

O objetivo deste estudo foi classificar genótipos de gramíneas forrageiras quanto à tolerância ao alagamento do solo, após a seleção de caracteres morfoagronômicos discriminantes, avaliados em experimentos de curta duração em ambiente controlado.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Embrapa Acre, em Rio Branco, Acre, localizada na latitude 9°58'22"S, longitude de 67°48'40"W e altitude de 159 m, com médias anuais de temperatura e pluviosidade de 25,46°C e 2.022 mm, respectivamente (SOUSA, 2020).

3.2.1 Material vegetal e condições de crescimento

Entre 2019 e 2021 foram realizados quatro experimentos, em ambiente controlado (casa telada), com genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. de tolerância contrastantes à SMB (Tabela 1).

Tabela 1 - Genótipos avaliados nos experimentos com seus respectivos graus de tolerância à Síndrome da Morte do Braquiário

Espécie	Genótipo	Tolerância	Referência
Experimento 1			
<i>P. maximum</i>	Mombaça	Média	Tonato et al. (2019)
	BRS Quênia	Baixa	Tonato et al. (2019)
	PM13	Muito Baixa	Dados não publicados
	PM14	Média	Dados não publicados
	PM22	Muito Baixa	Dados não publicados
Experimento 2			
<i>P. maximum</i>	Mombaça	Média	Tonato et al. (2019)
	BRS Tamani	Baixa	Tonato et al. (2019)
	BRS Zuri	Média	Tonato et al. (2019)
	PM18	Média	Dados não publicados
	PM21	Muito Baixa	Dados não publicados
Experimento 3			
<i>B. humidicola</i>	cv. Tully	Alta	Tonato et al. (2019)
<i>B. brizantha</i>	cv. Marandu	Muito Baixa	Tonato et al. (2019)
<i>Brachiaria</i> híbrida	Cayman/BR02/1752	Alta	Pizarro et al. (2013)
<i>Brachiaria</i> híbrida	27-11	Muito Baixa	Dados não publicados
<i>Brachiaria</i> híbrida	628-10	Baixa	Dados não publicados
Experimento 4			
<i>B. humidicola</i>	cv. Tully	Alta	Tonato et al. (2019)
<i>B. brizantha</i>	cv. Marandu	Muito Baixa	Tonato et al. (2019)
<i>B. brizantha</i>	cv. Xaraés	Média	Tonato et al. (2019)
<i>Brachiaria</i> híbrida	Mulato II	Baixa	Tonato et al. (2019)
<i>B. brizantha</i>	Ub001	Baixa/Média	Dados não publicados

As plantas foram cultivadas em substrato composto por solo e areia, os quais tiveram análise química realizada separadamente no laboratório da Embrapa Acre (Tabela 2). O solo foi coletado da camada superficial (0-20 cm) de Latossolo em uma área agrícola do campo experimental da Embrapa Acre. Após peneirado e secado, foi misturado com areia lavada e seca na proporção 1:1, sem adição de adubação mineral.

Tabela 2 - Composição química do solo e da areia

Tipo	pH	P	K	Ca	Mg	H+Al	Al	MO	V	CTC
	H ₂ O	mg dm ⁻³	-----cmol _c dm ⁻³ -----				g kg ⁻¹	%	pH7	
Solo	6,91	27,64	0,75	6,25	1,25	0,71	0,01	22,44	92,11	9,01
Areia	5,90	28,66	0,16	1,72	1,02	0,19	0,01	0,36	94,05	3,11

Todos os genótipos foram obtidos por sementes, oriundas da Embrapa Gado de Corte, exceto o Ub001 que foi propagado a partir de mudas retiradas de touceiras no campo experimental da Embrapa Acre. As sementes foram germinadas em substrato de cinzas e casca de *Pinus* decomposto. Dez dias após a semeadura, três mudas uniformes e de vigor semelhante foram transferidas para vasos plásticos de 5 litros contendo 5 kg de substrato. As mudas do Ub001 foram coletadas (perfilhos com 10 cm e mesmo número de folhas) e plantadas em triplicata diretamente nos vasos no dia do transplântio dos genótipos estabelecidos por sementes. Após dez dias, as plantas foram desbastadas para uma por parcela, mantendo apenas a planta mais vigorosa e uniforme entre vasos. As plantas cresceram por mais dez dias até a imposição dos regimes hídricos. Antes do início dos diferentes tratamentos hídricos, todos os vasos foram irrigados até atingirem massa de água a 90% da capacidade de vaso, por meio do monitoramento diário com auxílio de balança digital. Essa porcentagem foi calculada a partir da massa de água retida a 100% da capacidade de vaso.

A capacidade de vaso foi verificada antes do início de cada experimento por meio de drenagem gravimétrica. Em quatro vasos, 5 kg de substrato seco foram depositados sobre 500 g de brita de granulometria de 19 mm a 25 mm. Os vasos foram pesados, para registro do peso inicial (PI). Em seguida, adicionou-se água nos vasos até o ponto de total saturação do substrato. Os vasos foram deixados sobre bancada para livre drenagem, sendo pesados a cada 2 horas durante as primeiras 10 horas, com última pesagem após 24 horas. A partir de 6 horas de drenagem verificou-se estabilidade no peso. Para evitar que o substrato perdesse água por

evapotranspiração, os vasos foram vedados com plástico filme. Após a drenagem total da água, os vasos foram pesados novamente, sendo registrado o peso final (PF). A capacidade de vaso (CV) foi determinada pela expressão $CV = (PF - PI)$.

Os Experimentos 1 e 3 foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado e os Experimentos 2 e 4 em delineamento de blocos casualizados, todos com combinação fatorial de 5 genótipos por duas condições hídricas (não alagado e alagado), com quatro repetições. Aos vinte dias após o transplântio, os genótipos foram submetidos aos dois tratamentos hídricos: nos Experimentos 1 e 3, o tratamento não alagado (controle) foi mantido a 90% da capacidade de vaso e, ao tratamento alagado, imposta uma lâmina d'água de 3 cm acima da superfície do solo. Nos Experimentos 2 e 4, o tratamento controle foi mantido a 80% da capacidade de vaso e o alagado com 120% de massa de água (cerca de 1 cm de lâmina d'água acima da superfície do solo). Os níveis de 80, 90 e 120% da capacidade de vaso foram determinados como uma fração dos 100% da CV. No tratamento alagado, a drenagem da água foi impedida pela colocação dos vasos dentro de outros recipientes com dreno vedado com saco plástico.

Em cada experimento, registrou-se a temperatura e umidade do interior da casa telada e calculou-se o déficit de pressão de vapor conforme a equação de Tetens (1930). As informações destas medidas estão expressas em médias diárias e estão disponíveis no Apêndice A.

Caracteres morfoagronômicos, índice SPAD, dano de membrana, conteúdo relativo de água e caracteres fisiológicos, relacionados a trocas gasosas foram coletados em plantas com 21 dias de crescimento sob as condições não alagada e alagada. Como referência, esse período de tratamentos foi estabelecido conforme metodologia desenvolvida pelo CIAT (RAO et al., 2007).

3.2.2 Caracteres morfoagronômicos e índice SPAD

Foi realizada a contagem do número de folhas verdes, amareladas e secas, em folhas totalmente expandidas por vaso, as quais foram somadas para obtenção do número total de folhas. O número de perfilhos vivos e mortos foi obtido pela contagem dos perfilhos verdes e secos por vaso, respectivamente.

A taxa de alongamento foliar foi obtida conforme Dias-Filho e Carvalho (2000). O índice SPAD (*Soil Plant Analysis Development*) foi averiguado com três medições

consecutivas no terço médio de três folhas totalmente expandidas com um medidor indireto de clorofila Minolta SPAD-502 (MINOLTA, 1989).

As massas secas da folha, colmo e raiz foram determinadas com o corte da parte aérea rente ao solo e separação das folhas e colmos na junção da lígula. O substrato foi retirado das raízes com água corrente. O material foi seco em estufa a 65 °C e pesado após 72 horas. A massa seca total foi verificada pela soma das massas secas da folha, colmo e raiz.

3.2.3 Dano de membrana e conteúdo relativo de água

O dano de membrana e conteúdo relativo de água foram analisados apenas nos Experimentos 1 e 3. Tais análises foram executadas conforme descrito em Liu et al. (2015), com modificações.

Para avaliar o dano de membrana (DM), dez discos foliares foram retirados de uma folha totalmente expandida. Os discos foram imersos em 10 mL de água deionizada por 8 horas. Em seguida, a condutividade da suspensão foi mensurada utilizando-se um condutímetro de bancada calibrado em solução padrão, onde foi realizada a medida, obtendo-se a primeira condutividade (C1). Posteriormente, estes discos foram colocados em banho-maria a 100 °C por 1h. Após o resfriamento foi realizada nova medição da condutividade elétrica (C2). Ao final, o dano de membrana foi calculado da seguinte forma: $DM = (C1/C2) \times 100$.

Na análise do conteúdo relativo de água (CRA), foram pesados 100 mg de discos foliares retirados da mesma folha utilizada na análise de DM para obtenção da massa fresca (MF). Em placa de Petri, tais discos foram imersos em 20 mL de água deionizada por 24h a 4 °C no escuro. Passado este período, os discos foram pesados para obtenção da massa túrgida (MT). Em seguida, os discos foram acondicionados em estufa a 65 °C com circulação forçada de ar até apresentarem massa constante, sendo então pesados para obtenção da massa seca (MS). Por fim, o CRA foi calculado pela expressão: $CRA = (MF - MS/MT - MS) \times 100$.

3.2.4 Caracteres fisiológicos de trocas gasosas

As avaliações de trocas gasosas foram realizadas sempre no período da manhã, entre 9 h e 11 h, utilizando um analisador de gás infravermelho (IRGA; modelo portátil

LI- 6400xt, LI-COR Biosciences Inc., Lincoln, Nebraska, USA). As leituras por este aparelho, foram feitas em uma lâmina foliar jovem totalmente expandida. A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) da câmara de leitura foi mantida a $1200 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a concentra\u00e7\u00e3o atmosf\u00e9rica de CO_2 a 400 ppm e a temperatura a $30 \text{ }^\circ\text{C}$. Foram avaliadas a fotoss\u00edntese (assimila\u00e7\u00e3o de CO_2) (P_N), condut\u00e2ncia estom\u00e1tica (g_s), transpira\u00e7\u00e3o foliar (E) e concentra\u00e7\u00e3o intercelular de CO_2 (C_i). Pela raz\u00e3o P_N/C_i e P_N/E , calculou-se a efici\u00eancia de carboxila\u00e7\u00e3o (EC) e efici\u00eancia no uso da \u00e1gua (EUA), respectivamente.

3.2.5 An\u00e1lise de dados

Todas as an\u00e1lises foram realizadas usando o software R, vers\u00e3o 4.1.3 (R Core Team, 2022).

3.2.5.1 *An\u00e1lise de vari\u00e2ncia*

O pacote ExpDes vers\u00e3o 1.2.2 (FERREIRA et al., 2021) foi utilizado para averigua\u00e7\u00e3o de normalidade dos res\u00edduos e homogeneidade das vari\u00e2ncias, seguido de an\u00e1lise de vari\u00e2ncia pelo teste F a 5% de signific\u00e2ncia, com conseq\u00fcente estudo do desdobramento das intera\u00e7\u00f5es entre os fatores (regimes h\u00eddricos x gen\u00f3tipos), tendo como principal foco verificar diferen\u00e7as dos efeitos dos tratamentos h\u00eddricos dentro de cada gen\u00f3tipo.

3.2.5.2 *Sele\u00e7\u00e3o de caracteres e diverg\u00eancia gen\u00e9tica*

Para selecionar vari\u00e1veis e avaliar a dist\u00e2ncia entre os gen\u00f3tipos, realizou-se an\u00e1lise de componentes principais (PCA) no pacote FactoMineR vers\u00e3o 2.4 (HUSSON et al., 2020). As an\u00e1lises foram feitas com dados das diferen\u00e7as percentuais m\u00e9dias (DPM) entre as plantas do tratamento controle (TC) e alagado (TA) de um mesmo gen\u00f3tipo ($\text{DPM} = \text{TA} \cdot 100 / \text{TC}$), para todas as vari\u00e1veis, exceto n\u00famero total de folhas e massa seca total.

Ap\u00f3s realizar a PCA com todas as vari\u00e1veis, procedeu-se \u00e0 sele\u00e7\u00e3o de vari\u00e1veis, tendo como principal crit\u00e9rio a reten\u00e7\u00e3o da vari\u00e2ncia obtida nos dois primeiros componentes principais acima de 70%. Essa porcentagem de explica\u00e7\u00e3o

tem sido um critério comumente acatado entre os estudos (BRUNETTI et al., 2020; SIVAKUMAR et al., 2020; SEYMEN, 2021). Adicionalmente, considerou-se a importância biológica e/ou a facilidade de avaliação. Assim, variáveis de difícil avaliação e/ou de baixa importância biológica foram eliminadas, sempre que possível.

A partir dos escores dos genótipos para os dois primeiros componentes principais, as distâncias Euclidianas médias padronizadas foram calculadas por meio da função R *dist* e usadas para gerar agrupamento pelo método de otimização de Tocher no pacote *MultivariateAnalysis* versão 0.4.4 (AZEVEDO, 2021).

3.2.5.3 *Ranqueamento dos genótipos*

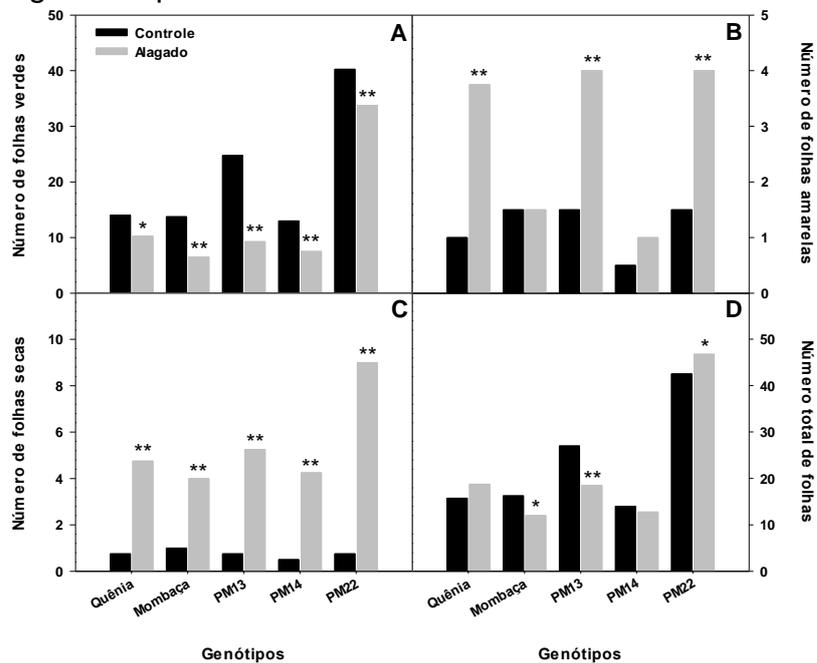
Os genótipos foram classificados pelo índice de soma de postos (MULAMBA; MOCK 1978), com auxílio da função R *rank*, utilizando separadamente dois conjuntos de variáveis selecionadas na PCA: variáveis morfoagronômicas (VMA) e variáveis morfoagronômicas + fisiológicas (VF). Coeficientes de correlação de Spearman entre a soma dos postos de VMA, VF e VMA + VF foram obtidos com auxílio da função R *cor.test*.

3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.3.1 Respostas morfoagronômicas

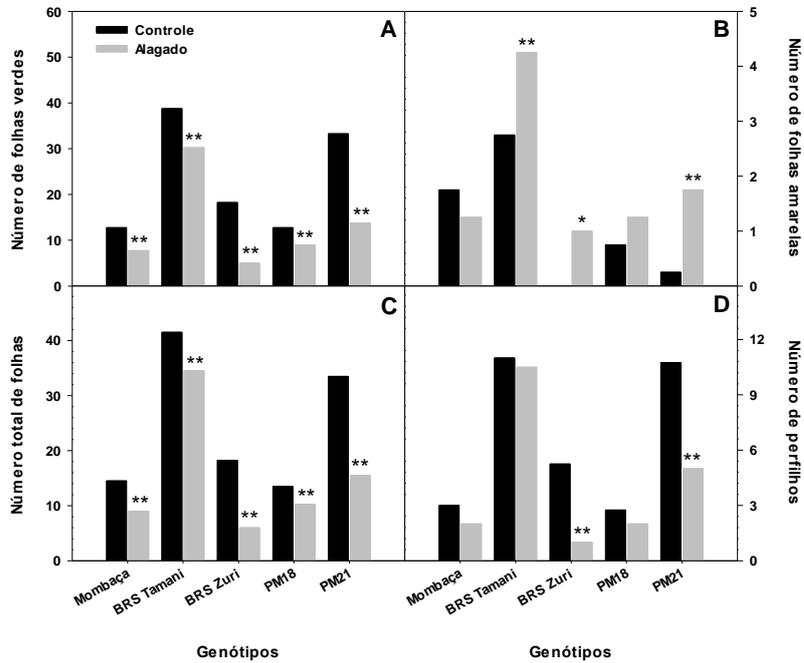
Todos os genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. tiveram redução do número de folhas verdes quando submetidos ao alagamento (Figura 1A, 2A, 3A e 4A). O número total de folhas também diminuiu nos genótipos de *P. maximum* (Figura 2C) e nos de *Brachiaria* spp. (Figura 4C) nos Experimentos 2 e 4, respectivamente. Por outro lado, o número total de folhas nos genótipos de *P. maximum* cv. BRS Quênia e PM14, (Figura 1D), assim como no acesso de *B. brizantha* Ub001 (Figura 3D), não diferiu quando o genótipo foi comparado com ele mesmo entre os tratamentos controle e alagado.

Figura 1 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número total de folhas (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



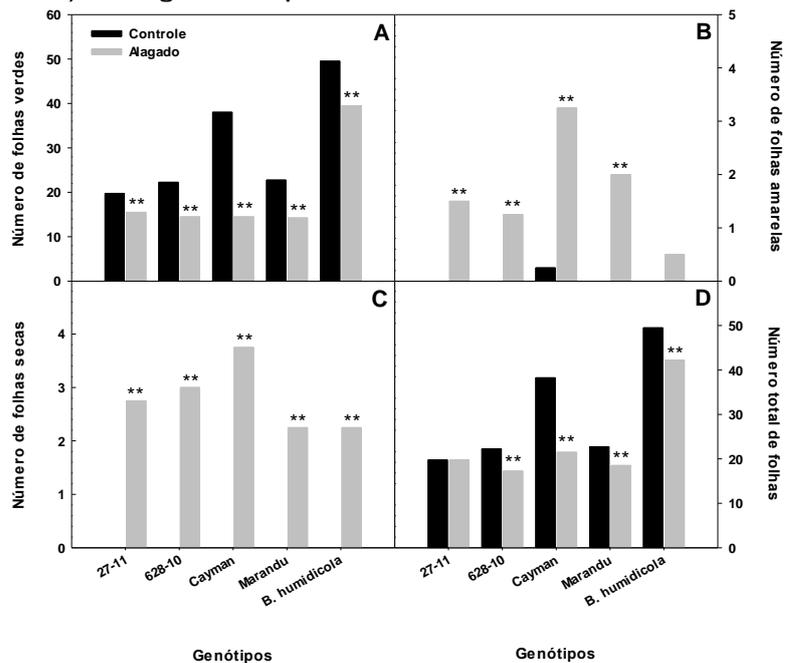
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE B.

Figura 2 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número de perfilhos (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2



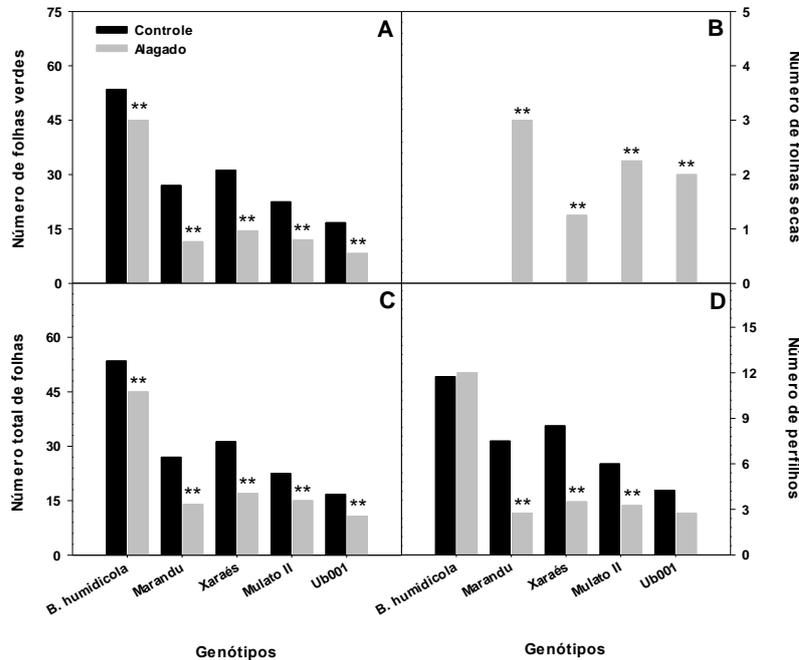
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE C

Figura 3 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número total de folhas (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3



** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE D

Figura 4 - Número de folhas verdes (A), número de folhas secas (B), número total de folhas (C) e número de perfilhos (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4



** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE E

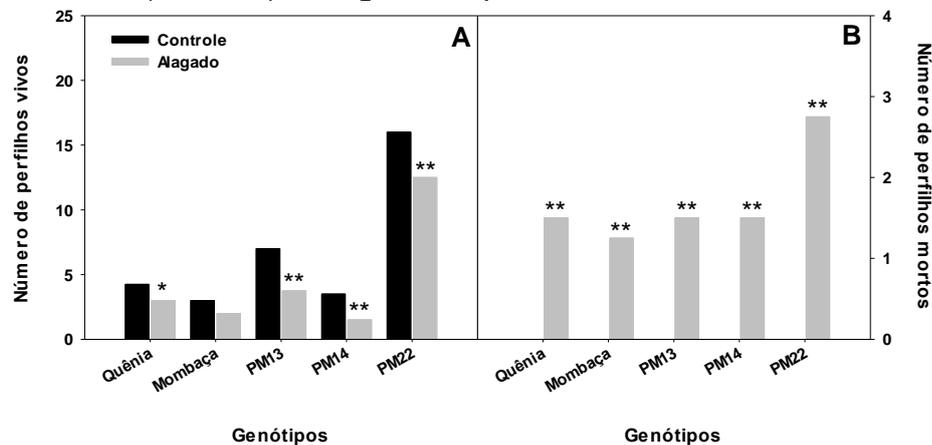
Os genótipos Mombaça, PM14, PM18 e *B. humidicola*, sob alagamento, não apresentaram incremento ($p > 0,05$) no número de folhas amarelas (Figura 1B, 2B e 3B). No Experimento 2, com *P. maximum*, não foram verificadas folhas secas no tratamento não alagado. Nos demais ensaios, esse sintoma esteve presente em todos os genótipos, exceto na *B. humidicola* testada no Experimento 4 (Figura 1C, 3C e 4B). Senescência foliar como consequência à condição de alagamento foi reportada em *P. maximum* cv. Massai e cv. BRS Tamani (MARANHÃO et al., 2021) e em genótipos de *B. brizantha* e *Brachiaria ruziziensis* (CARDOSO et al., 2013b). Contudo, esse sintoma não foi observado em *B. humidicola*, sendo um aspecto bem regulado e inerente a gramíneas tolerantes ao alagamento do solo (CARDOSO et al., 2014).

O perfilhamento é um indicador de vigor e persistência de plantas forrageiras e pode ser afetado por fatores ambientais (OLIVEIRA et al., 2022). Dependendo do tempo de exposição ao alagamento, as gramíneas podem ou não ser afetadas quanto ao perfilhamento (PLOSCHUK et al., 2017). Nesse estudo, houve morte de perfilhos apenas no Experimento 1 (Figura 5B). Nos ensaios com *P. maximum* não houve

diferença significativa ($p > 0,05$) para número de perfilhos vivos entre tratamentos controle e alagado no Mombaça, Tamani e PM18 (Figura 2D e 5A).

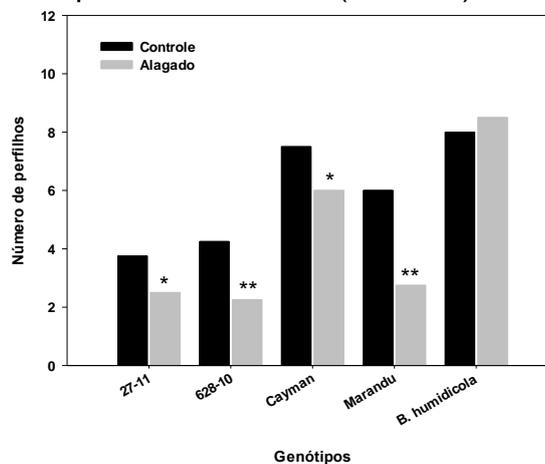
Nos experimentos com *Brachiaria* spp., houve redução significativa ($p < 0,01$ e $p < 0,05$) do número médio de perfilhos em todos os genótipos sob alagamento, exceto em *B. humidicola* e Ub001 (Figura 4D e Figura 6). Corroborando este estudo, Beloni et al. (2017) e Caetano e Dias-Filho (2008) verificaram considerável redução do perfilhamento da cultivar Marandu e dos acessos B166 e B163 de *B. brizantha* quando cultivados sob alagamento do solo, respectivamente.

Figura 5 - Número de perfilhos vivos (A) e número de perfilhos mortos (B) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE B

Figura 6 - Número de perfilhos em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo a 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3

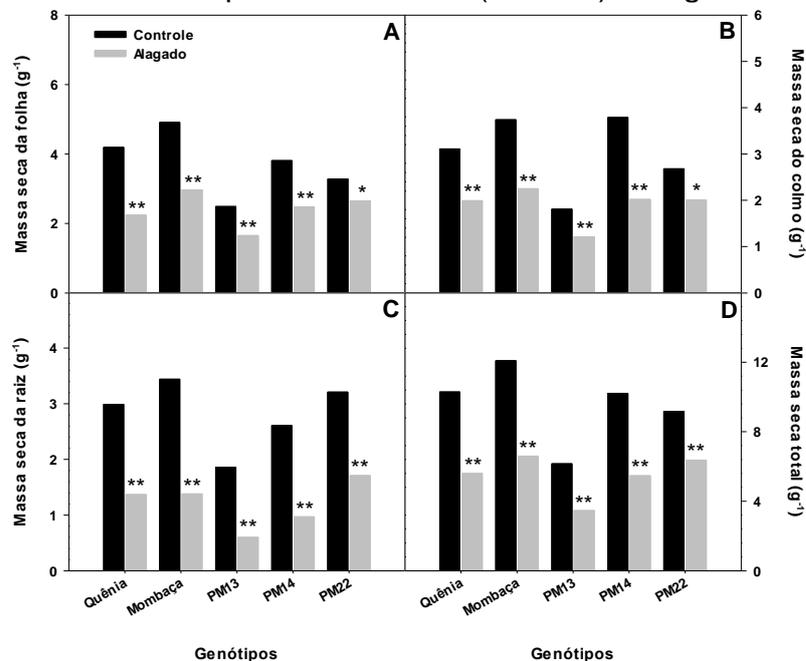


* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE D

Houve redução significativa ($p < 0,01$ e $p < 0,05$) nos quatro atributos de massa seca em praticamente todos os genótipos de *P. maximum* cultivados sob alagamento, excetuando a massa seca do colmo no Experimento 2, cujo Mombaça não expressou diferença entre tratamentos hídricos e o Tamani teve maior produção sob estresse (Figuras 7A, 7B, 7C e 7D; Figuras 8A, 8B, 8C e 8D).

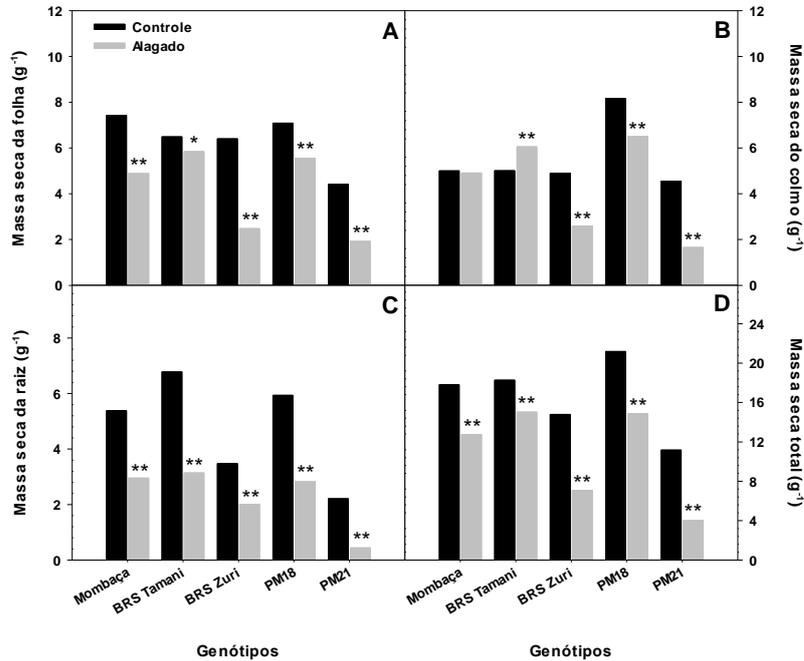
O alagamento já vem sendo estudado como um estresse que afeta negativamente a produção de massa seca nos órgãos da parte aérea e raiz de algumas espécies de gramíneas forrageiras (DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008). Em *P. maximum*, foi verificada redução na cultivar Tanzânia, mas não na cv. Massai (SILVA et al., 2009; MASS JUNIOR et al., 2016). Em *B. brizantha*, a massa seca das cultivares Marandu, Piatã e Xaraés diminuiu sob alagamento (MASS JUNIOR et al., 2016). Essa perda de massa seca como consequência do alagamento na cv. Marandu e cv. Xaraés corrobora com os resultados desse estudo (Figuras 9 e 10).

Figura 7 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



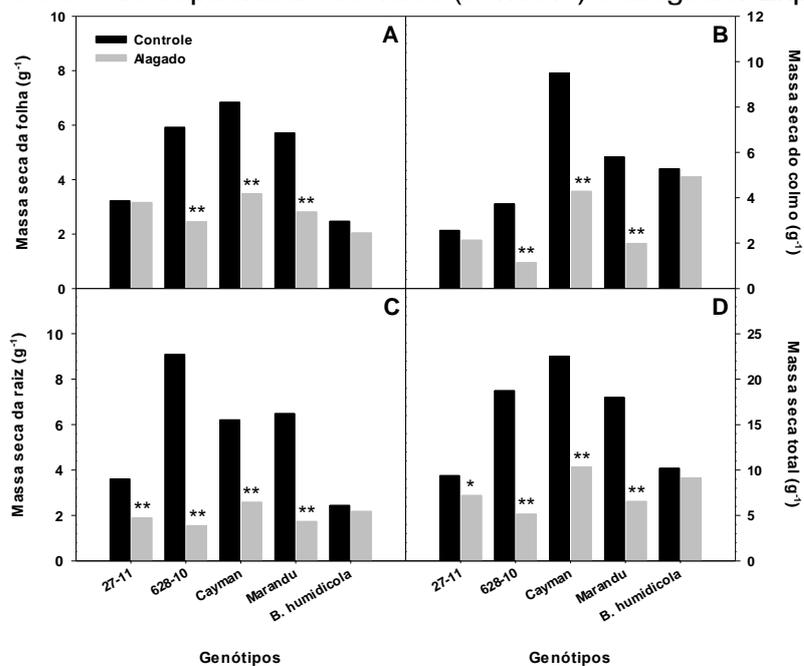
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. Análise de variância no APÊNDICE F.

Figura 8 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2



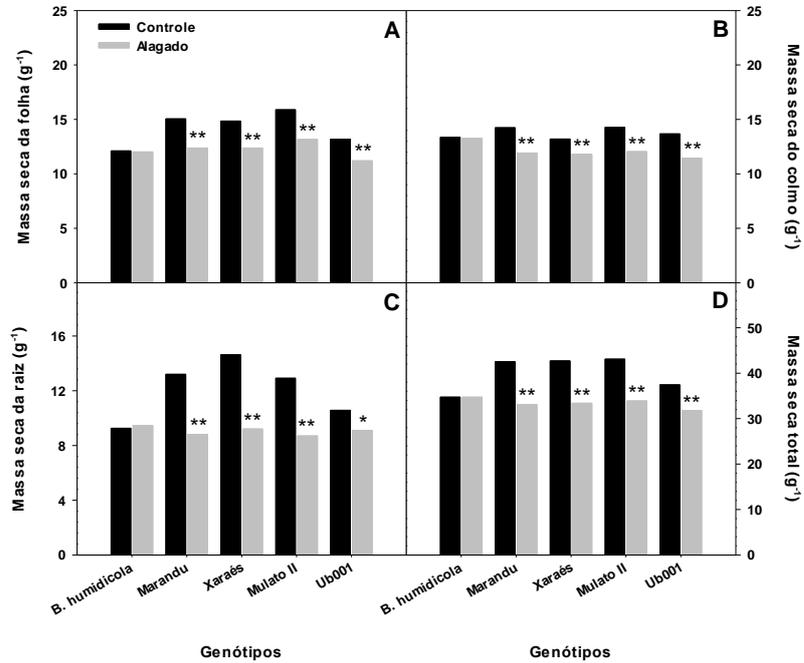
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE G.

Figura 9 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo a 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3



* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE H.

Figura 10 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4



* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE I.

Forrageiras consideradas tolerantes a solos alagados, mesmo quando expostas a essa condição adversa, podem sofrer redução de até 30% na biomassa (CARDOSO et al., 2014; IMAZ et al., 2015). É o caso de acessos de *B. humidicola*, com tendência de queda na produção de massa seca em condições de alagamento (CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014). Porém, essa redução em *B. humidicola* não foi verificada nesse estudo, onde observou-se equivalência entre tratamentos controle e alagado em todos os caracteres de produção de massa seca (Figuras 9 e 10). Também não foi verificada diferença estatística significativa ($p > 0,05$) para o híbrido 27-11 entre os tratamentos controle e alagado para produção de massa seca da folha e do colmo no Experimento 3 (Figuras 9A e 9B).

Uma questão importante a ser considerada em plantas cultivadas sob solo alagado envolve o sistema radicular: em condições de alagamento, a massa seca da raiz em *B. humidicola* aumenta à medida que o crescimento radicular progride (JIMÉNEZ et al., 2020). Essa observação foi descrita como sendo particularmente importante para alagamento transitório, depois que o nível da água recua, dado que raízes com crescimento profundo podem absorver mais água e outros recursos para

apoiar a recuperação da planta, enquanto as camadas superiores do solo secam. Nesse estudo, a diminuição da massa seca da raiz, como resposta ao alagamento, foi quase unânime entre os genótipos, não ocorrendo apenas na *B. humidicola*. Da mesma forma, Mass Junior et al. (2016) também observaram que a *B. humidicola* cv. Tupi e cv. Llanero não tiveram redução na massa seca radicular pelo alagamento, sendo argumentado como um quesito relevante ao estabelecer uma pastagem na região amazônica brasileira.

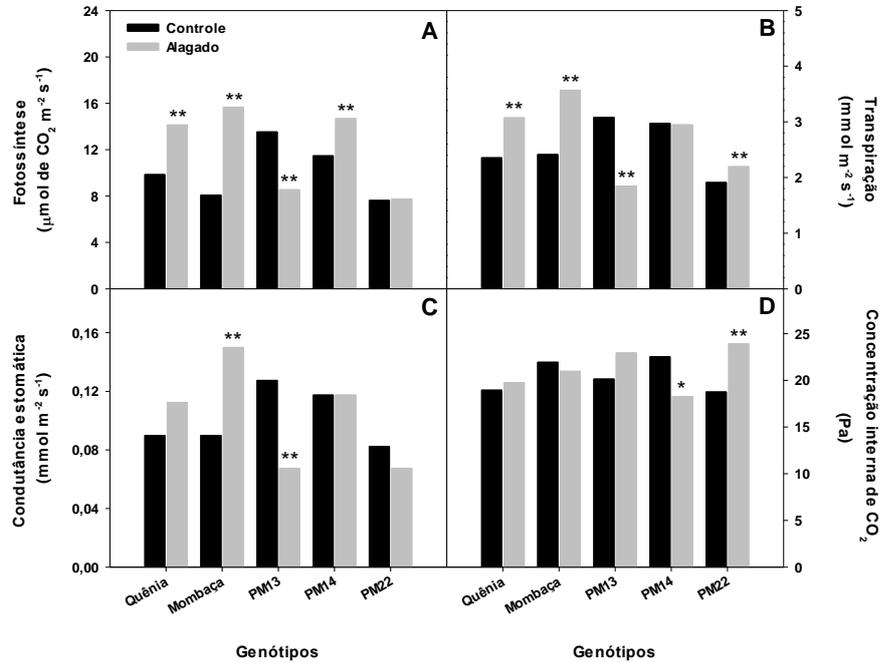
3.3.2 Resposta fisiológica

Nos genótipos de *P. maximum*, analisados no Experimento 1, verificou-se redução significativa ($p < 0,01$) da fotossíntese, transpiração e condutância estomática apenas no PM13 quando submetido ao alagamento do solo (Figura 11A, 11B e 11C). Nos demais genótipos, esses atributos foram iguais ($p > 0,05$) entre tratamentos hídricos ou aumentaram ($p < 0,01$) em resposta ao alagamento. Destaque foi verificado para o Mombaça, que teve 69% de aumento médio entre os três caracteres e para o PM14, que, além de apresentar eficiência na fotossíntese, transpiração e condutância estomática, teve baixa concentração interna de CO_2 ($p < 0,05$), sob solo alagado (Figura 11D). Tais genótipos ainda demonstraram maior eficiência de carboxilação e uso da água no tratamento alagado ($p < 0,05$) (Figura 12A, 12B).

No Experimento 2, não houve diferença significativa ($p > 0,05$) entre tratamentos hídricos no Mombaça para fotossíntese, transpiração e condutância estomática. Os demais genótipos tiveram estes atributos significativamente ($p < 0,01$) reduzidos em função do alagamento (Figura 13A, 13B e 13C).

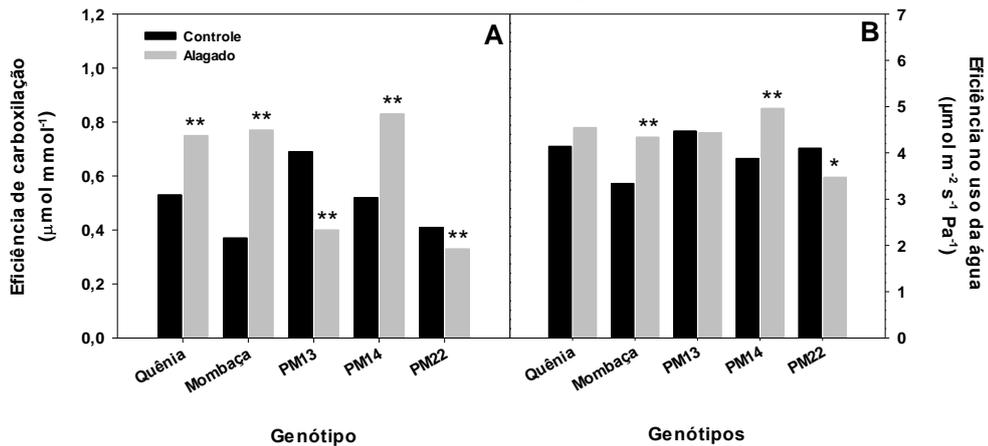
Apenas o Tamani teve menor ($p < 0,01$) concentração interna de CO_2 sob alagamento, comparado ao controle (Figura 13D). Essa baixa concentração interna de CO_2 não foi resultado do uso desse gás na atividade fotossintética (Figura 13A), mas sim de condutância estomática reduzida (Figura 13C). Adicionalmente, os baixos valores de concentração interna de CO_2 e transpiração, sob alagamento, contribuíram para que o Tamani apresentasse boa eficiência de carboxilação e uso da água (Figura 14A e 14B).

Figura 11 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO₂ (D) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



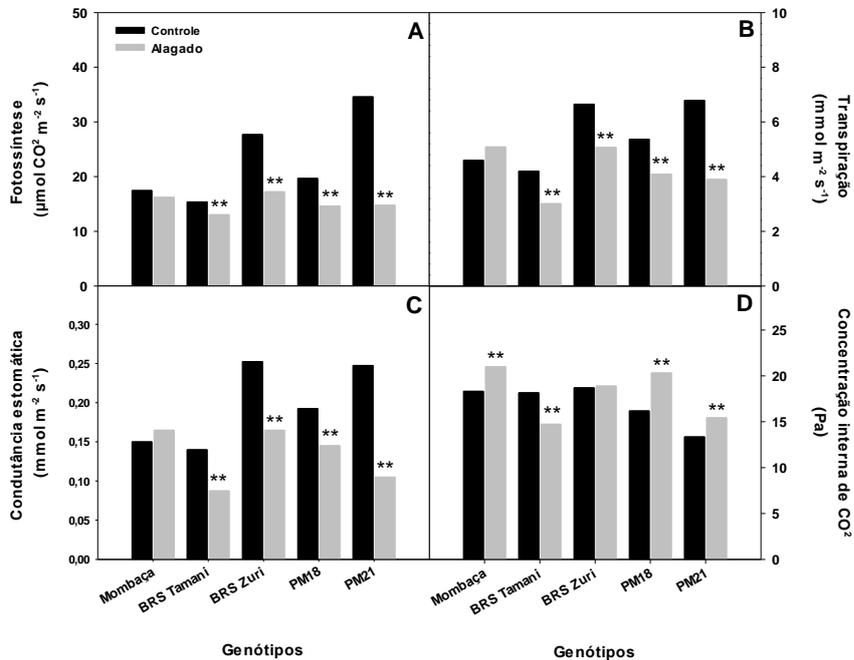
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE J.

Figura 12 - Média da eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



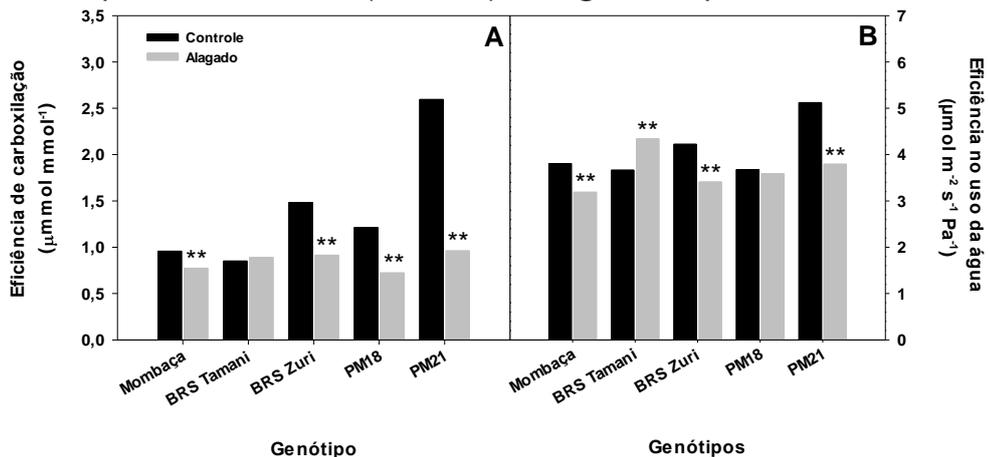
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE J.

Figura 13 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C), concentração interna de CO₂ (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2



** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE K.

Figura 14 - Eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de *P. maximum* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2



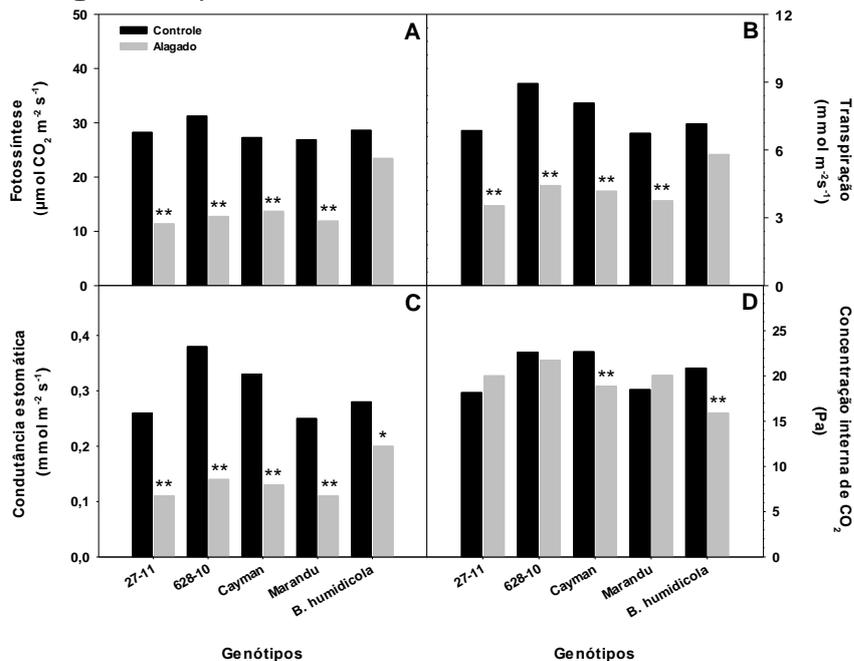
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1 % de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE K.

No Experimento 3, apenas a *B. humidicola* não teve os atributos de fotossíntese e transpiração ($p > 0,05$) afetados pelo estresse (Figura 15A e 15B). As plantas alagadas desta forrageira também não diferiram ($p > 0,05$) das plantas controle na

eficiência de carboxilação e no uso da água (Figura 16A e 16B). *B. humidicola*, assim como a cv. Cayman tiveram baixa concentração interna de CO₂ no tratamento alagado ($p < 0,01$), comparado ao controle (Figura 15D).

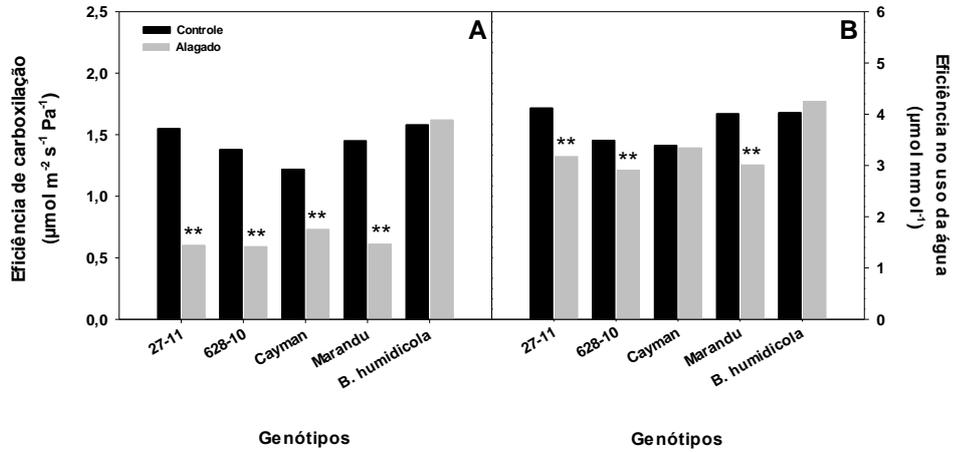
No Experimento 4, a condição de alagamento teve como efeito a redução significativa ($p < 0,01$) da fotossíntese e condutância estomática (Figura 17A e 17C), bem como da eficiência de carboxilação (Figura 18). Em relação à transpiração, os genótipos Marandu, Xaraés, Mulato II e Ub001 foram significativamente ($p < 0,01$) afetados pelo alagamento, mas a *B. humidicola* manteve igualdade entre plantas controle e alagadas (Figura 17B).

Figura 15 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO₂ (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3



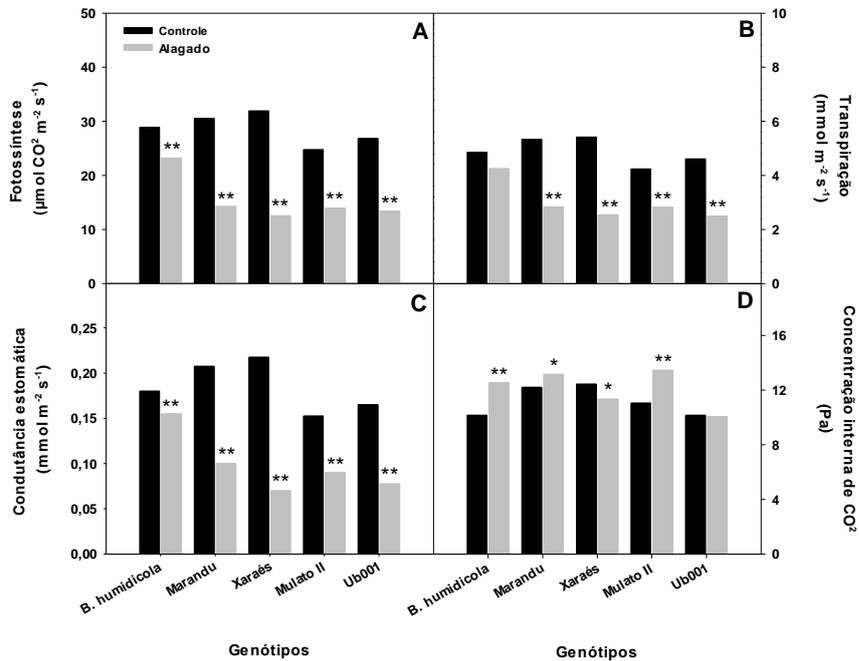
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE L.

Figura 16 - Eficiência no uso da água (A) e eficiência de carboxilação em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3



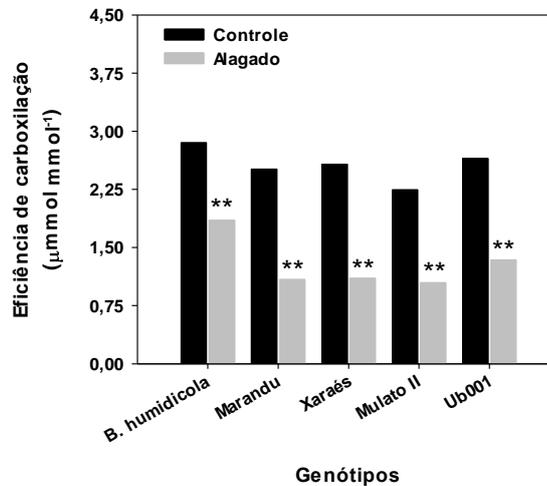
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE L.

Figura 17 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO_2 (D) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4



* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 5% e 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE M.

Figura 18 - Eficiência de carboxilação de cinco genótipos em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4



**.: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Análise de variância no APÊNDICE M.

A *B. humidicola* ($p < 0,01$), assim como a cv. Marandu ($p < 0,05$) e o Mulato II ($p < 0,01$) tiveram concentração interna de CO_2 significativamente maior nas plantas sob estresse por alagamento (Figura 17D), mostrando que a atividade fotossintética desses genótipos poderia ser melhorada sob alagamento, pois havia suprimento disponível.

O aumento da fotossíntese no Mombaça, Quênia e PM14 sob alagamento não era esperado, de modo que nessas condições as plantas tendem a diminuir a capacidade fotossintética (LIU et al., 2014). A maior fotossíntese desses genótipos em condições de alagamento não se refletiu em aumento de biomassa (Figura 7). Apesar de contraditório, esse tipo de resposta já foi reportada, a exemplo do trigo, que não foi afetado por 14 dias alagamento em vários caracteres fisiológicos, incluído a fotossíntese, mas teve massa seca da parte aérea e de raiz reduzida, atingindo 75% do controle (PLOSCHUK et al., 2018). Também no trigo, San Celedonio et al. (2017) relataram resultados concordantes em plantas de 45 dias submetidas a 15 dias de alagamento, não sendo verificadas diferenças na fotossíntese, com concomitante redução na biomassa da parte aérea ao final do estresse.

Fato contrário ocorreu em *B. humidicola*, no Experimento 3, pois não foi verificada diferença significativa da fotossíntese entre plantas controle e alagadas, assim como não foi observada diferença na produção de massa seca entre os dois tratamentos hídricos (Figura 9). No Experimento 4, essa espécie teve a fotossíntese reduzida, mas preservou a produção de massa seca (Figura 10). Isso mostra que mesmo reduzindo a fotossíntese sob alagamento, até certo ponto, a *B. humidicola*

mantém a produção de biomassa em níveis normais. Dias-Filho e Carvalho (2000) também não verificaram diferença na fotossíntese líquida entre plantas controle e alagadas de *B. humidicola* avaliadas após 14 dias de alagamento contínuo.

Nos demais genótipos de *Brachiaria* spp., foi observado redução significativa na fotossíntese concomitante à diminuição na produção de massa seca (exceto na massa seca da folha e colmo do híbrido 27-11, no Experimento 3). Resultados semelhantes foram verificados em plantas da cultivar Marandu, sob alagamento (DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008).

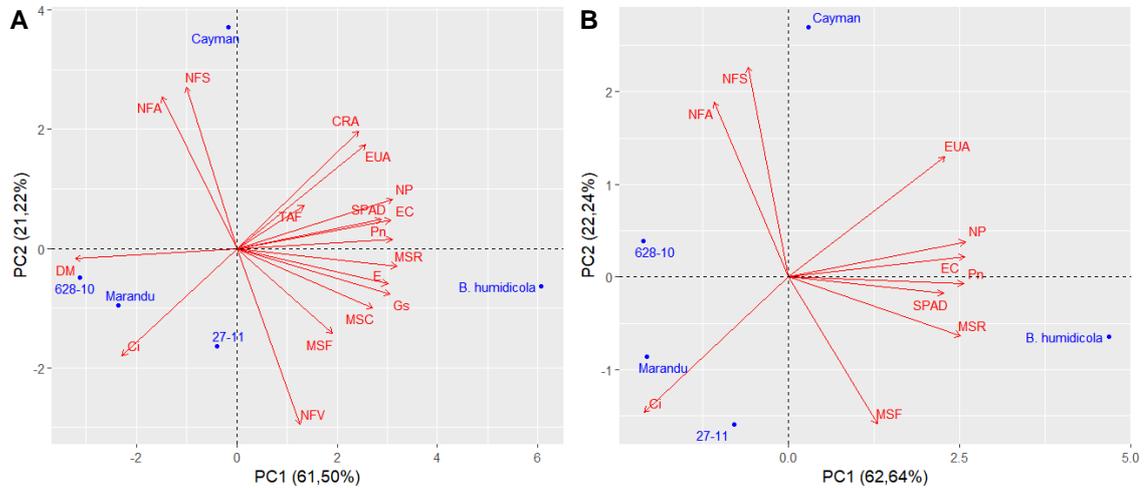
Em estudos com *B. brizantha*, foi verificado que o alagamento causou diminuição na fotossíntese e no acúmulo de amido nas folhas, resultado que sugere redução na atividade fotossintética por mecanismo não estomático (RAMOS et al., 2011). Outro fator não estomático que causa limitação na fotossíntese é a diminuição no conteúdo de clorofila (SUN et al., 2018), que nesse estudo foi constatado por meio de reduções do verdor foliar via índice SPAD (APÊNDICE N, O, P e Q).

Além disso, na maior parte dos casos em que a fotossíntese foi reduzida pelo alagamento, também houve diminuição na condutância estomática e eficiência de carboxilação, mostrando que fatores estomáticos e não estomáticos foram preponderantes para redução da atividade fotossintética. Sob alagamento, o fechamento estomático pode ocorrer como causa do desequilíbrio no estado hídrico, devido a uma capacidade reduzida de absorção de água por raízes danificadas (presumivelmente hipóxicas) (PLOSCHUK et al., 2017).

3.3.3 Seleção de caracteres e análise de agrupamento

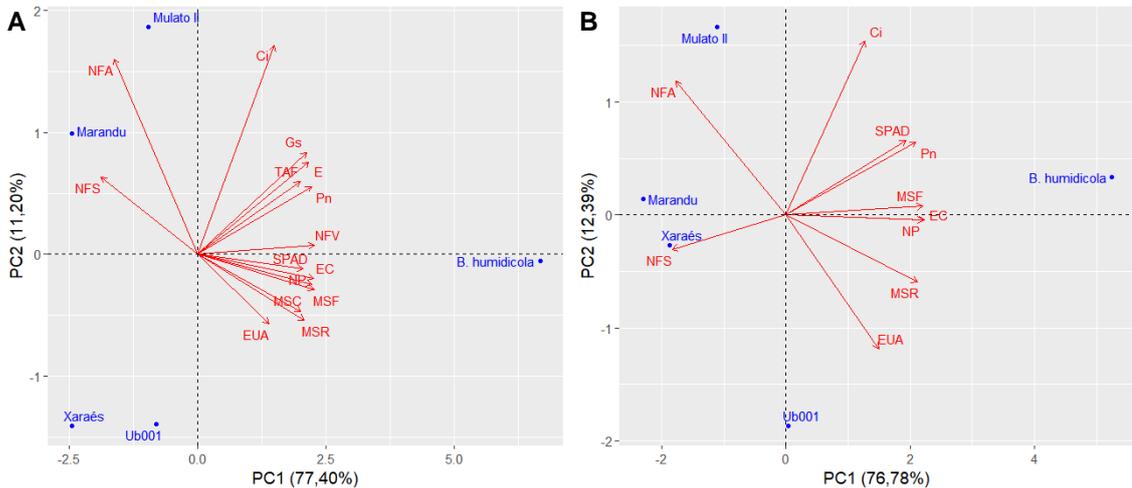
Os dois primeiros componentes do conjunto de dados contendo todos os caracteres acumularam de 75,17% a 88,60% da variação total (Figuras 19A, 20A, 21A e 22A), indicando que a interpretação gráfica pode ser realizada com base na dispersão bidimensional. Na análise de componentes principais (PCA), a maior parte da variação dos dados deve ser explicada pelos dois ou três primeiros componentes principais (LEVER et al., 2017), os quais devem reunir, preferencialmente, 80% ou mais da variação original contida nos dados (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2004), permitindo a avaliação visual dos gráficos de dispersão bi ou tridimensionais. No entanto, o mínimo de 70% da variação total acumulada nos dois ou três primeiros componentes principais também é um critério comumente considerado nos estudos

Figura 21 - Dispersão bidimensional de cinco genótipos de *Brachiaria* spp., avaliados no Experimento 3, segundo escores dos componentes principais (PC1 e PC2) obtidos com todas as variáveis morfoagronômicas e fisiológicas (A) e apenas com as variáveis selecionadas (B)



Variáveis: número de folhas verdes (NFV); número de folhas amarelas (NFA); número de folhas secas (NFS); número de perfilhos (NP), taxa de alongamento foliar (TAF); índice SPAD (SPAD); dano de membrana (DM); conteúdo relativo de água (CRA); massa seca da folha (MSF); massa seca do colmo (MSC); massa seca da raiz (MSR); fotossíntese (Pn); transpiração (E); condutância estomática (Gs); concentração interna de CO₂ (Ci); eficiência de carboxilação (EC); eficiência no uso da água (EUA).

Figura 22 - Dispersão bidimensional de cinco genótipos de *Brachiaria* spp., avaliados no Experimento 4, segundo escores dos componentes principais (PC1 e PC2) obtidos com todas as variáveis morfoagronômicas e fisiológicas (A) e apenas com as variáveis selecionadas (B)



Variáveis: número de folhas verdes (NFV); número de folhas amarelas (NFA); número de folhas secas (NFS); número de perfilhos (NP), taxa de alongamento foliar (TAF); índice SPAD (SPAD); massa seca da folha (MSF); massa seca do colmo (MSC); massa seca da raiz (MSR); fotossíntese (Pn); transpiração (E); condutância estomática (Gs); concentração interna de CO₂ (Ci); eficiência de carboxilação (EC); eficiência no uso da água (EUA).

O descarte de variáveis teve como principal critério a preservação da variância retida nos dois primeiros componentes principais, mantendo um grau de explicação acima de 70%. Entre os caracteres avaliados, número de folhas verdes, massa seca do colmo, taxa de alongamento foliar, conteúdo relativo de água, dano de membrana, transpiração e condutância estomática foram descartados.

Após o descarte das variáveis, o acúmulo da variância nos dois primeiros componentes principais foi levemente reduzido no Experimento 1 (2,13%) (Figuras 19A e 19B) e no Experimento 4 (3,20%) (Figuras 22A e 22B); contudo, a explicação foi mantida acima de 70%. Nos Experimentos 2 e 3 (Figuras 20 e 21), a variância acumulada nos dois primeiros componentes principais teve incremento de 2,16% e 0,57%, respectivamente. Esses resultados reforçam o adequado descarte das variáveis, o qual não ocasionou perda de informação relevante para discriminação dos genótipos.

O descarte das variáveis pela dificuldade de avaliação foi feito considerando o uso dessas variáveis em etapas de seleção com grande número de genótipos. Porém, parte dos caracteres fisiológicos foram mantidos nesta etapa do processo pela sua importância biológica.

A taxa de alongamento foliar, apesar de descrita como um indicador de tolerância a solos alagados em gramíneas de *Brachiaria* (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000), é uma característica que deve ser avaliada diariamente, sendo seu uso de difícil execução na avaliação de centenas ou milhares de genótipos.

O dano de membrana e conteúdo relativo de água têm importância biológica, pois expressam a integridade e o murchamento celular (SEYMEN, 2021). Porém, as análises desses caracteres envolvem técnicas laboratoriais trabalhosas e morosas, o que dificulta o uso em grandes amostras. Caracteres fisiológicos de trocas gasosas também são biologicamente importantes, mas seu uso é limitado pela quantidade de genótipos a serem avaliados.

Embora a massa seca de raiz seja uma característica que exige esforço adicional no processo de lavagem da retirada do solo, seu uso tem grande importância biológica para plantas cultivadas sob solo alagado, pois nesse órgão ocorrem diversas alterações, como formação de aerênquimas e suberização de células da exoderme, os quais são critérios empregados para avaliar genótipos de *Brachiaria* sob alagamento (JIMÉNEZ et al., 2015).

O número de folhas amarelas e secas são bons indicadores dos efeitos do alagamento, além de serem características observada em plantas não tolerantes à SMB (ANDRADE; VALENTIM, 2007). A massa seca da parte aérea, principalmente, de folhas e o perfilhamento são caracteres de fácil medição e têm sido avaliados em gramíneas forrageiras cultivadas em vasos com solo alagado (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; OLIVEIRA et al., 2022).

A relação entre caracteres pode ser observada pelo ângulo dos vetores de duas variáveis na dispersão gráfica da PCA (YAN; KANG 2002). Assim, nas Figuras 19, 20, 21 e 22, quando um par de variáveis apresentou setas com ângulo próximo a 0° , o grau de associação linear entre elas foi altamente positivo. Por outro lado, para variáveis com setas apontadas para direções opostas, com ângulo próximo a 180° , a relação foi altamente negativa. Variáveis com ângulo próximo a 90° apresentam baixa correlação.

O padrão de dispersão dos genótipos nos Experimentos 1, 2, 3 e 4 foi pouco alterado com o descarte das variáveis. Nos experimentos com *P. maximum*, os genótipos se movimentaram para pontos ligeiramente diferentes no espaço bidimensional, mas as distâncias entre eles foram praticamente as mesmas (Figuras 19, 20). As alterações de maior destaque, embora pouco expressivas, foram observadas nos experimentos com genótipos de *Brachiaria* spp. No Experimento 3, com o descarte de variáveis, o híbrido 628-10 foi distanciado da cv. Marandu (Figura 21); e no Experimento 4, a cv. Xaraés se distanciou do acesso Ub001 e se aproximou da cv. Marandu (Figura 22). Mesmo com essas diferenças sutis, a eliminação das variáveis pode ser considerada eficaz, mostrando que as variáveis descartadas não eram relevantes para avaliar a divergência entre os genótipos.

De forma geral, os genótipos com níveis de tolerância contrastantes apareceram em extremos opostos nos quatro experimentos, como as cultivares Marandu e *B. humidicola* (Figuras 21 e 22). Tal observação corrobora a análise fatorial realizada no estudo de Caetano e Dias-Filho (2008), os quais verificaram, entre seis genótipos de *Brachiaria* spp., que as cultivares de maior (cv. Arapoty) e menor (cv. Marandu) tolerância, foram distantemente separadas em extremidades contrárias. Isso mostra que análises bidimensionais são capazes de alocar genótipos de tolerância ao alagamento altamente divergente para pontos distantes.

Ao utilizar o método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada dos escores dos componentes principais, os genótipos foram

alocados em diferentes grupos. Os genótipos de *P. maximum* foram divididos em três grupos, nos dois experimentos (Tabelas 3 e 4). O Grupo I do Experimento 1 foi formado pela cv. Mombaça e a BRS Quênia, o Grupo II pelo PM13 e PM22 e o Grupo III pelo PM14. No Experimento 2, o Grupo I foi composto por três genótipos (cv. Mombaça, MRS Zuri e PM18) e os Grupo II (Tamani) e III (PM21) por um genótipo cada. Pela dispersão gráfica, esses genótipos não demonstraram padrão de agrupamento (Figura 19B e 20B).

Tabela 3 - Agrupamento de cinco genótipos de *P. maximum* pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 1

Grupos	Genótipos	Distância média
I	Mombaça e BRS Quênia	1,34
II	PM13 e PM22	1,24
III	PM14	0,00
Entre grupos	-	6,26

Correlação cofenética: 0,69 ($p < 0,05$)

Tabela 4 - Agrupamento de cinco genótipos de *P. maximum* pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 2

Grupos	Genótipos	Distância média
I	Mombaça, BRS Zuri e PM18	1,25
II	Tamani	0,00
III	PM21	0,00
Entre grupos	-	6,87

Correlação cofenética: 0,76 ($p < 0,05$)

Nos Experimentos 3 e 4, os genótipos de *Brachiaria* spp. foram separados em dois grupos pelo método de otimização de Tocher (Tabelas 5 e 6), com a *B. humidicola* alocada em um grupo isolado dos demais genótipos. Esse padrão de agrupamento corrobora os resultados de outros estudos, os quais reportaram que o nível de tolerância ao alagamento do solo da *B. humidicola* é muito divergente e superior ao de outras gramíneas de *Brachiaria* spp. (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; CARDOSO et al., 2014; JIMÉNEZ et al., 2020).

O alto grau de tolerância da *B. humidicola* a solos alagados em relação aos demais, provavelmente impossibilitou que o método de Tocher discriminasse os

outros genótipos de *Brachiaria* spp. Devido a isso, os grupos formados por esses genótipos (Grupo I nos Experimentos 3 e 4) foram novamente submetidos a análises de agrupamento, para formação de subgrupos. A estratégia de formar subgrupos a partir de grupos com grande número de genótipos foi testada anteriormente com sucesso para analisar a divergência entre híbridos de *B. humidicola* sem a cultivar Tully (ASSIS et al., 2014).

Tabela 5 - Agrupamento de cinco genótipos de *Brachiaria* spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 3

Grupos	Genótipos	Distância média
I	Marandu, Cayman, 27-11 e 628-10	2,68
II	<i>B. humidicola</i>	0,00
Entre grupos	-	6,17

Correlação cofenética: 0,84 (p<0,05)

Tabela 6 - Agrupamento de cinco genótipos de *Brachiaria* spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 4

Grupos	Genótipos	Distância média
I	Marandu, Xaraés, Mulato II e Ub001	2,32
II	<i>B. humidicola</i>	0,00
Entre grupos	-	6,70

Correlação cofenética: 0,92 (p<0,05)

Ao analisar os genótipos de *Brachiaria* spp., sem a *B. humidicola*, foi observada a formação de dois grupos pelo método de Tocher no Experimento 3, com a cv. Marandu e os híbridos 27-11 e 628-10 unidos em um grupo, a cv. Cayman alocada no outro grupo (Tabela 7), resultado concordante com a dispersão bidimensional da Figura 21B. No Experimento 4, também houve a formação de dois grupos pelo método de Tocher, sendo um unitário, composto pelo acesso Ub001 e os demais genótipos no outro grupo (Tabela 8). Ao analisar a dispersão gráfica (Figura 22B), nota-se uma maior proximidade entre a cv. Marandu e cv. Xaraés. Porém, pelo método de Tocher, o híbrido Mulato II foi alocado juntamente com esses dois genótipos, provavelmente, pela elevada distância que o acesso Ub001 apresentou em relação a todos os demais.

Tabela 7 - Agrupamento de quatro genótipos de *Brachiaria* spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 3

Grupos	Genótipos	Distância média
I	Marandu, 27-11 e 628-10	1,70
II	Cayman	0,00
Entre grupos	-	4,01

Correlação cofenética: 0,92 (p<0,05)

Tabela 8 - Agrupamento de quatro genótipos de *Brachiaria* spp. pelo método de otimização de Tocher, com base na distância Euclidiana média padronizada. Experimento 4

Grupos	Genótipos	Distância média
I	Marandu, Xaraés e Mulato II	1,54
II	Ub001	0,00
Entre grupos	-	3,10

Correlação cofenética: 0,80 (p<0,05)

O método de Tocher possibilitou maior objetividade na discriminação quando comparado ao PCA, principalmente, por conseguir reunir os genótipos de *P. maximum* em grupos (Tabela 3 e 4), os quais pela PCA não demonstraram padrão de agrupamento (Figura 19B e 20B). Além disso, o método de Tocher possibilitou que os genótipos de *Brachiaria* spp., alocados no Grupo I dos Experimentos 3 e 4, fossem subdivididos. Assim, tais técnicas foram complementares, pois as distâncias Euclidianas médias padronizadas utilizadas no método de Tocher foram calculadas com base nos PC1 e PC2.

Ao analisar as cultivares conhecidas quanto ao grau de tolerância a solos encharcados no campo (Tabela 1), verificou-se que os agrupamentos nem sempre ocorreram com base nos níveis de tolerância a esse estresse. É o caso da cv. BRS Quênia considerada de baixa tolerância (JANK et al., 2017; PEDREIRA et al., 2019), que no Experimento 1 foi agrupada (Tabela 3) com a cv. Mombaça, genótipo descrito como de média tolerância (SILVA et al., 2009; TONATO et al., 2019). Em contrapartida, no Experimento 2 (Tabela 4), houve relativa coerência, de modo que a BRS Zuri que exibe média tolerância a solos encharcados (TONATO et al., 2019; SILVA et al., 2020b) foi associada à cv. Mombaça e ambas foram separadas da BRS Tamani que não é indicada para cultivo em solos encharcados (JANK et al., 2021).

Contudo, vale destacar que a separação da BRS Tamani em um grupo unitário não é um indicativo de baixa tolerância a solos alagados, de modo que em condições de vasos esse genótipo apresentou boa resposta neste (Tabela 10) e em Maranhão et al. (2021).

Dentre as cultivares de *Brachiaria* spp., a cv. Marandu é reconhecidamente de muito baixa tolerância a solos encharcados (DIAS-FILHO, 2002; CAETATO; DIAS-FILHO, 2008), ao passo que a Cayman (BR01/1752) é um híbrido liberado devido à sua alta tolerância ao alagamento (PIZARRO et al., 2013). Desse modo, a segregação dessas cultivares para grupos distintos, no Experimento 3 (Tabela 7), indica a superioridade da Cayman em relação a esse estresse. Por outro lado, a similaridade identificada entre as cvs. Marandu, Mulato II e Xaraés no Grupo I da Tabela 8 não refletiu os seus respectivos desempenhos em solos encharcados no campo, tendo em vista que o grau de tolerância dessas cultivares à SMB é classificado com muito baixo, baixo e médio, respectivamente (TONATO et al., 2019).

3.3.4 Seleção de genótipos

Os genótipos de *P. maximum* e de *Brachiaria* spp. foram ranqueados quanto à tolerância ao alagamento do solo, utilizando dois conjuntos de variáveis selecionadas na análise de componentes principais: morfoagronômicas (VMA) e morfoagronômicas + fisiológicas (VMA + VF). O resultado do ranqueamento pelo Índice de Soma de Postos (MULAMBA; MOCK, 1978) encontra-se nas Tabelas 9, 10, 11, 12.

Tabela 9 - Classificação de genótipos de *P. maximum* para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 1

Morfoagronômicas			Morfoagronômicas + fisiológicas		
Rank	Genótipos	Soma dos postos	Rank	Genótipos	Soma dos postos
1	Mombaça	13	1	Mombaça	18
2	BRS Quênia	16	2	BRS Quênia	27
3	PM22	17	3	PM14	28
4	PM14	20	4	PM22	35
5	PM13	24	5	PM13	42

Tabela 10 - Classificação de genótipos de *P. maximum* para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 2

Morfoagronômicas			Morfoagronômicas + fisiológicas		
Rank	Genótipos	Soma dos postos	Rank	Genótipos	Soma dos postos
1	Mombaça	10	1	Mombaça	20
2	BRS Tamani	12	2	BRS Tamani	21
3	BRS Zuri	14	3	PM18	25
4	PM18	16	4	BRS Zuri	29
5	PM21	23	5	PM21	40

Tabela 11 - Classificação de genótipos de *Brachiaria* spp. para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 3

Morfoagronômicas			Morfoagronômicas + fisiológicas		
Rank	Genótipos	Soma dos postos	Rank	Genótipos	Soma dos postos
1	<i>B. humidicola</i>	09	1	<i>B. humidicola</i>	13
2	Cayman	17	2	Cayman	27
3	27-11	19	3	27-11	34
4	628-10	23	4	628-10	36
4	Marandu	23	5	Marandu	41

Tabela 12 - Classificação de genótipos de *Brachiaria* spp. para tolerância ao alagamento, por meio da soma dos postos de variáveis morfoagronômicas e fisiológicas selecionadas na PCA, analisadas no Experimento 4

Morfoagronômicas			Morfoagronômicas + fisiológicas		
Rank	Genótipos	Soma dos postos	Rank	Genótipos	Soma dos postos
1	<i>B. humidicola</i>	07	1	<i>B. humidicola</i>	14
2	Ub001	21	2	Ub001	29
2	Xaraés	21	3	Xaraés	35
3	Mulato II	24	4	Mulato II	39
4	Marandu	32	5	Marandu	48

Ao comparar o ranqueamento dos genótipos utilizando somente as variáveis morfoagronômicas com a classificação considerando as variáveis morfoagronômicas

e fisiológicas, verificou-se diferenças na classificação entre PM14 e PM22 no Experimentos 1 (Tabela 9) e entre BRS Zuri e PM18 no Experimento 2 (Tabela 10), indicando que as variáveis fisiológicas influenciaram no ordenamento desses genótipos. Embora essas modificações tenham sido creditadas à influência das variáveis fisiológicas, o coeficiente de correlação de Spearman, mostrou que as variáveis morfoagronômicas podem ser utilizadas na seleção indireta de caracteres fisiológicos, visto que as correlações entre estes dois conjuntos de variáveis foram todas significativamente altas ($p < 0,05$), nos quatro experimentos (Tabela 13).

Tabela 13 - Coeficiente de correlação de Spearman entre as somas dos postos de variáveis morfoagronômicas (VMA), variáveis fisiológicas (VF) e todas as variáveis (VMA + VF) dos quatro experimentos

Variáveis	Experimento 1		Experimento 2		Experimento 3		Experimento 4	
	VMA	VF	VMA	VF	VMA	VF	VMA	VF
VMA + VF	0,99**	0,94*	0,99**	0,94*	0,91*	0,98**	0,96**	0,98**
VMA		0,93*		0,92*		0,94*		0,99**

Experimento 1 e 2: *Panicum maximum*; Experimento 3 e 4: *Brachiaria* spp. * e **: significativo a 5% e 1% de probabilidade pelo teste t.

O Mombaça, nos Experimentos 1 e 2, foi classificado como sendo o mais tolerante ao alagamento do solo (Tabelas 9 e 10), corroborando Silva et al. (2009), que indicaram essa cultivar como promissora ao cultivo em áreas encharcadas. Por outro lado, os genótipos PM13 e PM21 analisados nos Experimentos 1 e 2, respectivamente, foram os de menor tolerância ao estresse, conforme VMA e VMA + VF. É importante ressaltar que o acesso PM13 é um dos progenitores da cultivar BRS Tamani (JANK et al., 2021). Entretanto, apesar do parentesco, tais genótipos demonstraram tolerância contrastante ao alagamento, pois o Tamani foi o segundo genótipo mais bem ranqueado (Tabela 10).

Nos Experimentos 3 e 4, independentemente do conjunto de variáveis, o índice confirmou a alta tolerância ao alagamento do solo da *B. humidicola* (Tabela 11 e 12). O Marandu foi detectado com a menor tolerância em todos os cenários, empatando com o híbrido 628-10 no Experimento 3. Pelo método de Tocher, esses genótipos foram alocados no mesmo grupo (Tabela 7), confirmado que a tolerância do híbrido 628-10 foi baixa e semelhante à da cv. Marandu. A cv. Cayman foi mais bem ranqueada que o híbrido 27-11 nos dois conjuntos de variáveis. Pelo método de Tocher, estes genótipos foram alocados em grupos distintos. Portanto, associando os

resultados do índice de soma de postos com o método de Tocher, verificou-se que a tolerância da *B. humidicola* foi alta, a da cv. Cayman intermediária, a do híbrido 27-11 intermediária para baixa e a da cv. Marandu e híbrido 628-10, baixa.

No Experimento 4, o acesso Ub001 demonstrou tolerância intermediária, pois foi o segundo genótipo mais bem ranqueado, seguido pela cv. Xaraés, híbrido Mulato II e cv. Marandu. Conforme análise de Tocher, estes três últimos genótipos apresentaram baixas distâncias entre si, pois compuseram o mesmo grupo (Tabela 8) e divergência com o acesso Ub001, separado em outro grupo. Assim, por associação à cv. Marandu, a tolerância ao alagamento da cv. Xaraés poderia ser classificada como baixa. Contudo, o índice de soma de postos colocou esse genótipo com o terceiro melhor rank, sugerindo tolerância intermediária. Esse resultado corrobora a descrição de Tonato et al. (2019), os quais classificaram a cv. Xaraés com tolerância mediana à SMB.

Conforme destacado, entre os genótipos de *P. maximum* e de *Brachiaria* spp., a cultivar Mombaça e a *B. humidicola* foram as mais tolerantes ao alagamento do solo. Verificou-se que a tolerância da cultivar Mombaça ao alagamento do solo passa, principalmente, pela excelente fisiologia de trocas gasosas, de modo que essa gramínea manteve seus estômatos normalmente abertos (Figura 11C e 13C) e, conseqüentemente, não restringiu a transpiração foliar (Figura 11B e 13B). Além disso, sob solo alagado, essa cultivar chegou a aumentar sua atividade fotossintética (Figura 11A e 13A), que ocorreu como resultado do bom controle estomático e da manutenção dos pigmentos clorofilados em níveis normais (Apêndice N e O). Certamente, esses ótimos recursos fisiológicos funcionaram como um aporte para a cv. Mombaça sustentar o crescimento sob solo alagado, pois o grau de senescência foliar dessa gramínea foi baixo (Figura 1B e 2B) e o perfilhamento ocorreu de forma regular (Figura 2D e Figura 5A). Não foi possível inferir se essas respostas estão associadas ao desenvolvimento de aerênquimas na raiz, pois a anatomia da cv. Mombaça sob alagamento não é reportada. Contudo, um dos principais mecanismos utilizados pelas gramíneas tolerantes a esse estresse envolve a produção de tecido aerênquimatoso, conforme verificado no *Panicum coloratum* (IMAZ et al., 2012).

Na *B. humidicola*, a tolerância ao alagamento do solo, envolveu redução da abertura dos estômatos, o que diminuiu a condutância estomática (Figura 15C e 17C). Mesmo assim, essa gramínea manteve a transpiração foliar em níveis normais (Figura 15B e 17B) e a fotossíntese praticamente não foi alterada (Figura 15A e 17A). Tais

ajustes fisiológicos refletiram diretamente no perfilhamento (Figura 4D e Figura 6) e na manutenção de biomassa (Figura 9 e 10), pois esses atributos não sofreram nenhuma alteração entre plantas alagadas e não alagadas. Além de manter boa atividade fotossintética, *B. humidicola* também apresentou baixo índice de senescência foliar (Figura 3 e 4), preservando grande quantidade de folhas fotossinteticamente ativas. Todos esses mecanismos provavelmente estão associados com regulação na anatomia, uma vez que sob solo alagado, *B. humidicola* desenvolve alta proporção de aerênquimas na raiz, nos entrenós de estolões e na bainha foliar para transportar oxigênio da parte aérea para a zona radicular (CARDOSO et al., 2013b); e deposição de suberina na exoderme da raiz para evitar perder oxigênio para o meio externo e impedir a entrada de compostos tóxicos do solo, como ferro e manganês na forma oxidada (JIMÉNEZ et al., 2021).

É importante ponderar que as observações desse estudo foram limitadas à verificação de tolerância ao alagamento do solo, e não a tolerância à SMB, que em condições de campo tem como fator adicional a presença de fungos patogênicos, como *Pythium*, *Rhizoctonia* e *Fusarium* (PEDREIRA et al., 2019). Assim, devido as avaliações em ambiente controlado não refletirem exatamente as condições de campo, resultados diferentes são passíveis de ocorrerem. É o caso, por exemplo, da cv. BRS Tamani que foi lançada com restrição de cultivo para áreas com solos encharcados (JANK et al., 2021), mas nesse estudo, assim como nas observações de Maranhão et al. (2021), demonstrou bom desempenho sob solos alagados em experimentos realizados em vasos. Tem-se ainda, o caso inverso detectado na Xaraés, que é classificada como uma cultivar de tolerância intermediária à SMB (TONATO et al., 2019), mas em vasos com solo alagado expressou resultados ruins (MASS JUNIOR et al., 2016).

Embora não reflita exatamente o que ocorre no campo, a maioria dos estudos que visam identificar gramíneas forrageiras tolerantes a solos encharcados são conduzidos em vasos (DIAS-FILHO 2000; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008, SILVA et al., 2009; MASS JUNIOR et al., 2016; JIMÉNES et al., 2020). Como exemplo, tem-se a cv. Marandu e a *B. humidicola*, com péssima e excelente tolerância à SMB, respectivamente (PEDREIRA et al., 2019), fato que também é constantemente verificado em vasos com solo alagado (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014). Observações coerentes ocorrem também em relação ao híbrido Mulato II, de tolerância ruim à SMB (PEDREIRA et al., 2019) e ao

alagamento imposto em vasos (JIMÉNEZ et al., 2020). Outro exemplo a ser mencionado refere-se a cv. Mombaça, classificada como de boa tolerância ao encharcamento no campo (PEDREIRA et al., 2019) e a solos alagados em vasos (SILVA et al., 2009).

Destaca-se que os estudos supracitados, conduzidos pelos programas de melhoramento da EMBRAPA e do CIAT se limitaram à avaliação de poucos genótipos (unidades ou dezenas). Isso ocorre devido à falta de métodos de *screening* com capacidade para avaliar muitos genótipos simultaneamente; o que é um problema para programas de melhoramento de forrageiras em fases iniciais, os quais avaliam cerca de 2.000 genótipos (JANK et al., 2014).

Pesquisadores do CIAT desenvolveram um método de *screening* para tolerância ao encharcamento em gramíneas de *Brachiaria*, baseado na avaliação de maior produção de biomassa de folhas verdes, maior proporção de biomassa de folhas verdes em relação à biomassa total de folhas, menores níveis de biomassa de folhas mortas, maior área de folhas verdes, índice SPAD e eficiência fotossintética (CARDOSO et al., 2013a), mas a quantidade máxima de genótipos testados por esse método foi de 71 híbridos (RINCÓN et al., 2008). No presente estudo, foi possível identificar um grupo de caracteres morfoagronômicos relativamente fáceis de serem medidos, os quais mostraram que genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. podem ser discriminados quanto à tolerância ao alagamento do solo em experimentos de curta duração em ambiente controlado. Sugere-se que esses caracteres sejam validados em um elevado número de genótipos para que um método de *screening*, destinado à seleção para tolerância ao alagamento seja consolidado e empregado nas etapas iniciais dos programas de melhoramento de gramíneas forrageiras tropicais. Ressalta-se, que essa técnica não substitui a seleção para tolerância à SMB avaliada em solo mal drenado sob pastejo, sendo indicada apenas para a seleção nas primeiras fases do programa de melhoramento. Além disso, a validação de um método de *screening* em ambiente controlado com elevado número de genótipos deve ser feita com cautela, pois conforme mostrado nesse estudo, as técnicas utilizadas são eficientes para selecionar aqueles genótipos de tolerância mais discrepantes, mas pode causar confundimento, principalmente, na avaliação de genótipos intermediários.

3.4 CONCLUSÕES

Há influência do alagamento do solo nas respostas morfoagronômicas e fisiológicas de genótipos de gramíneas forrageiras.

Os caracteres fisiológicos fotossíntese, concentração interna de CO₂, eficiência de carboxilação e eficiência no uso da água são indicados para selecionar genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. para tolerância a solos alagados.

Os caracteres número de folhas amarelas, número de folhas secas, número de perfilhos, índice SPAD, massa seca da folha e massa seca da raiz são indicados para selecionar genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. para tolerância a solos alagados em ambiente controlado e podem ser utilizados na avaliação indireta de caracteres fisiológicos.

Dentre os genótipos de *P. maximum* avaliados, o Mombaça é o mais tolerante ao alagamento e o PM13 e PM21 são os menos tolerantes.

Dentre os genótipos de *Brachiaria* spp. avaliados, a *B. humidicola* é a mais tolerante ao estresse. A cv. Xaraés, cv. Cayman, híbrido 27-11 e Ub001 são intermediários. Os híbridos Mulato II e 628-10 são classificados com baixa tolerância ao alagamento e a cv. Marandu com péssima tolerância.

O uso da *B. humidicola* cv. Tully como testemunha em experimentos com genótipos de *Brachiaria* spp. deve ser feito com cautela, pois o elevado grau de tolerância dessa espécie pode prejudicar a identificação dos níveis de tolerância de outros genótipos.

A classificação de genótipos de gramíneas forrageiras quanto ao grau de tolerância ao alagamento realizada em vasos em ambiente controlado não reflete necessariamente o grau de tolerância à SMB dos genótipos cultivados no campo, em solos mal drenados sob pastejo.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, C. M.; VALENTIM, J. F. Síndrome da morte do capim-brizantão no Acre: Características, causas e soluções tecnológicas. Rio Branco, AC, Brasil: Embrapa Acre, 2007. 41 p. (Comunicado Técnico, 138).
- ARGEL, P. J.; KELLER-GREIN, G. Experiencia regional con *Brachiaria*: región de América Tropical – Tierras Bajas Húmedas. In: MILES, J. W.; MAASS, B. L.; VALLE, C. B. (Ed.). **Brachiaria: biología, agronomía y mejoramiento**. Cali: CIAT, 1998. p. 226-246.
- ASSIS, G. M. L. D.; SANTOS, C. F. D.; FLORES, P. S.; VALLE, C. B. D. Genetic divergence among *Brachiaria humidicola* (Rendle) Schweick hybrids evaluated in the Western Brazilian Amazon. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 14, p. 224-231, 2014.
- AZEVEDO, A. Multivariate Analysis: Pacote Para Análise Multivariada. R package version 0.4.4. 2021. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=MultivariateAnalysis>>.
- BELONI, T.; PEZZOPANE, C. G.; ROVADOSCKI, G. A.; FÁVERO, A. P.; DIAS FILHO, M. B.; SANTOS, P. M. Morphological and physiological responses and the recovery ability of *Paspalum* accessions to water deficit and waterlogging. **Grass Forage Science**, v. 72, n. 4, p. 840-850, 2017.
- BRUNETTI, H. B.; CAVALCANTI, P. P.; DIAS, C. T. S.; PEZZOPANE, J. R. M.; SANTOS, P. M. Climate risk and seasonal forage production of Marandu palisadegrass in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, n. 3, p. e20190046, 2020.
- CAETANO, L. P. S.; DIAS-FILHO, M. B. Responses of six *Brachiaria* spp. accessions to root zone flooding. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 5, p. 795-801, 2008.
- CARDOSO, J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RAO, I. M. Waterlogging-induced changes in root architecture of germplasm accessions of the tropical forage grass *Brachiaria humidicola*. **AoB Plants**, v. 6, n. 4, p. 1-13, 2014.
- CARDOSO, J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RINCÓN, J.; GUEVARA, E.; R. V. D. HOEK, JARVIS, A.; PETERS, M.; MILES, J.; AYARZA, M.; CAJAS, S.; RINCÓN, Á.; MATEUS, H.; QUICENO, J.; BARRAGÁN, W.; LASCANO, C.; ARGEL, P.; MENA, M.; HERTENTAINS, L.; RAO, I. Advances in improving tolerance to waterlogging in *Brachiaria* grasses. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 1, n. 1-2, p. 197-201, 2013a.
- CARDOSO, J. A.; RINCÓN, J.; JIMÉNEZ, J. de la C.; NOGUERA, D.; RAO, I. M. Morpho-anatomical adaptations to waterlogging by germplasm accessions in a tropical forage grass. **AoB Plants**, v. 5, n. 1, p. 1-16, 2013b.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa, MG: UFV, 2004. 480 p.

DIAS-FILHO, M. B. Tolerance to flooding in five *Brachiaria brizantha* accessions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 4, p. 439-447, 2002.

DIAS-FILHO, M. B.; CARVALHO, C. J. R. de. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1959-1966, 2000.

ERI, M.; SILVA JUNIOR, C. A.; LIMA, M.; JÚNIOR, N. L. S.; OLIVEIRA-JÚNIOR, J. F.; TEODORO, P. E.; CAPRISTO-SILVA, G. F.; CAIONE, G. PERES, C. A. Capitalizing on opportunities provided by pasture sudden death to enhance livestock sustainable management in Brazilian Amazonia. **Environmental Development**, v. 33, n. 3, p.1-11. 2020.

FERREIRA, E. B., CAVALCANTI, P. P., NOGUEIRA, D. A. ExpDes: Experimental Designs Package. R package version 1.2.2. 2021. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=ExpDes>>.

HUSSON, F., JOSSE, J., LE S., MAZET, J. Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining. R package version 1.2.2. 2020. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/FactoMineR/>>.

IMAZ, J. A.; GIMÉNEZ, D. O.; GRIMOLDI, A. A.; STRIKER, G. G. The effects of submergence on anatomical, morphological and biomass allocation responses of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum* at seedling stage. **Crop and Pasture Science**, v. 63, n. 12, p. 1145-1155, 2012.

IMAZ, J. A.; GIMÉNEZ, D. O.; GRIMOLDI, A. A.; STRIKER, G. G. Ability to recover overrides the negative effects of flooding on growth of tropical grasses *Chloris gayana* and *Panicum coloratum*. **Crop and Pasture Science**, v. 66, n. 1, p. 100-106, 2015.

JANK, L.; ANDRADE, C. M. S.; BARBOSA, R. A.; MACEDO, M. C. M.; VALÉRIO, J. R.; VERZIGNASSI, J.; ZIMMER, A. H.; FERNANDES, C. D.; SANTOS, M. F.; SIMEÃO, R. M. O capim-BRS Quênia (*Panicum maximum* Jacq.) na diversificação e intensificação das pastagens. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2017. 18 p. (Documentos, 105).

JANK, L.; BARRIOS, S. C.; VALLE, C. B. do; SIMEÃO, R. M.; ALVES, G. F. The value of improved pastures to Brazilian beef production. **Crop and Pasture Science**, v. 65, n. 11, p. 1132-1137, 2014.

JANK, L.; SANTOS, M. F.; MACIEL, G. A.; BRAGA, G. J.; ZIMMER, A. H.; MACEDO, M. C. M.; FERNANDES, C. D.; VALÉRIO, J. R.; VERZIGNASSI, J. R.; MACHADO, L. A. Z.; GARCIA, R. A.; SIMEÃO, R. M.; VALENTIM, J. F.; COSTA, N. de L.; FERNANDES, F. D.; LEDO, F. J. da S.; MONTARDO, D. P.; ANDRADE, C. M. S. de; PEDREIRA, B. C.; ALMEIDA, R. G. de; ARAÚJO, A. R. de; RAMOS, A. K. B.; MARTUSCELLO, J. A.; REIS, F. **Capim-BRS Tamani (*Panicum maximum* Jacq.) híbrido de maior qualidade, porte baixo e fácil manejo**. Campo Grande, MS: Embrapa Gado de Corte, 2021. 48 p. (Comunicado técnico, 161).

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; DOMINGUEZ, M.; FISCHER, G.; RAO, I. Morpho-anatomical traits of root and non-enzymatic antioxidant system of leaf tissue contribute to waterlogging tolerance in *Brachiaria* grasses. **Grassland science**, v. 61, n. 4, p. 243-252, 2015.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; KOTULA, L.; VENEKLAAS, E. J.; PEDERSEN, O.; COLMER, T. D. Root length is proxy for high-throughput screening of waterlogging tolerance in *Urochloa* spp. grasses. **Functional Plant Biology**, v. 48, n. 4, p. 411-421, 2020.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CLODE, P. L.; SIGNORELLI, S.; VENEKLAAS, E. J.; COLMER, T. D.; KOTULA, L. The barrier to radial oxygen loss impedes the apoplastic entry of iron into the roots of *Urochloa humidicola*. **Journal of Experimental Botany**, v. 72, n. 8, p. 3279-3293, 2021.

LAPIG. Laboratório de Processamento de Imagens e Geoprocessamento. Disponível em: < <https://atlasdaspastagens.ufg.br>>. Acesso em: 19 de agosto de 2022.

LEVER, J.; KRZYWINSKI, M.; ALTMAN, N. Points of significance: Principal component analysis. **Nature methods**, v. 14, n. 7, p. 641-643, 2017.

LIU, H.; YU, C.; LI, H.; OUYANG, B.; WANG, T.; ZHANG, J.; WANG, X.; YE, Z. Overexpression of ShDHN, a dehydrin gene from *Solanum habrochaites* enhances tolerance to multiple abiotic stresses in tomato. **Plant Science**, v. 231, p. 198-211, 2015.

LIU, Z.; CHENG, R.; XIAO, W.; GUO, Q.; WANG, N. Effect of off-season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Istylum chinense*. **PloS one**, v. 9, n. 9, p. e107636, 2014.

MARANHÃO, S. R.; POMPEU, R. C. F. F.; ARAÚJO, R. A.; LOPES, M. N.; SOUZA, H. A.; CAVALCANTE, A.; FONTINELE, R. G.; ROGERIO, M. Morphophysiology of tropical grasses under different water supply in two growing seasons: II. BRS Massai and BRS Tamani grasses. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 42, n. 1, p. 301-318, 2021.

MASS JUNIOR, R.; DOMICIANO, L. F.; RIBEIRO, L. F. C.; PEDREIRA, B. C. Growth responses of nine tropical grasses under flooding conditions. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 4, n. 1, p. 1-7, 2016.

MICHALK, D. L.; KEMP, D. R.; BADGERY, W. B.; WU, J.; ZHANG, Y.; THOMASSIN, P. J. Sustainability and future food security—a global perspective for livestock production. **Land Degradation & Development**, v. 30, n. 5, p. 561-573, 2019.

MINOLTA, C. **Manual for chlorophyll meter SPAD-502**. Osaka: Minolta Radiometric Instruments Divisions, 1989. 22 p.

MULAMBA, N. N.; MOCK, J. J. Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. **Egyptian Journal of Genetics and Cytology**, v. 1, n. 7, p. 40-51, 1978.

OLIVEIRA, E. M. D.; MARTUSCELLO, J. A.; JANK, L.; CUNHA, D. N. F. V.; SANTOS, M. F. Evaluation of *Megathyrus maximus* genotypes under water stress conditions. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, v. 44, n. 1, p. e54975, 2022.

PARENTE, L.; MESQUITA, V.; MIZIARA, F.; BAUMANN, L.; FERREIRA, L. Assessing the pasturelands and livestock dynamics in Brazil, from 1985 to 2017: A novel approach based on high spatial resolution imagery and Google Earth Engine cloud computing. **Remote Sensing of Environment**, v. 232, p. 111301, 2019.

PEDREIRA, B. C.; DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de; PEREIRA, D. H.; HOLSCHUCH, S. G.; CAVALLI, J. Convivendo com a síndrome da morte do braquiário na Amazônia. In: DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de (Ed.). **Recuperação de pastagens degradadas na Amazônia**. Brasília, DF: Embrapa, 2019. p. 127-151.

PIZARRO, E. A.; HARE, M. D.; MUTIMURA, M.; CHANGJUN, B. *Brachiaria* hybrids: potential, forage use and seed yield. **Tropical Grasslands-Forrajões Tropicais**, v. 1, n. 1, p. 31-35, 2013.

PLOCHUK, R. A.; GRIMOLDI, A. A.; PLOCHUK, E. L.; STRIKER, G. G. Growth during recovery evidences the waterlogging tolerance of forage grasses. **Crop and Pasture Science**, v. 68, n. 6, p. 574-582, 2017.

PLOCHUK, R. A.; MIRALLES, D. J.; COLMER, T. D.; PLOCHUK, E. L.; STRIKER, G. G. Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p.1863, 2018.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, AT: R Foundation for Statistical Computing. 2022.

RAMOS, T. de J. N.; SOUZA, C. M. de A.; CARVALHO, C. J. R. de; SANTOS, I. M. V. Respostas fisiológicas e metabólicas de gramíneas ao alagamento. **Revista de Ciências Agrárias**, PA, v. 54, n. 1, p. 78-84, 2011.

RAO, I. M.; RINCON, J.; GARCIA, R. MILES, J. R. J. Screening for tolerance to waterlogging in *Brachiaria* hybrids. Poster paper presented at ASA-CSSA-SSSA International Annual Meeting, New Orleans, LA, USA. 4-8 November, 2007.

RIBEIRO-JÚNIOR, N. G.; FAGUNDES, O. S.; BENEVENUTI, A. S.; YAMASHITA, O. M.; ROSSI, A. A. B.; CARVALHO, M. A. C.; SILVA, I. V. Tropical forages: morphoanatomy of plants grown in areas with the death of pasture syndrome. **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, n. 4, p. 868-875, 2017.

RINCÓN J; GARCÍA R; MILES J; RAO I. M. 2008. Genotypic variation in waterlogging tolerance of 71 promising *Brachiaria* hybrids. In: **Annual Report 2008**. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical, 175 p.

SAN CELEDONIO, R. P.; ABELEDO, L. G.; MANTESE, A. I.; MIRALLES, D. J. Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. **Plant and Soil**, v. 417, n. 1, p. 481-498, 2017.

SEYMEN, M. How does the flooding stress occurring in different harvest times affect the morpho-physiological and biochemical characteristics of spinach?. **Scientia Horticulturae**, v. 275, n. 1, p. 109713, 2021.

SEYMEN, M.; YAVUZ, D.; DURSUN, A.; KURTAR, E. S.; TÜRKMEN, Ö Identification of drought-tolerant pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) genotypes associated with certain fruit characteristics, seed yield, and quality. **Agricultural Water Management**, v. 221, n. 7, p. 150-159, 2019.

SILVA, A. S.; LAURA, V. A.; JANK, L. Soil flood tolerance of seven genotypes of *Panicum maximum* Jacq. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 52, n. 6, p. 1341-1348, 2009.

SILVA, C. T. R.; BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, T. J. A.; PINHEIRO, E. A. R.; JOSÉ, J. V.; FERRAZ, A. P. F. Yield component responses of the *Brachiaria brizantha* forage grass to soil water availability in the Brazilian Cerrado. **Agriculture**, v. 10, n. 1, p. 13, 2020a.

SILVA, E. B. D.; CARNEIRO, M. S. D. S.; FURTADO, R. N.; LOPES, M. N.; BRAGA, M. D. M. Chemical composition of *Panicum maximum* 'BRS Zuri' subjected to levels of salinity and irrigation depths. **Revista Ciência Agronômica**, v. 51, n. 1, 2020b.

SILVA, M. A.; LIMA, M.; SILVA JUNIOR, C. A.; COSTA, G. M.; PERES, C. A. Achieving low-carbon cattle ranching in the Amazon: 'Pasture sudden death' as a window of opportunity. **Land Degradation & Development**, v. 29, n. 10, p. 3535-3543, 2018.

SIVAKUMAR, J.; PRASHANTH, J. E. P.; RAJESH, N.; REDDY, S. M.; PINJARI, O. B. Principal component analysis approach for comprehensive screening of salt stress-tolerant tomato germplasm at the seedling stage. **Journal of Biosciences**, v. 45, n. 1, p. 1-11, 2020.

SOUSA, J. W. Características climáticas do município de Rio Branco, Acre, período de 1990-2019. **Scientia Naturalis**, v. 2, n. 2, p. 723-740, 2020.

SUN, X.; XU, Y.; ZHANG, Q.; LI, X.; YAN, Z. Combined effect of water inundation and heavy metals on the photosynthesis and physiology of *Spartina alterniflora*. **Ecotoxicology and environmental safety**, v. 153, n. 6, p. 248-258, 2018.

TETENS, V. O. Über einige meteorologische Begriffe, **Zeitschrift Geophysic**, v. 6, n. 1, p. 297-309, 1930.

TONATO, F.; PERIN, R.; DIAS FILHO, M. B. Opções de forrageiras para pastagens na Amazônia. In: DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de (Ed.). **Recuperação de pastagens degradadas na Amazônia**. Brasília, DF: Embrapa, 2019. p. 79-126.

TRACY, B. F.; FOSTER, J. L.; BUTLER, T. J.; ISLAM, M. A.; TOLEDO, D.; VENDRAMINI, J. M. B. Resilience in forage and grazinglands. **Crop Science**, v. 58, n. 1, p.31-42, 2018.

YAN, W.; KANG, M. S. **GGE biplot analysis: A graphical tool for breeders, geneticists, and agronomists**. Boca Raton: CRC Press LLC, 2002. 288 p.

4 CAPÍTULO II

RESPOSTAS MORFOAGRONÔMICAS E FISIOLÓGICAS DE GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS TROPICAIS SOB DIFERENTES REGIMES HÍDRICOS

RESUMO

A bovinocultura da América tropical é amplamente baseada em pastagens de *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria*) e *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*). No entanto, tais forrageiras estão sujeitas a sofrerem estresses hídricos, como o encharcamento do solo, que associado ao ataque de fungos patogênicos, causa a Síndrome da Morte do Braquiarião (SMB). A avaliação e seleção de genótipos mais tolerantes ao alagamento vem sendo realizada em vasos. A definição da umidade do solo do tratamento controle a ser utilizada nos ensaios, contribuirá para a seleção de genótipos mais tolerantes ao alagamento em ambientes controlados nas fases iniciais do programa de melhoramento. O objetivo deste estudo foi avaliar respostas morfoagronômicas e fisiológicas de gramíneas forrageiras tropicais sob diferentes níveis de umidade no solo. Foram realizados dois experimentos em ambiente controlado, em Rio Branco, Acre. Utilizou-se o delineamento de blocos casualizados com arranjo fatorial 5 (genótipos) x 4 (regimes hídricos), com quatro repetições. Cinco genótipos de *P. maximum* e cinco de *Brachiaria* spp. foram submetidos separadamente a quatro regimes hídricos (60%, 80%, 100% e 120% da capacidade de vaso), durante 21 dias contínuos. Caracteres morfoagronômicos e fisiológicos foram avaliados. Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F e à análise de regressão. As respostas morfoagronômicas e fisiológicas das gramíneas de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. foram melhores quando cultivadas entre 75% e 85% da capacidade de vaso. A condição hídrica de 120% da capacidade de vaso causou prejuízos expressivos nas características morfoagronômicas e fisiológicas, enquanto nas de 60% e 100% houve leve efeito negativo. Solos com umidade de 20% acima e 40% abaixo da capacidade de vaso prejudicam o desempenho produtivo e fisiológico de gramíneas de *P. maximum* e *Brachiaria* spp., ao passo que as melhores respostas são obtidas entre 75% e 85% da capacidade de vaso. Dentro desse intervalo, sugere-se a disponibilidade hídrica de 80% da capacidade de vaso para ser usada como tratamento controle nos estudos que visem a seleção de genótipos tolerantes ao alagamento em ambiente controlado.

Palavras-chaves: *Brachiaria* spp. Capacidade de vaso. Estresse hídrico. *Panicum maximum*. Tolerância ao alagamento.

MORPHOAGRONOMIC AND PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF TROPICAL FORAGE GRASSES UNDER DIFFERENT WATER REGIMES

ABSTRACT

Tropical American cattle rearing is largely based on *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria*) and *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*). However, such forages are subject to water stress, such as soil waterlogging, which associated with the attack of pathogenic fungi, causes the Death Syndrome of Marandu grass (DSM). The definition of soil moisture of the control treatment to be used in the trials will contribute to the selection of more tolerant genotypes to waterlogging in controlled environments in the early stages of the breeding programs. The objective of this study was to evaluate morphoagronomic and physiological responses of tropical forage grasses under different soil moisture levels. Two experiments were carried out in a controlled environment, in Rio Branco, Acre. A randomized block design with 5 (genotypes) x 4 (water regimes) factorial arrangement was used, with four replications. Five genotypes of *P. maximum* and five of *Brachiaria* spp. were subjected separately to four water regimes (60%, 80%, 100% and 120% of field capacity) for 21 continuous days. Morphoagronomic and physiological traits were evaluated. Data were submitted to analysis of variance using the F test and regression analysis. The morphoagronomic and physiological responses of *P. maximum* and *Brachiaria* spp. were better when cultivated between 75% and 85% of pot capacity. The water condition of 120% of pot capacity caused significant losses in morphoagronomic and physiological characteristics, while those of 60% and 100% had a slight negative effect. Soils with humidity of 20% above and 40% below pot capacity affect the productive and physiological performance of *P. maximum* and *Brachiaria* spp. grasses, while the best responses are obtained between 75% and 85% of pot capacity. Within this range, water availability of 80% of pot capacity is suggested to be used as a control treatment in studies aimed at selecting genotypes tolerant to flooding in a controlled environment.

Keywords: *Brachiaria* spp. Pot capacity. Water stress. *Panicum maximum*. Tolerance to waterlogging.

4.1 INTRODUÇÃO

No Brasil, a atividade pecuária é sustentada por 161 milhões de hectares de áreas de pastagens, cerca de 19% do território nacional (LAPIG, 2022). As gramíneas *Urochloa* spp. (Syn. *Brachiaria* spp.) são responsáveis por compor 85% das pastagens cultivadas no Brasil, além de estarem distribuídas por toda a zona tropical (SILVA et al., 2020). Cultivares de *Megathyrsus maximus* (Syn. *Panicum maximum*) também são tradicionalmente importantes, pois auxiliam na intensificação da produção pecuária devido à sua alta diversidade e adaptabilidade a diversos ambientes (OLIVEIRA et al., 2022). Além da importância na alimentação animal, as gramíneas de *Brachiaria* spp. e *P. maximum* têm papel relevante na indústria brasileira de sementes de forrageiras tropicais, sendo o Brasil o principal exportador de sementes, abastecendo todos os países da América Latina (JANK et al., 2014).

A natureza perene das gramíneas forrageiras tropicais cultivadas faz com que essas plantas enfrentem períodos de estresse hídrico, seja pela falta ou pelo excesso de água (CARDOSO et al., 2015; JIMÉNEZ et al., 2020). Quando a água se encontra em falta ou em excesso interfere nas relações hídricas, fisiológicas e morfológicas a ponto de causar estresse hídrico que, dependendo da magnitude, pode limitar drasticamente a produção de forragem e até mesmo a sobrevivência da espécie (MARANHÃO et al., 2021). É o caso, por exemplo, da Síndrome da Morte do Braquiarão (SMB) (PEDREIRA et al., 2019; RIBEIRO JÚNIOR et al., 2017), que ocorre em solos encharcados ou alagados temporariamente.

A SMB é atribuída a uma combinação de alta pluviosidade anual e presença de fungos patogênicos no solo, como *Pythium*, *Rhizoctonia* e *Fusarium* (PEDREIRA et al., 2019). O problema foi verificado em sete estados da Amazônia brasileira (SILVA et al., 2018), bem como em outros locais dos trópicos americanos, incluindo pastagens dos Llanos colombiano e venezuelano e savanas da Guiana (CARDOSO et al., 2013a).

Esse problema levou à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) e o Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) a realizarem estudos, buscando a identificação de genótipos para cultivo nas áreas de ocorrência da SMB, por meio da avaliação dos efeitos do excesso de água no solo, porém sem considerar a influência patogênica de fungos (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; SILVA et al., 2009; CARDOSO et al.,

2013b; CARDOSO et al., 2014; JIMÉNEZ et al., 2015). Essas pesquisas foram conduzidas com plantas cultivadas em vasos com diferentes lâminas de água no solo (entre 2 e 5 centímetros), comparado a vasos com solo na capacidade de vaso ou um pouco abaixo, sem mencionar o quanto foi reduzido. Isso mostra, que entre os estudos, não há uma definição metodológica da demanda de água para o estabelecimento dos tratamentos alagado e não alagado.

A capacidade de campo favorece maior absorção de água e nutrientes para as plantas (ESPINDULA NETO; SILVA, 2007). No entanto, as gramíneas forrageiras podem apresentar melhor desempenho abaixo da capacidade de campo (BONFIM-SILVA et al., 2014; MASS JUNIOR et al., 2016). Conhecer qual a faixa de teor de água do solo mais adequada para o crescimento das plantas é essencial para melhorar os recursos dos fatores de crescimento, por exemplo, água, luz e nutrientes (MOLDEN et al., 2010; BODNER et al., 2015). Além disso, lâminas de água muito elevadas sobre solo podem levar a uma condição de alagamento muito severa para as plantas, tendo em vista que em condições naturais de campo, a drenagem por sucção de profundidades de camadas mais baixas do solo não permite que lâminas de água permaneçam por tempo prolongado (CHARD; BUGBEE, 2005). Assim, para aumentar a efetividade da seleção de cultivares forrageiras tolerantes a solos alagados em ambiente controlado, faz-se necessário identificar as disponibilidades hídricas que possibilitem a comparação adequada entre condições de cultivo ideais (controle) e limitantes (estresse). Esse conhecimento, contribuirá para o desenvolvimento de métodos de *screening* visando a avaliação de elevado número de genótipos em ambiente controlado na fase inicial dos programas de melhoramento.

O objetivo desse estudo foi avaliar respostas morfológicas, agronômicas e fisiológicas de genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria spp.* sob diferentes disponibilidades hídricas, buscando identificar os graus de umidade adequados para a condução de ensaios para tolerância ao alagamento em ambientes controlados.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

Dois experimentos foram conduzidos em ambiente controlado na Embrapa Acre, em Rio Branco, Acre, localizada na latitude 9°58'22"S, longitude de 67°48'40"W e altitude de 159 m, com médias anuais de temperatura e pluviosidade de 25,46 °C e 2.022 mm, respectivamente (SOUSA, 2020).

4.2.1 Material vegetal e condições de crescimento

Os genótipos utilizados nos dois experimentos foram selecionados conforme níveis de tolerância contrastantes à SMB (Tabela 1 do Capítulo I). O primeiro experimento foi realizado entre novembro de 2020 e janeiro de 2021, utilizando cinco genótipos de *P. maximum* (cv. Mombaça, BRS Tamani, BRS Zuri, PM18 e PM21) e o segundo entre abril e junho de 2021 com cinco genótipos de *Brachiaria* spp. (*B. humidicola* cv. Tully; *B. brizantha* cv. Marandu, cv. Xaraés e acesso Ub001; híbrido de *B. brizantha* x *B. ruziziensis* x *B. decumbens* cv. Mulato II).

As plantas foram cultivadas em substrato composto por solo e areia, os quais tiveram análise química realizada separadamente no laboratório de solos da Embrapa Acre (Tabela 1). O solo foi coletado da camada superficial (0-20 cm) de Latossolo em uma área agrícola do campo experimental da Embrapa Acre. Após peneirado e secado, foi misturado com areia lavada e seca na proporção 1:1, sem adição de adubação mineral.

Tabela 14 - Composição química do solo e da areia

Tipo	pH	P	K	Ca	Mg	H+Al	Al	MO	V	CTC
	H ₂ O	mg dm ⁻³	-----cmol _c dm ⁻³ -----				g kg ⁻¹	%	pH7	
Solo	6,91	27,64	0,75	6,25	1,25	0,71	0,01	22,44	92,11	9,01
Areia	5,90	28,66	0,16	1,72	1,02	0,19	0,01	0,36	94,05	3,11

Cem sementes de cada genótipo foram germinadas em substrato de cinzas e casca de *Pinus* decomposto, exceto o Ub001 que foi propagado a partir de mudas retiradas de touceiras no campo experimental da Embrapa Acre. Dez dias após a semeadura, três mudas uniformes e de vigor semelhante foram transferidas para vasos plásticos de 5 litros contendo 5 kg de substrato. As mudas do Ub001 foram coletadas (perfilhos de 10 cm e com o mesmo número de folhas) e plantadas em

triplicata diretamente nos vasos no dia do transplântio dos genótipos estabelecidos por sementes. Após dez dias, realizou-se o desbaste de duas plantas, mantendo apenas a muda mais vigorosa e uniforme entre vasos. As mesmas condições hídricas para todos os vasos foram mantidas por mais 10 dias de cultivo. Durante o estabelecimento das plantas, todos os vasos foram irrigados até atingirem massa de água a 90% da capacidade de vaso. Essa porcentagem foi calculada a partir da massa de água retida a 100% da capacidade de vaso, verificada antes do início dos experimentos pela média de quatro vasos. Os procedimentos para determinação da capacidade de vaso foram os mesmos do Capítulo I.

Nos dois experimentos, uma combinação fatorial de 5 genótipos por 4 regimes hídricos (60%, 80%, 100% e 120% da capacidade de vaso) foi estabelecida em delineamento de blocos casualizados com quatro repetições. Com base na massa de água retida no tratamento 100%, efetuou-se o cálculo para a averiguação da massa de água dos tratamentos de 60%, 80% e 120% da capacidade de vaso. No tratamento 120%, uma lâmina d'água de cerca de 1 cm foi formada acima da superfície do solo, cuja drenagem foi impedida pela colocação dos vasos dentro de outros recipientes com dreno vedado com saco plástico. Durante todo o período experimental (41 dias), os vasos foram pesados diariamente para controlar a disponibilidade de água.

A temperatura e umidade do interior da casa telada foram registradas. Calculou-se ainda o déficit de pressão de vapor conforme a equação de Tetens (1930). As informações destas medidas estão expressas em médias diárias nas figuras B e D no Apêndice A.

Aos 21 dias de imposição dos regimes hídricos, avaliaram-se: caracteres morfoagronômicos, índice SPAD e caracteres fisiológicos, relacionados a trocas gasosas.

4.2.2 Caracteres morfoagronômicos e índice SPAD

Foi realizada a contagem do número de folhas verdes, amareladas e secas, em folhas totalmente expandidas por vaso, as quais foram somadas para obtenção do número total de folhas. O número de perfilhos foi contado por vaso.

A produção das massas secas da folha, colmo e raiz foram determinadas com o corte da parte aérea rente ao solo e separação das folhas e colmos na junção da lígula. O substrato foi retirado das raízes com água corrente. O material foi seco em estufa a

65 °C e pesado após 72 horas. A massa seca total foi verificada pela soma das massas secas da folha, colmo e raiz.

A taxa de alongamento foliar foi medida conforme Dias-Filho e Carvalho (2000). O índice SPAD (*Soil Plant Analysis Development*) foi averiguado com três medições consecutivas no terço médio de três folhas totalmente expandidas com um medidor indireto de clorofila Minolta SPAD-502 (MINOLTA, 1989).

4.2.3 Caracteres fisiológicos de trocas gasosas

As medições de trocas gasosas foram realizadas em uma lâmina foliar jovem totalmente expandida, utilizando um analisador de gás infravermelho (IRGA; modelo portátil LI- 6400xt, LI-COR Biosciences Inc., Lincoln, Nebraska, USA). A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) da câmara de leitura foi mantida a 1200 $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a concentração atmosf\u00e9rica de CO_2 a 400 ppm e a temperatura a 30 °C. Foram avaliadas a fotoss\u00edntese (assimila\u00e7\u00e3o de CO_2) (P_N), condut\u00e2ncia estom\u00e1tica (g_s), transpira\u00e7\u00e3o foliar (E) e concentra\u00e7\u00e3o intercelular de CO_2 (C_i). Pela raz\u00e3o P_N/C_i e P_N/E calculou-se a efici\u00eancia de carboxila\u00e7\u00e3o (EC) e efici\u00eancia no uso da \u00e1gua (EUA), respectivamente.

4.2.4 An\u00e1lise de dados

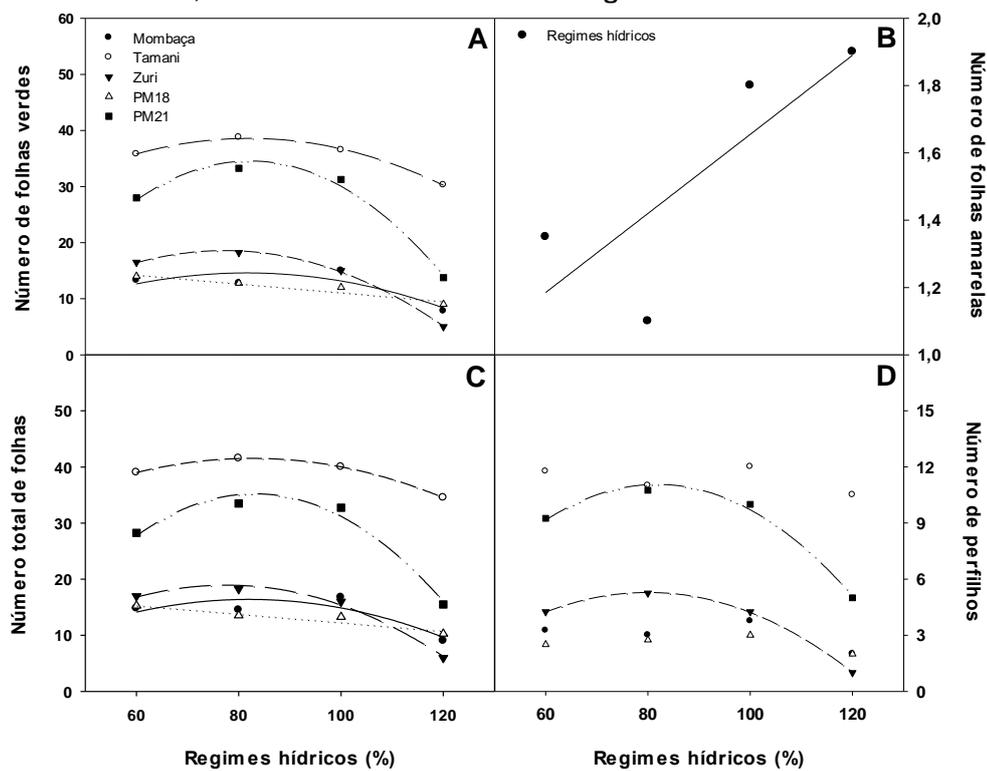
As an\u00e1lises foram realizadas usando o software R, vers\u00e3o 4.1.3 (R Core Team, 2022). No pacote ExpDes vers\u00e3o 1.2.2 (FERREIRA et al., 2021), os dados tiveram as normalidades dos res\u00edduos e homogeneidade das vari\u00e2ncias verificadas. Em seguida, realizou-se an\u00e1lise de vari\u00e2ncia pelo teste F a 5% de signific\u00e2ncia, com conseq\u00fcente estudo do desdobramento das intera\u00e7\u00f5es entre os fatores (regimes h\u00eddricos x gen\u00f3tipos). Para o fator regime h\u00eddrico efetuou-se an\u00e1lise de regress\u00e3o.

4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.3.1 Caracteres morfoagronômicos

A condição hídrica de 81% da capacidade de vaso, em média, possibilitou maior produção de folhas verdes e número total de folhas em todos os genótipos de *P. maximum* (Figura 23A e 23C) e *Brachiaria* spp. (Figura 24A e 24D), exceto no PM18 e Ub001, os quais tiveram essas características linearmente reduzidas em função do aumento hídrico.

Figura 23 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número total de folhas (C) e número de perfilhos (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Número de folhas verdes: Mombaça: $y = -13,4625 + 0,6881x - 0,0042x^2$ ($R^2 = 0,74$); Tamani: $y = -0,1875 + 0,9469x - 0,0058x^2$ ($R^2 = 0,99$); Zuri: $y = -25,1375 + 1,1331x - 0,0073x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM18: $y = 19,0250 - 0,0787x$ ($R^2 = 0,92$); PM21: $y = -61,3625 + 2,3356x - 0,0142x^2$ ($R^2 = 0,96$).

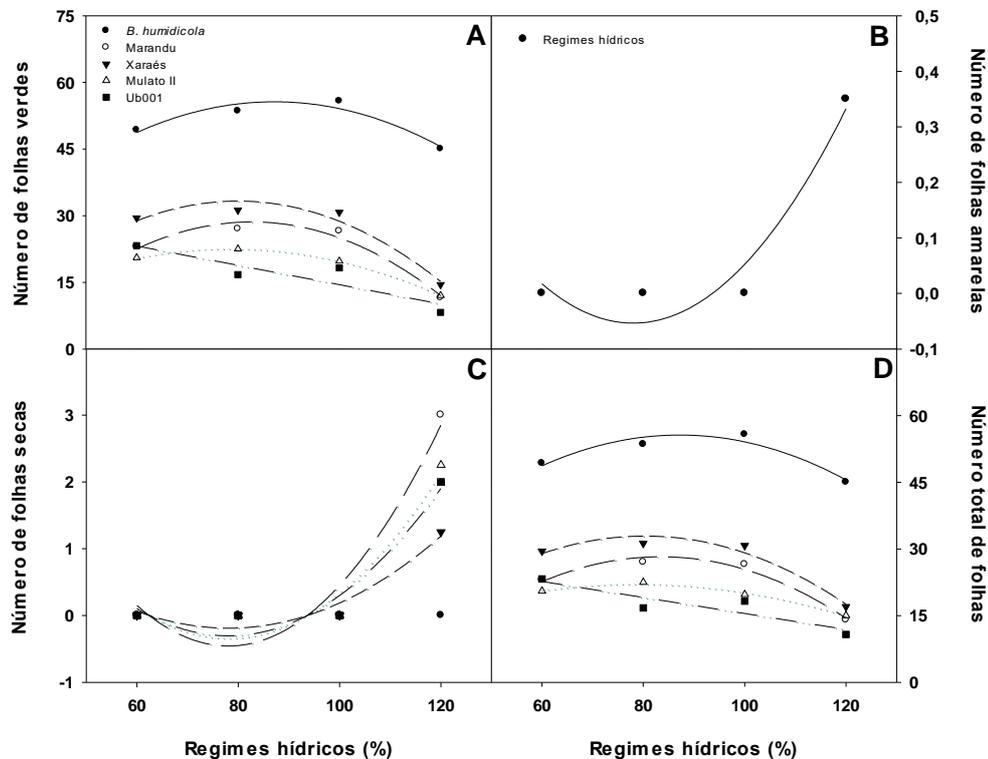
Número de folhas amarelas: Regimes hídricos: $y = 0,4800 + 0,0117x$ ($R^2 = 0,65$).

Número total de folhas: Mombaça: $y = -15,1250 + 0,7687x - 0,0047x^2$ ($R^2 = 0,76$); Tamani: $y = 7,5000 + 0,8250x - 0,0050x^2$ ($R^2 = 0,99$); Zuri: $y = -23,2625 + 1,0894x - 0,0070x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM18: $y = 19,9250 - 0,0762x$ ($R^2 = 0,90$); PM21: $y = -61,8250 + 2,3363x - 0,0141x^2$ ($R^2 = 0,92$).

Número de perfilhos: Zuri: $y = -11,6625 + 0,4244x - 0,0027x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM21: $y = -16,0500 + 0,6637x - 0,0041x^2$ ($R^2 = 0,99$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE Y.

Figura 24 - Número de folhas verdes (A), número de folhas amarelas (B), número de folhas secas (C) e número total de folhas (D) em cinco genótipos de *Brachiaria spp.*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Número de folhas verdes: *B. humidicola*: $y = -15,6500 + 1,6350x - 0,0094x^2$ ($R^2 = 0,91$); Marandu: $y = -52,5000 + 1,9625x - 0,0119x^2$ ($R^2 = 0,97$); Xaraés: $y = -38,5250 + 1,7975x - 0,0112x^2$ ($R^2 = 0,95$); Mulato II: $y = -14,9125 + 0,9556x - 0,0061x^2$ ($R^2 = 0,99$); Ub001: $y = 36,2000 - 0,2175x$ ($R^2 = 0,81$).

Número de folhas amarelas: Regimes hídricos: $y = 1,2775 - 0,0341x + 0,0002x^2$ ($R^2 = 0,93$).

Número de folhas secas: Marandu: $y = 10,9500 - 0,2925x + 0,0019x^2$ ($R^2 = 0,93$); Xaraés: $y = 4,5625 - 0,1219x + 0,0008x^2$ ($R^2 = 0,93$); Mulato II: $y = 8,2125 - 0,2194x + 0,0014x^2$ ($R^2 = 0,93$); Ub001: $y = 7,3000 - 0,1950x + 0,0013x^2$ ($R^2 = 0,93$).

Número total de folhas: *B. humidicola*: $y = -15,6500 + 1,6350x - 0,0094x^2$ ($R^2 = 0,91$); Marandu: $y = -43,3750 + 1,7188x - 0,0103x^2$ ($R^2 = 0,91$); Xaraés: $y = -29,4000 + 1,5537x - 0,0097x^2$ ($R^2 = 0,97$); Mulato II: $y = -3,9625 + 0,6631x - 0,0042x^2$ ($R^2 = 0,99$); Ub001: $y = 33,4500 - 0,1800x$ ($R^2 = 0,82$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE Z.

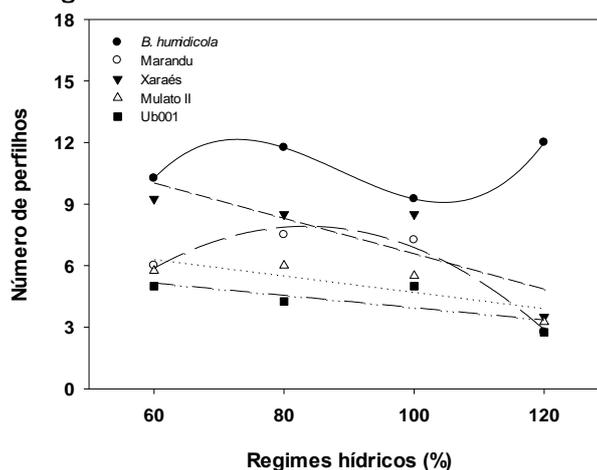
Os tratamentos de 60% e 120% de massa de água no solo causaram redução na quantidade de folhas verdes em todos os genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria spp.* com curvas quadráticas; contudo, a maior redução foi causada pelo tratamento de 120% (Figura 23A e 23A). Nos genótipos de *P. maximum*, não foram verificadas folhas secas, mas houve amarelecimento na condição hídrica de maior umidade (120%), independentemente do genótipo avaliado (Figura 23B). Amarelecimento (independentemente do genótipo avaliado) e morte foliar nos genótipos de *Brachiaria spp.*, foi também verificado apenas a 120% da capacidade de vaso (Figura 24B, 24C),

exceto na *B. humidicola* que não teve folhas secas em nenhuma das porcentagens de umidade avaliadas.

Quanto ao perfilhamento, nenhuma alteração foi verificada entre os diferentes regimes hídricos no Mombaça, Tamani e PM18. Nos genótipos Zuri e PM21 de *P. maximum* e Marandu de *B. brizantha*, houve ajuste quadrático com maior perfilhamento em torno da condição hídrica 80% e redução gradual em direção aos dois extremos de umidade, sendo mais acentuada na condição hídrica 120% (Figura 23D e 25). Nos genótipos Xaraés, Mulato II e Ub001, essa característica decresceu linearmente à medida que o regime hídrico aumentou (Figura 25).

Ao contrário das observações desse estudo, Oliveira et al. (2022) reportaram, em *P. maximum*, maior intensidade de perfilhamento entre as condições hídricas de 100% e 120% da capacidade de vaso, independente do genótipo avaliado. Elevado perfilhamento sob 120% de umidade no solo foi também verificado nas cultivares Massai e Tamani (MARANHÃO et al., 2021). Por outro lado, Caetano e Dias-Filho (2008), ao analisarem seis genótipos de *Brachiaria* spp. sob duas condições hídricas (não alagado e alagado) verificaram que, sob alagamento, o perfilhamento foi reduzido em quatro genótipos, incluindo a cultivar Marandu.

Figura 25 - Número de perfilhos em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

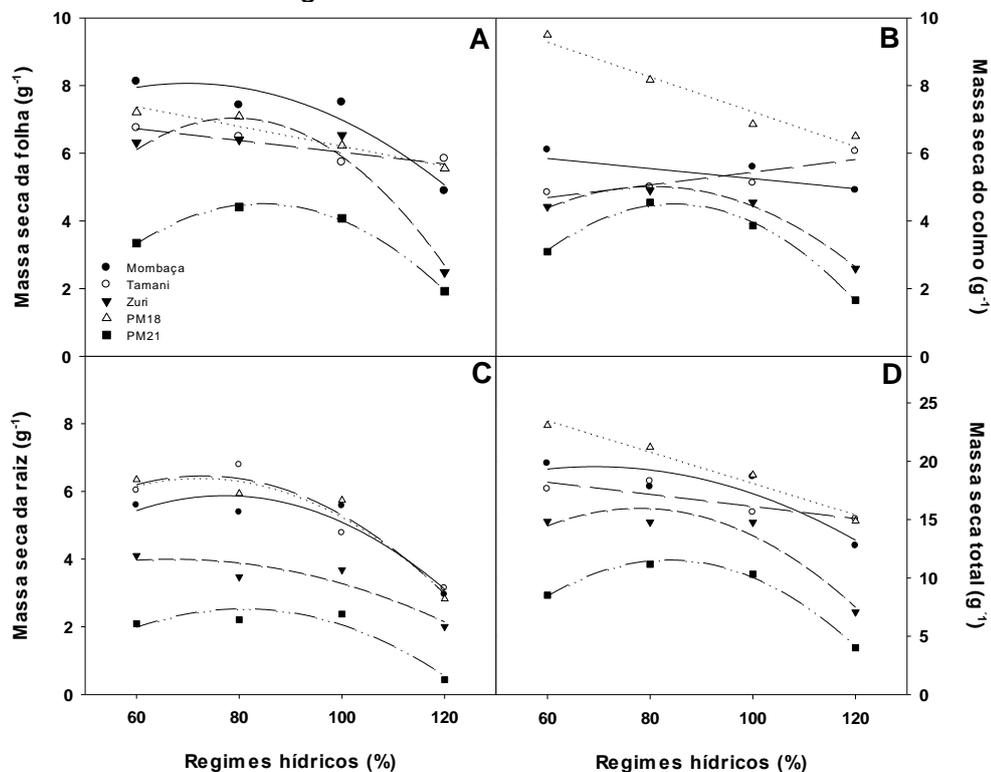
Número de perfilhos: *B. humidicola*: $y = -110,7500 + 4,3979x - 0,0513x^2 + 0,0002x^3$ ($R^2 = 1$);
 Marandu: $y = -18,1250 + 0,6250x - 0,0037x^2$ ($R^2 = 0,98$); Xaraés: $y = 15,2000 - 0,0863x$ ($R^2 = 0,71$);
 Mulato II: $y = 8,7250 - 0,0400x$ ($R^2 = 0,66$); Ub001: $y = 6,9500 - 0,0300x$ ($R^2 = 0,53$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE Z.

Nos genótipos de *P. maximum*, as regressões para massa seca da folha foram similares às verificadas para massa seca total (Figura 26A e 26D). No Tamani e PM18,

tais caracteres foram linearmente reduzidos em função da maior porcentagem de água. No Mombaça, Zuri e PM21 houve ajuste de modelos quadráticos com ponto máximo, em média, a 78% da capacidade de vaso. Nestes três genótipos, tal condição hídrica foi próxima à que possibilitou maior alongamento foliar (Figura 28) e número de folhas verdes (Figura 23A) (81% em média), indicando que para estes genótipos, o aumento da massa seca da folha está associado ao maior alongamento foliar e maior quantidade de folhas verdes.

Figura 26 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Massa seca da folha: Mombaça: $y = 2,1713 + 0,1684x - 0,0012x^2$ ($R^2 = 0,90$); Tamani: $y = 7,7650 - 0,0174x$ ($R^2 = 0,83$); Zuri: $y = -9,1137 + 0,4089x - 0,0026x^2$ ($R^2 = 0,92$); PM18: $y = 9,1487 - 0,0292x$ ($R^2 = 0,94$); PM21: $y = -9,8090 + 0,3398x - 0,0020x^2$ ($R^2 = 0,99$).

Massa seca do colmo: Mombaça: $y = 6,7415 - 0,0149x$ ($R^2 = 0,48$); Tamani: $y = 3,5600 + 0,0188x$ ($R^2 = 0,79$); Zuri: $y = -4,8265 + 0,2448x - 0,0015x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM18: $y = 12,3875 - 0,0515x$ ($R^2 = 0,95$); PM21: $y = -11,8596 + 0,3871x - 0,0023x^2$ ($R^2 = 0,99$).

Massa seca da raiz: Mombaça: $y = -3,0874 + 0,2322x - 0,0015x^2$ ($R^2 = 0,90$); Tamani: $y = -1,3859 + 0,2158x - 0,0015x^2$ ($R^2 = 0,93$); Zuri: $y = 1,0885 + 0,0872x - 0,0007x^2$ ($R^2 = 0,85$); PM18: $y = -1,8445 + 0,2280x - 0,0016x^2$ ($R^2 = 0,83$); PM21: $y = -5,8257 + 0,2072x - 0,0013x^2$ ($R^2 = 0,90$).

Massa seca total: (Mombaça) = $7,8085 + 0,3388x - 0,0024x^2$ ($R^2 = 0,84$); Tamani: $y = 21,3035 - 0,0519x$ ($R^2 = 0,75$); Zuri: $y = -12,8517 + 0,7408x - 0,0048x^2$ ($R^2 = 0,93$); PM18: $y = 31,5905 - 0,1346x$ ($R^2 = 0,97$); PM21: $y = -27,4944 + 0,9341x - 0,0056x^2$ ($R^2 = 0,99$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AA.

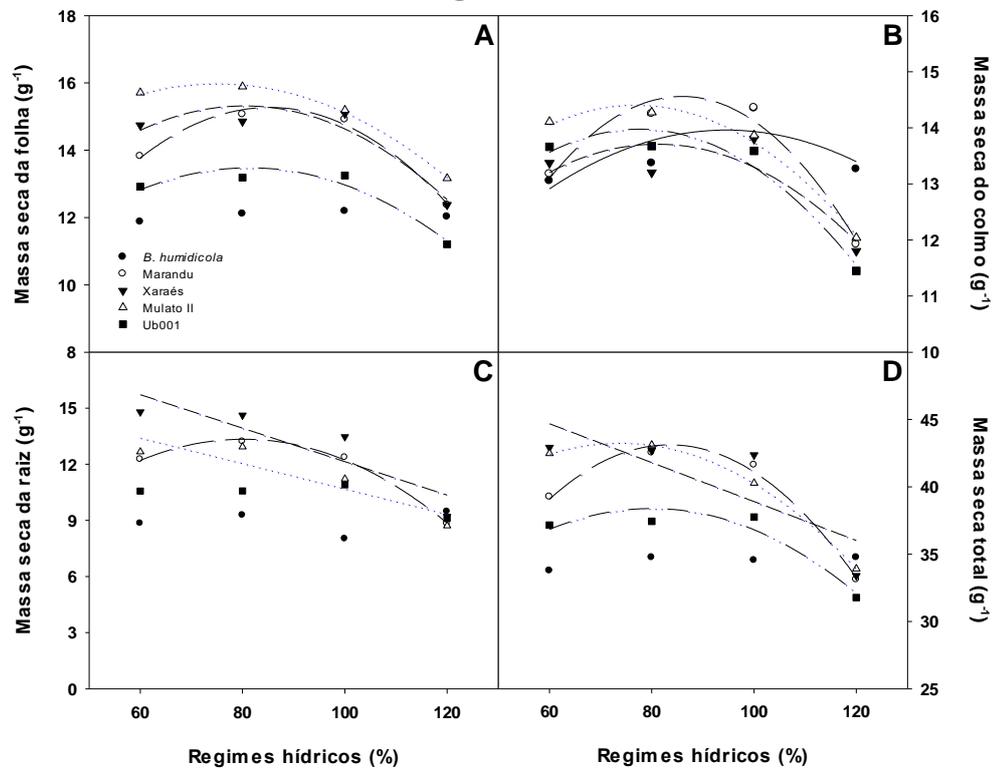
A massa seca do colmo no Zuri e PM21 apresentou resposta quadrática aos diferentes percentuais de água, com maior produção a 83% da capacidade de vaso. A resposta para Mombaça, Zuri e Tamani foi linear para esta característica, sendo que neste último genótipo a resposta foi crescente (Figura 26B). Vale destacar, que o perfilhamento no Tamani foi constante entre os tratamentos hídricos (Figura 23D), sugerindo que o aumento na massa seca do colmo nesse genótipo como resposta ao aumento da umidade no solo foi resultado de colmos mais alongados e não de maior perfilhamento. Alongamento de perfilhos sob solos alagados é descrito como uma das respostas estruturais que as plantas apresentam para minimizar os efeitos dessa condição adversa (INSAUSTI et al., 2001).

A massa seca da raiz, em genótipos de *P. maximum*, foi maior em plantas cultivadas a 72% da capacidade de vaso, em média. Sob alagamento essa característica foi fortemente reduzida em todos os genótipos (Figura 26C). Essa situação foi similar ao ocorrido nos genótipos Xaraés e Mulato II de *Brachiaria* spp., os quais tiveram massa de raiz linearmente reduzida em função do aumento dos regimes hídricos (Figura 27C). No Marandu, as maiores porcentagem de água no solo causaram limitações na produção de massa seca radicular; contudo, a resposta foi quadrática, mostrando que sob baixa disponibilidade hídrica também ocorreu redução, porém de maneira menos acentuada.

Sob restrição hídrica, as plantas aceleram o crescimento radicular para absorver água nas camadas mais profundas do solo (CARDOSO et al., 2015). Em contrapartida, sob alagamento, as plantas reduzem o crescimento das raízes em profundidade para mitigar a depleção de oxigênio (CARDOSO et al., 2014). Outras alterações importantes são viabilizadas em nível morfológico, como a formação de raízes adventícias; e anatômico, principalmente, pelo desenvolvimento de aerênquima e uma camada suberizada na exoderme da raiz (CARDOSO et al., 2013b, JIMÉNEZ et al., 2020).

A massa seca da folha, raiz e total em *B. humidicola* não variou com a umidade do solo (Figura 27A, 27C e 27D), mostrando que a boa tolerância a solos alagados dessa espécie envolve a manutenção da massa seca em níveis normais. Cardoso et al. (2014) também verificaram respostas semelhantes entre solos alagado e não alagado na massa seca da parte aérea em 10 dos 12 acessos analisados de *B. humidicola*. Contudo, diferentemente desse estudo, a massa seca da raiz foi significativamente reduzida em 11 acessos.

Figura 27 - Massa seca da folha (A), massa seca do colmo (B), massa seca da raiz (C) e massa seca total (D) em cinco genótipos de *Brachiaria spp.*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Massa seca da folha: Marandu: $y = -1,8417 + 0,4016x - 0,0024x^2$ ($R^2 = 0,98$); Xaraés: $y = 3,9378 + 0,2835x - 0,0018x^2$ ($R^2 = 0,90$); Mulato II: $y = 8,2281 + 0,2072x - 0,0014x^2$ ($R^2 = 0,99$); Ub001: $y = 3,9174 + 0,2353x - 0,0014x^2$ ($R^2 = 0,94$).

Massa seca do colmo: *B. humidicola*: $y = 6,1270 + 0,1656x - 0,0009x^2$ ($R^2 = 0,62$); Marandu: $y = -1,6053 + 0,3766x - 0,0022x^2$ ($R^2 = 0,97$); Xaraés: $y = 6,2245 + 0,1848x - 0,0011x^2$ ($R^2 = 0,75$); Mulato II: $y = 7,0740 + 0,1913x - 0,0012x^2$ ($R^2 = 0,99$); Ub001: $y = 6,2245 + 0,1848x - 0,0011x^2$ ($R^2 = 0,75$).

Massa seca da raiz: Marandu: $y = -4,6928 + 0,4504x - 0,0028x^2$ ($R^2 = 0,99$); Xaraés: $y = 21,0853 - 0,0895x$ ($R^2 = 0,76$); Mulato II: $y = 17,4900 - 0,0679x$ ($R^2 = 0,82$).

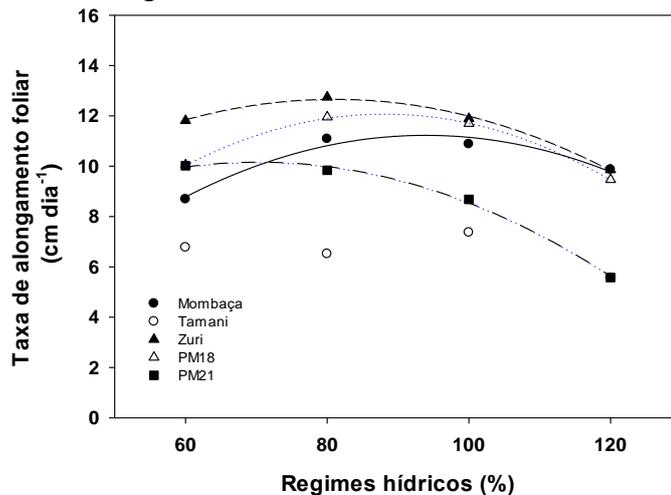
Massa seca total: Marandu: $y = -8,1398 + 1,2285x - 0,0074x^2$ ($R^2 = 0,97$); Xaraés: $y = 53,3350 - 0,1444x$ ($R^2 = 0,65$); Mulato II: $y = 19,6465 + 0,6420x - 0,0044x^2$ ($R^2 = 0,99$); Ub001: $y = 13,3794 + 0,6259x - 0,0039x^2$ ($R^2 = 0,92$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AB.

Na massa seca do colmo da *B. humidicola*, houve um ponto de ótima produção (92% da capacidade campo), com redução gradual em função dos dois extremos de umidade, principalmente sob maior limitação hídrica (60%) (Figura 27B). O número de perfilhos (estolhos) dessa espécie foi de 10,2 e 12,0, em média, para plantas cultivadas nas condições hídricas 60% e 120%, respectivamente, o que justifica a menor redução da massa seca do colmo sob o tratamento com maior porcentagem de água no solo.

Para os genótipos Marandu, Xaraés, Mulato II e Ub001 foi observada resposta quadrática para massa seca foliar e colmo, com maior produção entre 75% e 85% da capacidade de vaso (Figura 27A e 27B). Também foi verificado maior índice SPAD com a umidade do solo em torno de 80% para esses genótipos (Figura 31). Essa mesma condição hídrica também possibilitou maior taxa de alongamento foliar, independente do genótipo avaliado (Figura 29). De forma semelhante, tais caracteres sofreram maior redução em função do aumento de água no solo. Assim como nesse estudo, Mass Junior et al. (2016), verificaram que o alagamento reduziu a massa seca de forragem (folha e colmo) das cultivares Marandu e Xaraés; contudo, nenhuma redução foi verificada sob baixa disponibilidade hídrica (50% da capacidade de vaso). Além disso, de maneira corroborativa, tais autores também verificaram que, na capacidade de vaso (100%), houve redução no desempenho das forrageiras.

Figura 28 - Taxa de alongamento foliar em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados sob diferentes regimes hídricos

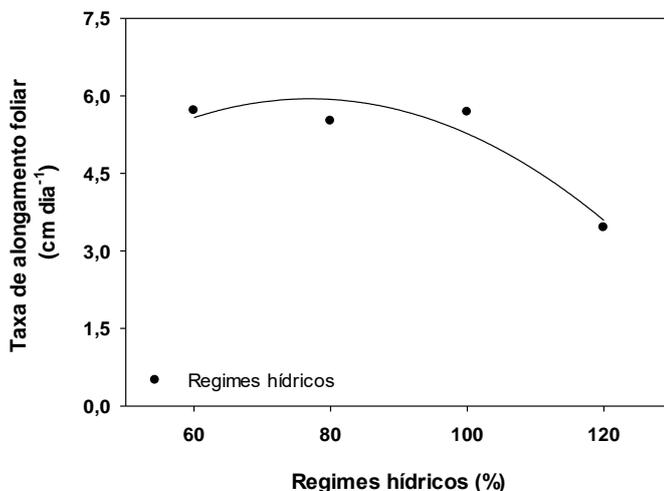


Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Taxa de alongamento foliar: Mombaça: $y = -7,5650 + 0,4003x - 0,0021x^2$ ($R^2 = 0,87$); Zuri: $y = 0,4927 + 0,3005x - 0,0019x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM18: $y = -7,9515 + 0,4552x - 0,0026x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM21: $y = 1,1396 + 0,2569x - 0,0018x^2$ ($R^2 = 0,99$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AA.

Figura 29 - Taxa de alongamento foliar em cinco genótipos de *Brachiaria spp.*, cultivados sob diferentes regimes hídricos

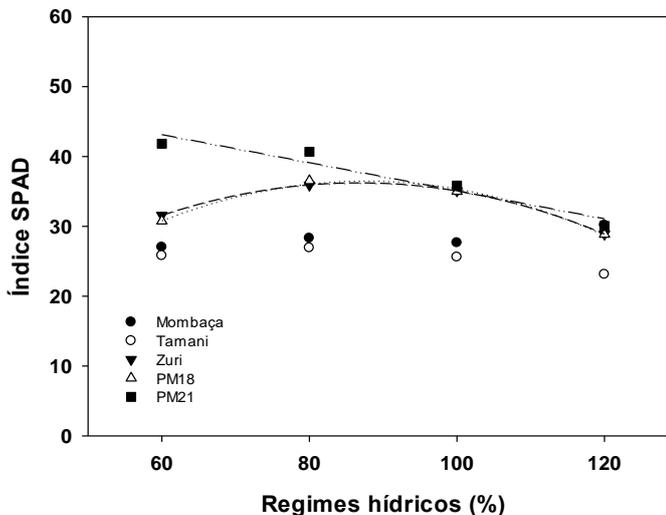


Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Taxa de alongamento foliar: Regimes hídricos: $y = -1,5729 + 0,1953x - 0,0013x^2$ ($R^2 = 0,89$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AB.

Figura 30 - Índice SPAD em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados sob diferentes regimes hídricos

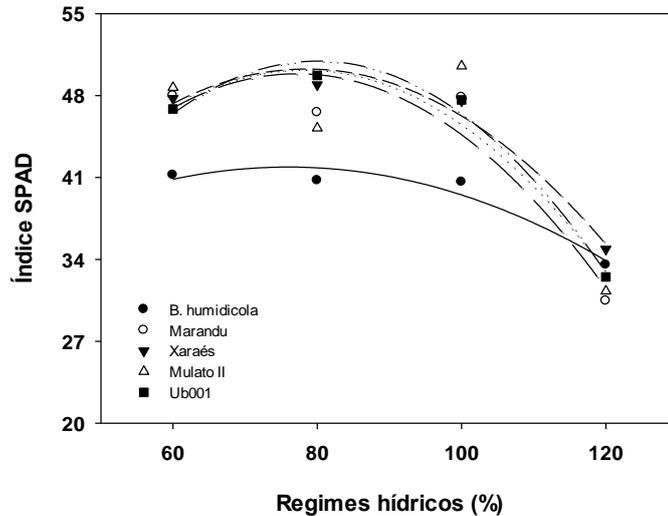


Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Índice SPAD: Zuri: $y = -13,1213 + 1,1394x - 0,0066x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM18: $y = -20,6112 + 1,3054x - 0,0075x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM21: $y = 55,1725 - 0,2009x$ ($R^2 = 0,93$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AA.

Figura 31 - Índice SPAD em cinco genótipos em cinco genótipos de *Brachiaria spp.*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Índice SPAD: *B. humidicola*: $y = 18,0800 + 0,6267x - 0,0041x^2$ ($R^2 = 0,93$); Marandu: $y = -9,4425 + 1,5376x - 0,0100x^2$ ($R^2 = 0,89$); Xaraés: $y = -3,0125 + 1,3581x - 0,0087x^2$ ($R^2 = 0,97$); Mulato II: $y = -9,7950 + 1,5374x - 0,0098x^2$ ($R^2 = 0,75$); Ub001: $y = -21,0075 + 1,7993x - 0,0113x^2$ ($R^2 = 0,98$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AB.

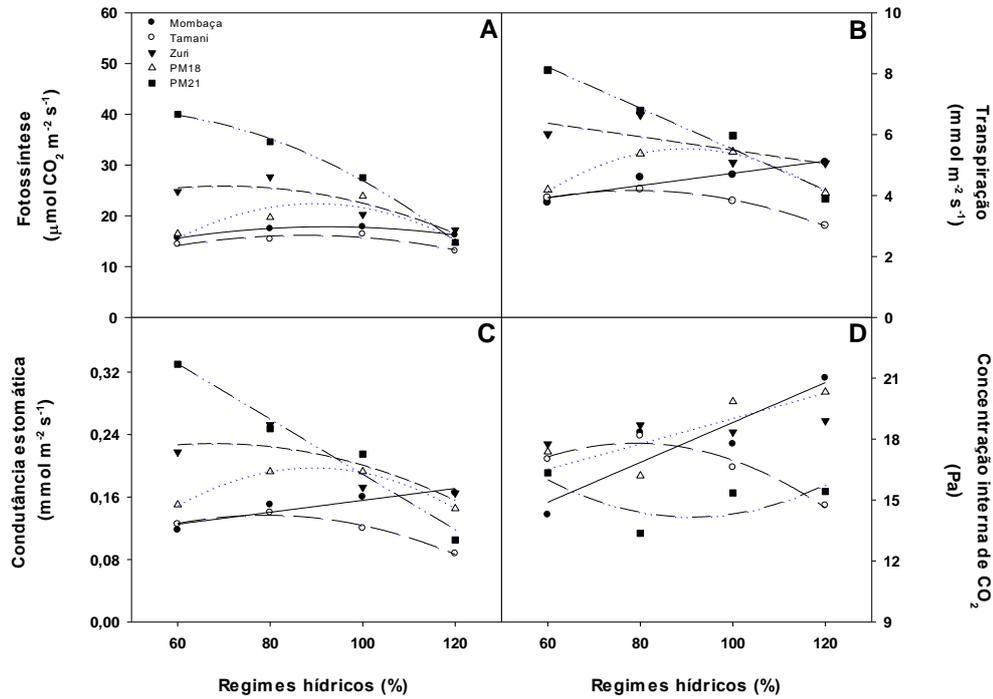
4.3.2 Caracteres de trocas gasosas

Os genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria spp.* apresentaram variadas respostas para os caracteres de trocas gasosas em função dos diferentes percentuais de água no solo.

A fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração interna de CO_2 (C_i) no Tamani tiveram respostas quadráticas, mas com baixa variação ao longo dos tratamentos (Figura 32A, 32B, 32C e 32D). Observação semelhante ocorreu no Mombaça para P_N , mas não para E , g_s e C_i , cujas respostas foram linearmente crescentes. Por outro lado, o aumento das percentagens de água no solo causou forte redução na P_N , E e g_s no Zuri e PM21 ao passo que, no PM18, estes três caracteres foram reduzidos semelhantemente nos tratamentos de menor (60%) e maior (120%) massa de água no solo.

A eficiência de carboxilação (EC) e a eficiência no uso da água (EUA), no Mombaça, Zuri e PM21, sofreram redução na medida em que as disponibilidades hídricas aumentaram (Figura 33A e 33B). Contudo, no PM21, tais caracteres só começaram a demonstrar tendência de queda a partir de 80% da capacidade de vaso, situação também verificada no Zuri, mas apenas para EUA .

Figura 32 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO₂ (D) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R²):

Fotossíntese: Mombaça: $y = -0,5145 + 0,3976x - 0,0022x^2$ (R² = 0,99); Tamani: $y = -4,5663 + 0,4749x - 0,0027x^2$ (R² = 0,84); Zuri: $y = 7,7245 + 0,5198x - 0,0037x^2$ (R² = 0,83); PM18: $y = -39,7398 + 1,3902x - 0,0078x^2$ (R² = 0,79); PM21: $y = 31,4239 + 0,4161x - 0,0046x^2$ (R² = 0,99).

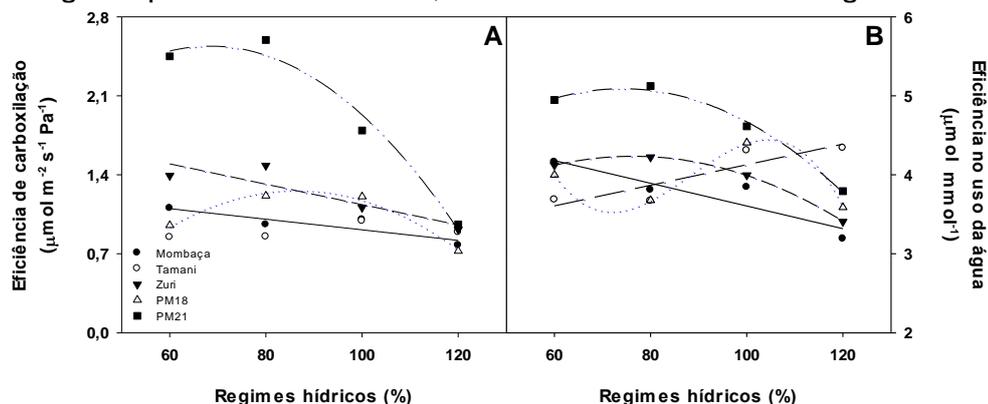
Transpiração: y Mombaça: $y = 2,7147 + 0,0202x$ (R² = 0,89); Tamani: $y = -0,0610 + 0,1076x - 0,0007x^2$ (R² = 0,98); Zuri: $y = 7,6992 - 0,0221x$ (R² = 0,55); PM18: $y = -7,1614 + 0,2838x - 0,0016x^2$ (R² = 0,99); PM21: $y = 12,2565 - 0,0673x$ (R² = 0,97).

Condutância estomática: Mombaça: $y = 0,0795 + 0,0008x$ (R² = 0,85); Tamani: $y = -0,0479 + 0,0047x - 0,00003x^2$ (R² = 0,98); Zuri: $y = 0,1069 + 0,0036x - 0,000026x^2$ (R² = 0,65); PM18: $y = -0,2507 + 0,0100x - 0,00056x^2$ (R² = 0,99); PM21: $y = 0,5427 - 0,0035x$ (R² = 0,96).

Concentração interna de CO₂: Mombaça: $y = 9,0018 + 0,0982x$ (R² = 0,83); Tamani: $y = 6,0621 + 0,2976x - 0,0019x^2$ (R² = 0,95); PM18: $y = 12,8072 + 0,0625x$ (R² = 0,67); PM21: $y = 29,9416 - 0,3467x + 0,0019x^2$ (R² = 0,50).

2- Análise de variância no APÊNDICE AC.

Figura 33 - Eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

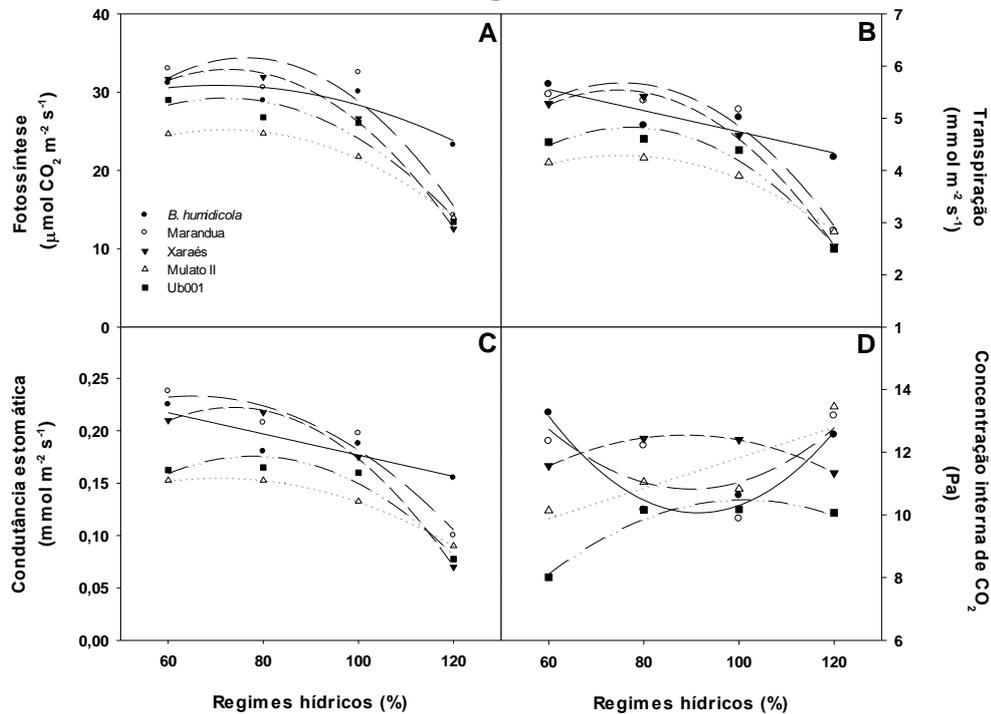
Eficiência de carboxilação: Mombaça: $y = 1,3813 - 0,0047x$ ($R^2 = 0,78$); Zuri: $y = 2,0372 - 0,0090x$ ($R^2 = 0,80$); PM18: $y = -2,2057 + 0,0804x - 0,0005x^2$ ($R^2 = 0,98$); PM21: $y = -0,3211 + 0,0836x - 0,0006x^2$ ($R^2 = 0,97$).

Eficiência no uso da água: Mombaça: $y = 5,0425 - 0,0144x$ ($R^2 = 0,84$); Tamani: $y = 2,8252 + 0,0130x$ ($R^2 = 0,81$); Zuri: $y = 1,7389 + 0,0655x - 0,0004x^2$ ($R^2 = 0,99$); PM18: $y = 37,2550 - 1,2181x + 0,0143x^2 - 0,000054x^3$ ($R^2 = 1$); PM21: $y = 1,6812 + 0,0921x - 0,0006x^2$ ($R^2 = 0,98$).

2- Análise de variância no APÊNDICE AC.

Em relação às características de trocas gasosas em *Brachiaria* spp., verificaram-se respostas quadráticas para P_N , E e g_S nos cinco genótipos, exceto para *B. humidicola*, que teve decréscimo linear para E e g_S (Figura 34A, 34B e 34C). O aumento no percentual de água, a partir de 80% da capacidade de vaso, reduziu a P_N , E e g_S em todos os genótipos, mas na *B. humidicola*, a P_N diminuiu com menor intensidade. Além disso, verificou-se que entre os percentuais de 60% e 100% de água no solo, os genótipos apresentaram diferentes estimativas, mas no tratamento 120%, a *B. humidicola* teve um padrão de resposta destoante, com médias superiores à de todos os genótipos.

Figura 34 - Fotossíntese (A), transpiração (B), condutância estomática (C) e concentração interna de CO₂ (D) em cinco genótipos de *Brachiaria spp.*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R²):

Fotossíntese (A): *B. humidicola*: $y = 16,6414 + 0,4044x - 0,0029x^2$ (R² = 0,83); Marandua: $y = -23,1131 + 1,5076x - 0,0099x^2$ (R² = 0,87); Xaraés: $y = -14,3151 + 1,3018x - 0,0090x^2$ (R² = 0,99); Mulato II: $y = -0,3875 + 0,7112x - 0,0049x^2$ (R² = 0,99); Ub001: $y = -4,3787 + 0,9366x - 0,0065x^2$ (R² = 0,94).

Transpiração (B): *B. humidicola*: $y = 6,7645 - 0,0202x$ (R² = 0,83); Marandua: $y = -2,1685 + 0,2080x - 0,0014x^2$ (R² = 0,95); Xaraés: $y = -2,2775 + 0,2106x - 0,0014x^2$ (R² = 0,99); Mulato II: $y = 0,2330 + 0,1084x - 0,0007x^2$ (R² = 0,99); Ub001: $y = -2,4301 + 0,1885x - 0,0012x^2$ (R² = 0,97).

Condutância estomática (C): *B. humidicola*: $y = 0,2780 - 0,0010x$ (R² = 0,81); Marandua: $y = 0,0551 + 0,0055x - 0,000042x^2$ (R² = 0,95); Xaraés: $y = -0,1581 + 0,0103x - 0,00007x^2$ (R² = 0,99); Mulato II: $y = 0,0234 + 0,0037x - 0,000026x^2$ (R² = 0,99); Ub001: $y = -0,1455 + 0,0083x - 0,000053x^2$ (R² = 0,95).

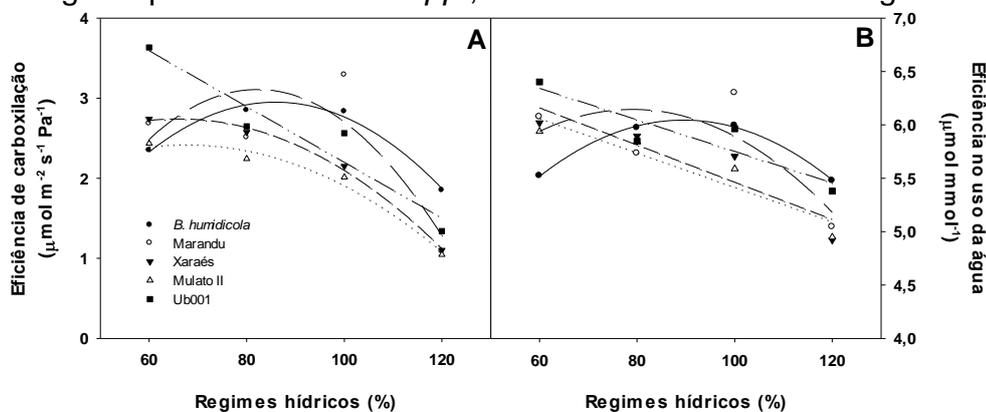
Concentração interna de CO₂ (D): *B. humidicola*: $y = 36,2878 - 0,5742x + 0,0031x^2$ (R² = 0,97); Marandua: $y = 28,1118 - 0,3848x + 0,0021x^2$ (R² = 0,49); Xaraés: $y = 3,0304 + 0,2149x - 0,0012x^2$ (R² = 0,99); Mulato II: $y = 6,9947 + 0,0485x$ (R² = 0,76); Ub001: $y = -3,9133 + 0,2852x - 0,0014x^2$ (R² = 0,94).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AD.

Todos os genótipos, exceto Mulato II (Figura 34D), apresentaram respostas quadráticas para concentração interna de CO₂. *B. humidicola* e a cultivar Marandua se destacaram, com menor Ci entre 80% e 90% da capacidade de vaso (Figura 35D), indicando que essas condições hídricas possibilitaram que o CO₂ capturado fosse mais bem assimilado, observação confirmada pela eficiência de carboxilação (Figura 35A). Entre as condições hídricas de 80% e 90% da capacidade de vaso, a *B. humidicola* e o Marandua também tiveram maior EUA (Figura 35B). Sob os suprimentos

hídricos mais elevados a EC e EUA foram reduzidas em todos os genótipos, o que justifica os decréscimos na P_N e E , a partir dos pontos máximos (Figura 34A e 34B). Na *B. humidicola*, essas reduções não refletiram em perda de biomassa (Figura 27) e nem em diminuição de perfilhamento (Figura 25), indicando que quedas em parâmetros fisiológicos como fotossíntese e transpiração não causam danos a essa espécie, sendo, portanto, uma regulação fisiológica não prejudicial. Por outro lado, no Marandu, Xaraés, Mulato II e Ub001 as reduções fisiológicas, como resposta às elevadas umidades no solo, foram prejudiciais, pois resultaram em perda de biomassa. Na cv. Marandu, declínio acentuado na fotossíntese, transpiração e condutância estomática associado à diminuição de massa seca da parte aérea e radicular em plantas submetidas ao alagamento do solo também foi verificado em estudos anteriores (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008), confirmando que a susceptibilidade ao encharcamento do solo dessa cultivar é resultado de danos fisiológicos e agrônômicos.

Figura 35 - Eficiência de carboxilação (A) e eficiência no uso da água (B) em cinco genótipos de *Brachiaria spp.*, cultivados sob diferentes regimes hídricos



Nota: 1 - Equações e coeficiente de determinação (R^2):

Eficiência de carboxilação (A): *B. humidicola*: $y = -3,8884 + 0,1592x - 0,0009x^2$ ($R^2 = 0,98$); Marandu: $y = -5,4601 + 0,2086x - 0,0013x^2$ ($R^2 = 0,70$); Xaraés: $y = 0,3519 + 0,0726x - 0,0726x^2$ ($R^2 = 0,99$); Mulato II: $y = 0,2166 + 0,0655x - 0,0005x^2$ ($R^2 = 0,98$); Ub001: $y = 5,6787 - 0,0348x$ ($R^2 = 0,92$).

Eficiência no uso da água (B): *B. humidicola*: $y = 1,1969 + 0,1083x - 0,0006x^2$ ($R^2 = 0,99$); Marandu: $y = 2,5788 + 0,0903x - 0,0006x^2$ ($R^2 = 0,59$); Xaraés: $y = 7,2028 - 0,0174x$ ($R^2 = 0,83$); Mulato II: $y = 7,0282 - 0,0161x$ ($R^2 = 0,87$); Ub001: $y = 7,2267 - 0,0148x$ ($R^2 = 0,82$).

2 - Análise de variância no APÊNDICE AD.

Por meio dos resultados apresentados, observou-se, com poucas exceções, que o tratamento de maior percentual hídrico causou limitações mais severas para a atividade fotossintética. Essas restrições foram acompanhadas por diminuição na g_s

e EC, sugerindo que, quando os espaços porosos do solo estavam tomados pela água, a fotossíntese passou a ser prejudicada por fatores estomáticos e não estomáticos. Limitações estomáticas e não estomáticas, como baixa condutância do mesofilo foliar e danos ao aparelho fotossintético, são reportadas como responsáveis pelo declínio na fotossíntese em plantas sob solo alagado (PLOSCHUK et al., 2018). Nesse estudo, não foram realizadas análises sobre a integridade do aparelho fotossintético; porém, por meio do índice SPAD (Figuras 30 e 31), foi observado que as maiores disponibilidades hídricas causaram redução no verdor foliar (pigmentos clorofilados), principalmente, entre os genótipos de *Brachiaria* spp. Isso mostra que as reduções na atividade fotossintética, sob condições hídricas elevadas, também ocorreram em função da diminuição no conteúdo de clorofila, que é medido precisamente pelo índice SPAD (BARESEL et al., 2017).

Em geral, as características morfoagronômicas e fisiológicas avaliadas em diferentes genótipos de *P. maximum* e *Brachiaria* spp. foram mais afetadas pelo tratamento de maior percentual de água (120%) do que pelo de menor (60%). Embora não tenha sido tão evidente como no tratamento de 120% de umidade no solo, a disponibilidade hídrica de 60% chegou a possibilitar a verificação de algumas respostas indicativas de estresse, porém, quando ocorreu, foi de forma leve. Maranhão et al. (2021) e Oliveira et al. (2022) avaliaram genótipos de *P. maximum* sob diferentes condições hídricas e também observaram redução em diversos caracteres a 60% da capacidade de vaso, enquanto que, ao contrário do observado nesse estudo, entre 100% e 120% da capacidade de vaso, os caracteres não sofreram redução. Essa inconsistência pode ter ocorrido devido a diferenças na condução experimental. O ensaio de Maranhão et al. (2021) não foi feito em ambiente controlado, sendo os vasos deixados a pleno sol. Isso pode ter ocasionado rápida evapotranspiração do solo e, conseqüentemente, pode ter possibilitado que os tratamentos de 100% e 120% de umidade no solo passassem a oferecer melhores condições hídricas para as plantas.

Interessante notar que, nas situações em que houve ajustes quadráticos, os genótipos apresentaram redução de desempenho sob solo com 100% de umidade, ao serem comparados com as respostas observadas entre 75% e 85% da capacidade de vaso, com algumas exceções fora desse intervalo. Na capacidade de campo (ou capacidade de vaso em experimentos em ambiente controlado), o solo favorece maior absorção de água e nutrientes para as plantas (ESPINDULA NETO; SILVA, 2007). No

entanto, Bonfim-Silva et al. (2014), ao estudarem diversos caracteres no capim-convert HD364 sob diferentes disponibilidades hídricas (20%, 40%, 60%, 80%, 100% e 120% da capacidade de vaso), mostraram que o melhor desenvolvimento e produção dessa gramínea forrageira situou-se no intervalo entre 78,2% e 92,49% da capacidade de vaso. No estudo de Mass Junior et al. (2016), as cultivares de *Brachiaria* spp. e de *P. maximum* tiveram ótimo desempenho produtivo numa condição de umidade de solo ainda menor (50% da capacidade de vaso). Desse modo, para gerar maior confiabilidade na identificação de genótipos forrageiros tolerantes a solos alagados, sugere-se que o tratamento controle seja estabelecido com solo umedecido entre 75% e 85% da capacidade de vaso, não com 100% de umidade no solo, como feito em estudos anteriores (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; SILVA et al., 2009; CARDOSO et al., 2013b; CARDOSO et al., 2014).

4.4 CONCLUSÕES

Os genótipos de *P. maximum* e de *Brachiaria* spp. apresentam melhores respostas produtivas e fisiológicas entre 75% e 85% da capacidade de vaso. Dentro desse intervalo, sugere-se a disponibilidade hídrica de 80% da capacidade de vaso para ser usada como tratamento controle nos estudos que visem a seleção de genótipos tolerantes ao alagamento em ambiente controlado.

A condição hídrica de 120% da capacidade de vaso compromete o desempenho dos genótipos de *P. maximum* e de *Brachiaria* spp e pode ser utilizada em ensaios para selecionar genótipos mais tolerantes ao alagamento como tratamento alagado. Sob 60% e 100% da capacidade de vaso, reduções em caracteres morfoagronômicos e fisiológicos também ocorrem, porém com menor intensidade.

REFERÊNCIAS

- BARESEL, J. P.; RISCHBECK, P.; HU, Y.; KIPP, S.; BARMEIER, G.; MISTELE, B.; SCHMIDHALTER, U. Use of a digital camera as alternative method for non-destructive detection of the leaf chlorophyll content and the nitrogen nutrition status in wheat. **Computers and Electronics in Agriculture**, v. 140, n. 5, p.25-33. 2017.
- BODNER, G.; NAKHFOROOSH, A.; KAUL, H. P. Management of crop water under drought: a review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 35, n. 2, p. 401-442, 2015.
- BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, M. de C.; SCHLICHTING, A. F.; PORTO, R. de A.; SILVA, T. J. A. da; KOETZ, M. Desenvolvimento e produção de capim-convert HD364 submetido ao estresse hídrico. **Revista Agro@ambiente On-line**, v. 8, n. 1, p. 134-141, 2014.
- CAETANO, L. P. S.; DIAS-FILHO, M. B. Responses of six *Brachiaria* spp. accessions to root zone flooding. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 5, p. 795-801, 2008.
- CARDOSO, J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RAO, I. M. Waterlogging-induced changes in root architecture of germplasm accessions of the tropical forage grass *Brachiaria humidicola*. **AoB Plants**, v. 6, n. 4, p. 1-13, 2014.
- CARDOSO, J. A.; JIMÉNEZ, J. de la C.; RINCÓN, J.; GUEVARA, E.; R. V. D. HOEK, JARVIS, A.; PETERS, M.; MILES, J.; AYARZA, M.; CAJAS, S.; RINCÓN, Á.; MATEUS, H.; QUICENO, J.; BARRAGÁN, W.; LASCANO, C.; ARGEL, P.; MENA, M.; HERTENTAINS, L.; RAO, I. Advances in improving tolerance to waterlogging in *Brachiaria* grasses. **Tropical Grasslands-Forrajões Tropicais**, v. 1, n. 1-2, p. 197-201, 2013a.
- CARDOSO, J. A.; PINEDA, M.; JIMÉNEZ, J. DE LA C.; VERGARA, M. F.; RAO, I. M. E. estratégias contrastantes para lidar com condições de seca por duas gramíneas forrageiras tropicais C4. **AoB Plants**, v. 7, n. 1, p. 1-15 2015.
- CARDOSO, J. A.; RINCÓN, J.; JIMÉNEZ, J. de la C.; NOGUERA, D.; RAO, I. M. Morpho-anatomical adaptation to waterlogging by germplasm accessions in a tropical forage grass. **AoB Plants**, v. 5, n. 1, p. 1-16, 2013b.
- CHARD, J. K.; BUGBEE, B. **Simulating the Field: How to Grow Plants in Soil Columns in the Greenhouse**. Logan, UT: Utah State University. 2005. 8 p. (Techniques and Instruments).
- DIAS-FILHO, M. B. Tolerance to flooding in five *Brachiaria brizantha* accessions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 4, p. 439-447, 2002.
- DIAS-FILHO, M. B.; CARVALHO, C. J. R. de. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1959-1966, 2000.

ESPINDULA NETO, D.; SILVA, J. G. F. Manejo da água no mamoeiro. In: MARTINS, D. dos S; COSTA, A.N.; COSTA, A.F.S. **Papaya Brasil: Manejo, qualidade e mercado do mamão**. Vitória: Incaper, 2007. p. 65-82

FERREIRA, E. B., CAVALCANTI, P. P., NOGUEIRA, D. A. ExpDes: Experimental Designs Package. R package version 1.2.2. 2021. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=ExpDes>>.

INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A.; CHANETON, E. J.; CASELLATI, V. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. **New Phytologist**, v. 152, n. 2, p. 291-299, 2001.

JANK, L.; BARRIOS, S. C.; VALLE, C. B. do; SIMEÃO, R. M.; ALVES, G. F. The value of improved pastures to Brazilian beef production. **Crop and Pasture Science**, v. 65, n. 11, p. 1132-1137, 2014.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; KOTULA, L.; VENEKLAAS, E. J.; PEDERSEN, O.; COLMER, T. D. Root length is proxy for high-throughput screening of waterlogging tolerance in *Urochloa* spp. grasses. **Functional Plant Biology**, v. 48, n. 4, p. 411-421, 2020.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; LONDOÑO, D. A.; FISCHER, G.; RAO, I. Influence of soil fertility on waterlogging tolerance of two *Brachiaria* grasses. *Agronomía Colombiana*, Bogotá, v. 33, n. 1, p. 20-28, 2015.

LAPIG. Laboratório de Processamento de Imagens e Geoprocessamento. Disponível em: <<https://atlasdaspastagens.ufg.br>>. Acesso em: 19 de agosto de 2022.

MARANHÃO, S. R.; POMPEU, R. C. F. F.; ARAÚJO, R. A.; LOPES, M. N.; SOUZA, H. A.; CAVALCANTE, A., FONTINELE, R. G.; ROGERIO, M. Morphophysiology of tropical grasses under different water supply in two growing seasons: II. BRS Massai and BRS Tamani grasses. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 42, n. 1, p. 301-318, 2021.

MASS JUNIOR, R.; DOMICIANO, L. F.; RIBEIRO, L. F. C.; PEDREIRA, B. C. Growth responses of nine tropical grasses under flooding conditions. **Tropical Grasslands-Forrajes Tropicales**, v. 4, n. 1, p. 1-7, 2016.

MINOLTA, C. **Manual for chlorophyll meter SPAD-502**. Osaka: Minolta Radiometric Instruments Divisions, 1989. 22 p.

MOLDEN, D.; OWEIS, T.; STEDUTO, P.; BINDRABAN, P.; HANJRA, M. A.; KIJNE, J. Improving agricultural water productivity: Between optimism and caution. **Agricultural water management**, v. 97, n. 4, p. 528-535, 2010.

OLIVEIRA, E. M. D.; MARTUSCELLO, J. A.; JANK, L.; CUNHA, D. N. F. V.; SANTOS, M. F. Evaluation of *Megathyrsus maximus* genotypes under water stress conditions. **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, v. 44, n. 1, p. e54975, 2022.

PEDREIRA, B. C.; DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de; PEREIRA, D. H.; HOLSCHUCH, S. G.; CAVALLI, J. Convivendo com a síndrome da morte do

braquiarião na Amazônia. In: DIAS-FILHO, M. B.; ANDRADE, C. M. S. de (Ed.). **Recuperação de pastagens degradadas na Amazônia**. Brasília, DF: Embrapa, 2019. p. 127-151.

PLOCHUK, R. A.; MIRALLES, D. J.; COLMER, T. D.; PLOCHUK, E. L.; STRIKER, G. G. Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p.1863, 2018.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, AT: R Foundation for Statistical Computing. 2022.

RIBEIRO-JÚNIOR, N. G.; FAGUNDES, O. S.; BENEVENUTI, A. S.; YAMASHITA, O. M.; ROSSI, A. A. B.; CARVALHO, M. A. C.; SILVA, I. V. Tropical forages: morphoanatomy of plants grown in areas with the death of pasture syndrome. **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, n. 4, p. 868-875, 2017.

SILVA, A. S.; LAURA, V. A.; JANK, L. Soil flood tolerance of seven genotypes of *Panicum maximum* Jacq. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 52, n. 6, p. 1341-1348, 2009.

SILVA, C. T. R.; BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, T. J. A.; PINHEIRO, E. A. R.; JOSÉ, J. V.; FERRAZ, A. P. F. Yield component responses of the *Brachiaria brizantha* forage grass to soil water availability in the Brazilian Cerrado. **Agriculture**, v. 10, n. 1, p. 13, 2020.

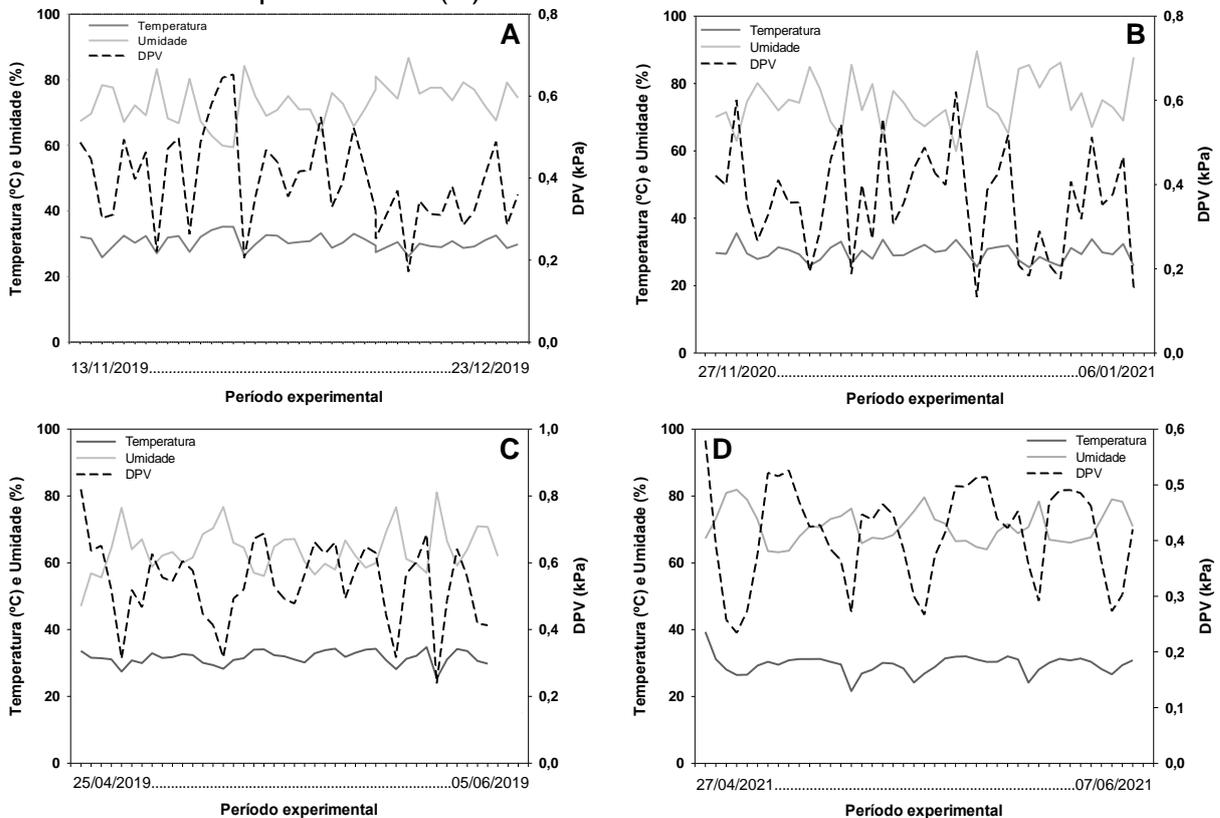
SILVA, M. A.; LIMA, M.; SILVA JUNIOR, C. A.; COSTA, G. M.; PERES, C. A. Achieving low-carbon cattle ranching in the Amazon: 'Pasture sudden death' as a window of opportunity. **Land Degradation & Development**, v. 29, n. 10, p. 3535-3543, 2018.

SOUSA, J. W. Características climáticas do município de Rio Branco, Acre, período de 1990-2019. **Scientia Naturalis**, v. 2, n. 2, p. 723-740, 2020.

TETENS, V. O. Über einige meteorologische Begriffe, **Zeitschrift Geophysic**, v. 6, n. 1, p. 297-309, 1930.

APÊNDICES

APÊNDICE A - Médias diárias da temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e déficit de pressão de vapor (DPV, kPa) do interior da casa telada da Embrapa Acre: Experimento 1 (A); Experimento 2 (B); Experimento 3 (C); Experimento 4 (D)



APÊNDICE B - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número de folhas secas (NFS), número total de folhas (NTF), número de perfilhos vivos (NPV) e número de perfilhos mortos (NPM) em cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		NFV	NFA	NFS	NTF	NPV	NPM
GEN	4	1032,29**	6,15**	8,34**	1341,04**	199,28**	3,60**
RH	1	592,90**	27,23**	220,90**	18,23 ^{ns}	46,23**	133,23**
GEN x RH	4	41,46**	3,35*	8,46**	54,91**	2,35*	3,60**
Erro	30	5,42	1,13	1,38	7,26	0,98	0,26
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	13,45	52,38	37,94	12,01	17,25	27,78

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

APÊNDICE C - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número total de folhas (NTF), número de perfilhos (NP) em cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2

Fontes de variação	GL	Quadrados médios			
		NFV	NFA	NTF	NP
Bloco	3	5,37 ^{ns}	0,60 ^{ns}	7,57 ^{ns}	2,49*
GEN	4	907,70**	11,00**	1079,45**	114,91**
RH	1	1000,00**	6,40**	846,40**	60,02**
GEN x RH	4	83,58**	1,40*	70,35**	11,46**
Erro	27	2,51	0,45	2,99	0,66
Total	39	-	-	-	-
CV (%)	-	8,74	44,81	8,80	15,24

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

APÊNDICE D - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número de folhas secas (NFS) número total de folhas (NTF) e número de perfilhos (NP) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3

Fontes de variação	GL	Quadrados médios				
		NTV	NFA	NFS	NTF	NP
GEN	4	1065,59**	2,50**	0,775**	1020,29**	40,962**
RH	1	1232,10**	27,225**	78,400**	442,23**	22,500**
GEN x RH	4	106,04**	1,725**	0,775**	77,54**	3,688**
Erro	30	3,30	0,4083	0,167	4,81	0,733
Total	39	-	-	-	-	-
CV (%)	-	7,30	73,03	29,16	8,07	16,63

^{ns} e **: não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

APÊNDICE E - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas secas (NFS), número total de folhas (NTF), número de perfilhos (NP) em cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4

Fontes de variação	GL	Quadrados médios			
		NFV	NFS	NTF	NP
Bloco	3	3,77 ^{ns}	0,30 ^{ns}	5,10 ^{ns}	0,76 ^{ns}
GEN	4	1677,90**	2,59**	1548,65**	86,34**
RH	1	1428,00**	28,90**	970,20**	75,62**
GEN x RH	4	30,78**	2,59**	25,73**	9,81**
Erro	27	2,26	0,32	2,56	1,20
Total	39	-	-	-	-
CV (%)	-	6,20	64,40	6,32	17,61

^{ns}, **: não significativo e significativo 1% de probabilidade pelo teste F.

APÊNDICE F - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		MSF	MSC	MSR	MST	TAF	SPAD
GEN	4	3,49**	2,81**	2,10**	22,06**	19,88**	24,26**
RH	1	17,92**	12,71**	26,06**	166,51**	6,38**	4,54**
GEN x RH	4	0,74**	0,52**	0,17*	3,18**	0,18 ^{ns}	8,66**
Erro	30	0,13	0,07	0,06	0,53	0,39	0,18
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	11,77	10,89	11,90	9,63	9,80	1,53

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

APÊNDICE G - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		MSF	MSC	MSR	MST	TAF	SPAD
Bloco	3	0,19 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,13 ^{ns}	0,64 ^{ns}	1,12*	7,17 ^{ns}
GEN	4	15,57**	21,70**	17,31**	149,67**	41,08**	125,19**
RH	1	49,62**	13,95**	61,73**	347,27**	55,72**	297,03**
GEN x RH	4	3,01**	5,30**	1,64**	6,38**	3,61**	45,30**
Erro	27	0,12	0,11	0,05	0,42	0,31	11,51
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	6,70	6,79	6,45	4,75	6,01	10,96

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

APÊNDICE H - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.* cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		MSF	MSC	MSR	MST	TAF	SPAD
GEN	4	9,948**	29,313**	12,147**	77,36**	5,3100**	53,289**
RH	1	41,88**	61,430**	127,949**	656,42**	19,2516**	128,236**
GEN x RH	4	5,53**	8,99**	15,74**	71,39**	0,4009*	6,056 ^{ns}
Erro	30	0,356	0,286	0,286	1,82	0,1477	9,921
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	15,66	12,95	14,17	11,49	10,46	8,55

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

APÊNDICE I - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.* cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		MSF	MSC	MSR	MST	TAF	SPAD
Bloco	3	0,43 ^{ns}	0,28 ^{ns}	2,13 ^{ns}	4,01 ^{ns}	0,18 ^{ns}	3,40 ^{ns}
GEN	4	8,99 ^{**}	1,08 ^{**}	8,15 ^{**}	29,02 ^{**}	8,76 ^{**}	33,03 ^{**}
RH	1	39,80 ^{**}	27,49 ^{**}	93,67 ^{**}	450,71 ^{**}	42,44 ^{**}	1876,90 ^{**}
GEN x RH	4	2,44 ^{**}	1,79 ^{**}	10,89 ^{**}	33,05 ^{**}	1,41 ^{**}	30,31 ^{**}
Erro	27	0,53	0,19	1,04	3,13	0,20	4,45
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	5,50	3,33	9,62	4,81	9,88	5,36

^{ns}, ^{**}: não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste F.

APÊNDICE J - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		P_N	E	g_s	Ci	EC	EUA
GEN	4	33,92 ^{**}	1,12 ^{**}	0,003 ^{**}	6,98 ^{**}	0,11 ^{**}	0,86 ^{**}
RH	1	41,66 ^{**}	0,34 ^{**}	0,000 ^{**}	4,97 ^{**}	0,12 ^{**}	1,32 ^{**}
GEN x RH	4	45,17 ^{**}	1,67 ^{**}	1,004 ^{**}	25,72 ^{**}	0,17 ^{**}	1,03 ^{**}
Erro	30	0,27	0,02	0,0005	4,95	0,001	0,11
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	4,64	4,86	22,10	10,69	6,05	8,13

^{ns} e ^{**}: não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

APÊNDICE k - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		P_N	E	g_s	Ci	EC	EUA
Bloco	3	0,373 ^{ns}	0,120 ^{ns}	0,0001 ^{ns}	1,097 ^{ns}	0,004 ^{ns}	0,021 ^{ns}
GEN	4	150,490 ^{**}	5,643 ^{**}	0,0095 ^{**}	35,428 ^{**}	1,175 ^{**}	1,122 ^{**}
RH	1	604,820 ^{**}	16,706 ^{**}	0,0397 ^{**}	12,769 ^{**}	3,215 ^{**}	1,905 ^{**}
GEN x RH	4	116,300 ^{**}	2,916 ^{**}	0,0067 ^{**}	16,923 ^{**}	0,831 ^{**}	1,163 ^{**}
Erro	27	0,781	0,206	0,0001	0,962	0,007	0,084
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	4,64	9,32	6,60	5,60	7,15	7,49

^{ns} e ^{**}: não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

APÊNDICE L - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		P_N	E	g_s	Ci	EC	EUA
GEN	4	58,33*	3,849*	0,0099**	18,603**	0,5664**	1,0301**
RH	1	1912,83**	103,555**	0,2592**	15,215 ^{ns}	3,7027**	2,2137**
GEN x RH	4	53,60*	2,825*	0,0082*	18,989**	0,3272**	0,5870**
Erro	30	16,99	0,994	0,0022	3,665	0,0634	0,1291
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	19,13	16,77	21,78	9,60	22,21	10,06

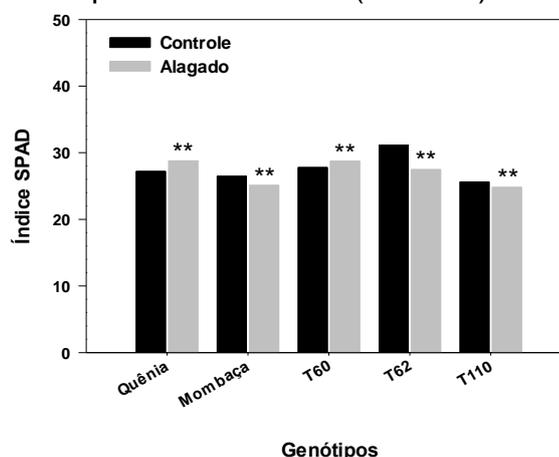
^{ns}, * e **: não significativo e significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

APÊNDICE M - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		P_N	E	g_s	Ci	EC	EUA
Bloco	3	0,313 ^{ns}	0,047 ^{ns}	0,0001 ^{ns}	1,151*	0,053*	0,058 ^{ns}
GEN	4	54,628**	1,433**	0,0033**	7,829**	0,576**	0,190**
RH	1	1717,280**	36,138**	0,0740**	8,263**	16,384**	4,949**
GEN x RH	4	55,150**	1,627**	0,0043**	4,727**	0,072**	0,104**
Erro	27	0,659	0,063	0,0001	0,345	0,013	0,115
Total	39	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	3,68	6,39	5,00	5,04	6,00	6,17

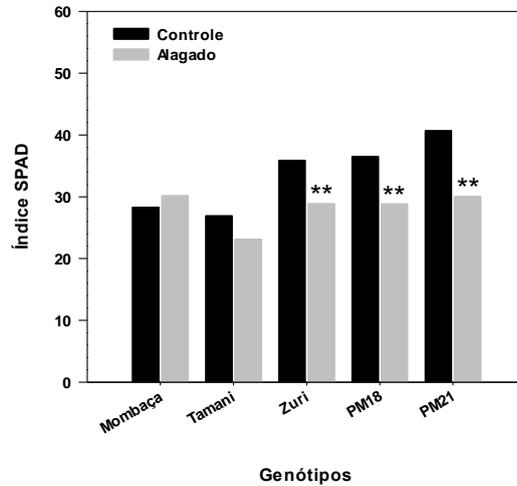
^{ns}, * e **: não significativo e significativo a 5% e a 1% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

APÊNDICE N - Índice SPAD em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo a 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



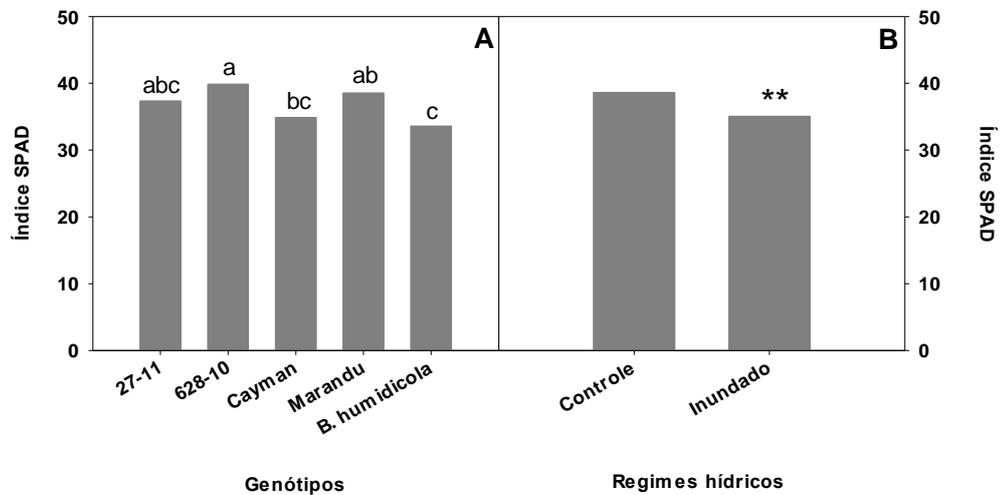
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Análise de variância no APÊNDICE F.

APÊNDICE O - Índice SPAD em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo a 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2



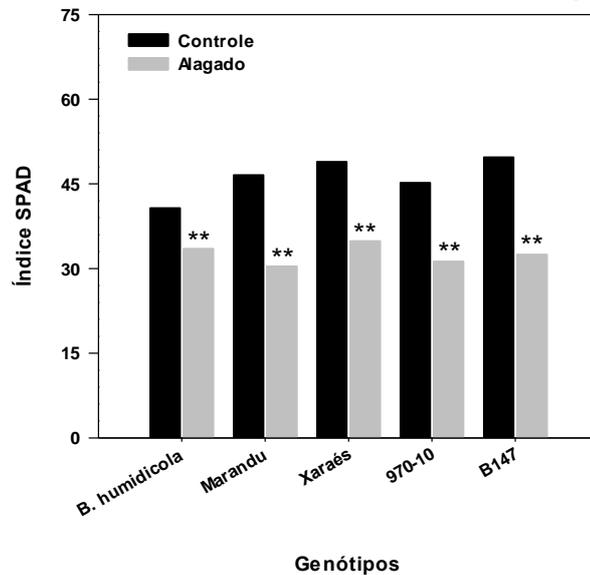
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão. Análise de variância no APÊNDICE G.

APÊNDICE P - Média de genótipos (A) e regimes hídricos (B) para índice SPAD em genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em casa de vegetação. Experimento 3



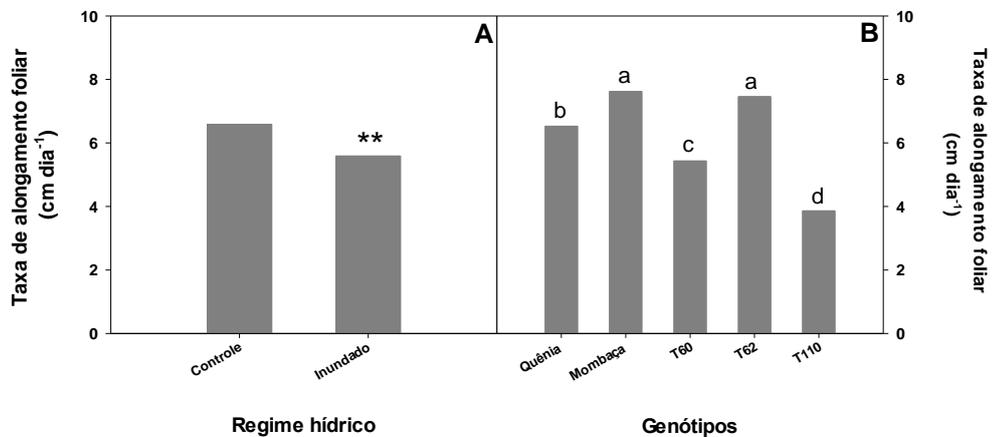
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Médias com letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Análise de variância no APÊNDICE H.

APÊNDICE Q - Índice SPAD em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo a 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4



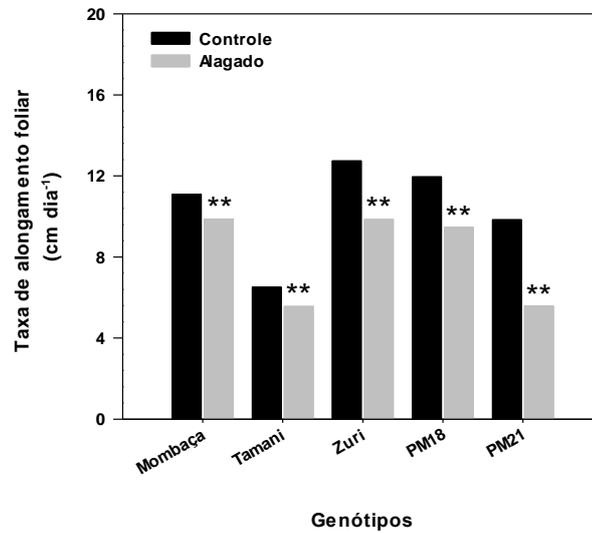
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Análise de variância no APÊNDICE I.

APÊNDICE R - Média dos regimes hídricos (A) e de genótipos (B) para taxa de alongamento foliar em genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



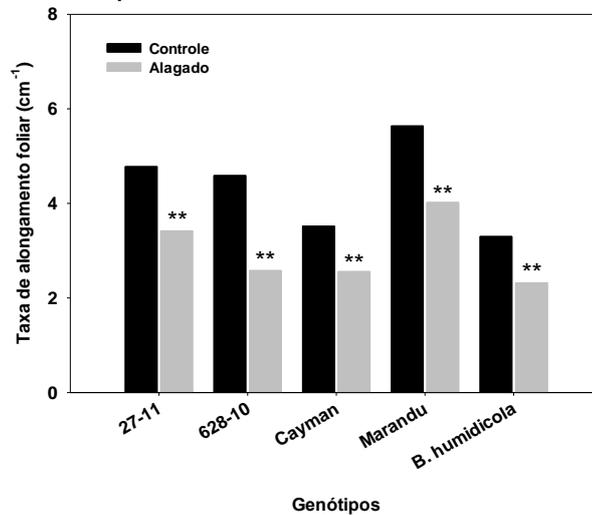
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Médias com letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre genótipos pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Análise de variância no APÊNDICE F.

APÊNDICE S - Taxa de alongamento foliar de cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 2



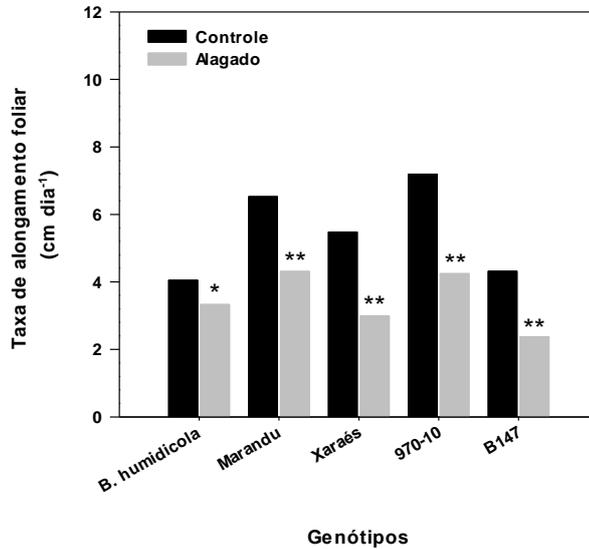
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Análise de variância no APÊNDICE G.

APÊNDICE T - Taxa de alongamento foliar de cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3



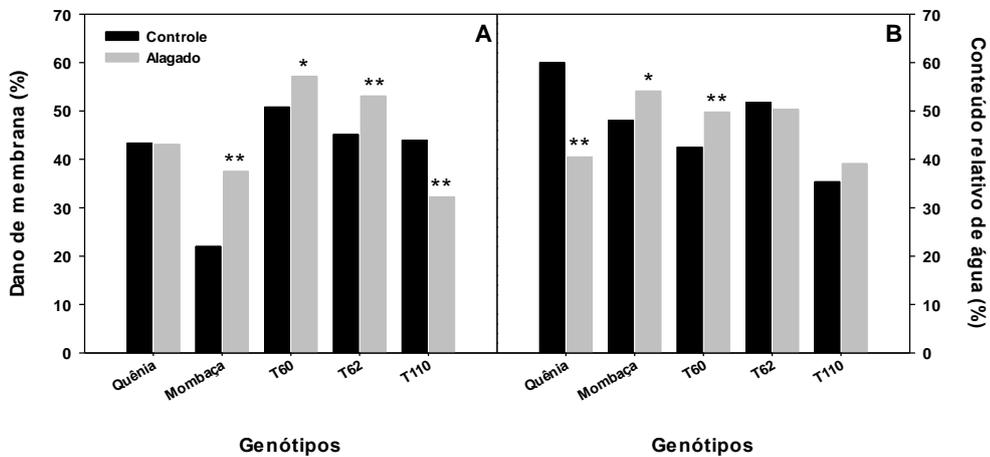
** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. Análise de variância no APÊNDICE H.

APÊNDICE U - Taxa de alongamento foliar de cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 80% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 4



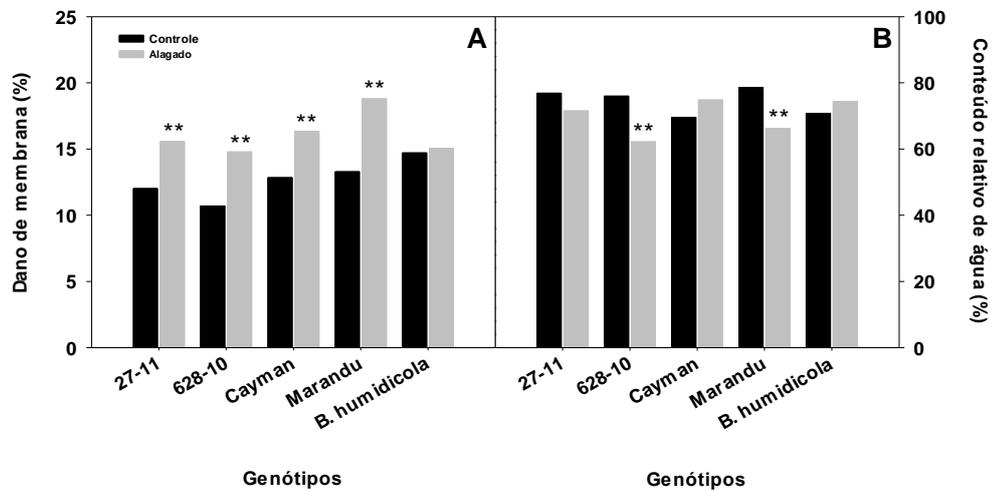
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% e 5% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. Análise de variância no APÊNDICE I.

APÊNDICE V - Dano de Membrana (A) e conteúdo relativo de água (B) em cinco genótipos de *P. maximum*, cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 1



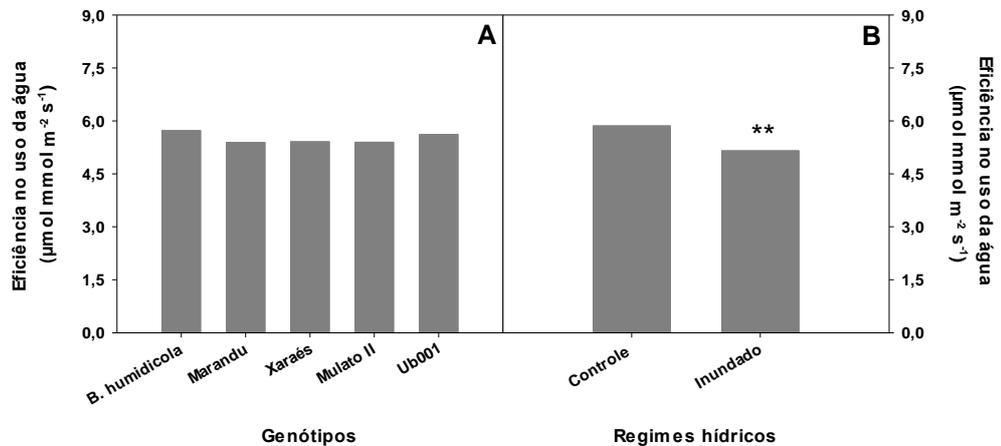
* e **: diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% e 5% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão.

APÊNDICE W - Dano de Membrana (A) e conteúdo relativo de água (B) em cinco genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em solo com 90% da capacidade de vaso (controle) e alagado. Experimento 3



** : diferença significativa do genótipo entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre tratamentos hídricos para o genótipo em questão.

APÊNDICE X - Média de genótipos (A) e condições hídricas (B) para eficiência de carboxilação em genótipos de *Brachiaria* spp., cultivados em casa de vegetação. Experimento 4.



** : diferença significativa entre regimes hídricos a 1% de probabilidade pelo teste F. A falta de asterisco indica diferença não significativa entre genótipos. Análise de variância no APÊNDICE G.

APÊNDICE Y - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número total de folhas (NTF) e número de perfilhos (NP) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)

Fontes de variação	GL	Quadrados médios			
		NFV	NFA	NTF	NP
Bloco	3	1,55 ^{ns}	1,51 ^{ns}	3,08 ^{ns}	1,25 ^{ns}
GEN	4	1773,62 ^{**}	19,89 ^{**}	2065,89 ^{**}	247,42 ^{**}
RH	3	419,21 ^{**}	2,85 [*]	373,65 ^{**}	28,25 ^{**}
GEN x RH	12	35,36 ^{**}	0,67 ^{ns}	31,95 ^{**}	4,19 ^{**}
Erro	57	3,01	0,82	3,94	0,90
Total	79	-	-	-	-
CV (%)	-	8,70	59,19	9,25	16,14

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

APÊNDICE Z - Resumo da análise de variância do número de folhas verdes (NFV), número de folhas amarelas (NFA), número de folhas secas (NFS), número total de folhas (NTF) e número de perfilhos (NP) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)

Fontes de variação	GL	Quadrados médios				
		NFV	NFA	NFS	NTF	NP
Bloco	3	4,81 ^{ns}	0,0792 ^{ns}	0,0125 ^{ns}	4,51 ^{ns}	1,233 ^{ns}
GEN	4	3087,94 ^{**}	0,0813 ^{ns}	0,9688 ^{**}	2961,43 ^{**}	106,481 ^{**}
RH	3	676,25 ^{**}	0,6125 ^{**}	15,3125 ^{**}	455,05 ^{**}	31,300 ^{**}
GEN x RH	12	30,37 ^{**}	0,0813 ^{ns}	0,9687 ^{**}	27,77 ^{**}	8,373 ^{**}
Erro	57	4,16	0,0529	0,0388	4,39	1,312
Total	79	-	-	-	-	-
CV (%)	-	7,57	62,74	45,03	7,63	17,10

^{ns} e **: não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste F.

APÊNDICE AA - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		MSF	MSC	MSR	MST	TAF	SPAD
Bloco	3	0,22 ^{ns}	0,11 ^{ns}	0,23 [*]	0,36 ^{ns}	0,68 ^{ns}	18,27 ^{ns}
GEN	4	31,02 ^{**}	45,48 ^{**}	35,94 ^{**}	298,02 ^{**}	63,99 ^{**}	330,04 ^{**}
RH	3	22,70 ^{**}	6,57 ^{**}	29,39 ^{**}	161,87 ^{**}	21,87 ^{**}	102,65 ^{**}
GEN x RH	12	2,34 ^{**}	3,44 ^{**}	1,08 ^{**}	9,16 ^{**}	3,52 ^{**}	30,97 [*]
Erro	57	0,10	0,10	0,07	0,41	0,86	14,62
Total	79	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	5,62	6,25	6,34	4,26	9,75	12,23

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

APÊNDICE AB - Resumo da análise de variância da massa seca da folha (MSF), massa seca do colmo (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), taxa de alongamento foliar (TAF) e índice SPAD (SPAD) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		MSF	MSC	MSR	MST	TAF	SPAD
Bloco	3	1,1043 ^{ns}	0,5373*	3,520 ^{ns}	8,800 ^{ns}	0,3324 ^{ns}	3,26 ^{ns}
GEN	4	23,6096**	0,9410**	38,540**	108,241**	23,9975**	58,23**
RH	3	17,2864**	14,4154**	38,168**	191,019**	24,0994**	979,80**
GEN x RH	12	1,3518**	1,0401**	5,850**	17,696**	0,9626**	23,11**
Erro	57	0,5366	0,1882	1,929	4,673	0,5527	5,18
Total	79	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	5,39	3,26	12,57	5,69	14,60	5,29

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

APÊNDICE AC - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de *P. maximum*, cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		P_N	E	g_s	Ci	EC	EUA
Bloco	3	0,35 ^{ns}	0,15 ^{ns}	0,0001 ^{ns}	1,29 ^{ns}	0,009 ^{ns}	0,07 ^{ns}
GEN	4	517,34**	15,20**	0,03**	32,17**	2,98**	1,19**
RH	3	251,98**	6,04**	0,02**	9,11**	1,27**	1,35**
GEN x RH	12	96,97**	3,31**	0,01**	13,14**	0,39**	0,59**
Erro	57	0,92	0,20	0,0001	0,98	0,006	0,09
Total	79	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	4,71	8,98	6,63	5,73	6,20	7,45

^{ns} e **: não significativo e significativo a 1% de probabilidade pelo teste F.

APÊNDICE AD - Resumo da análise de variância da fotossíntese (P_N), transpiração (E), condutância estomática (g_s), concentração interna de CO_2 (Ci), eficiência de carboxilação (EC) e eficiência no uso da água (EUA) de cinco genótipos (GEN) de *Brachiaria spp.*, cultivados sob quatro regimes hídricos (RH)

Fontes de variação	GL	Quadrados médios					
		P_N	E	g_s	Ci	EC	EUA
Bloco	3	0,02 ^{ns}	0,0004 ^{ns}	0,0002 ^{ns}	1,9197**	0,0902**	0,0072 ^{ns}
GEN	4	131,52**	3,7080**	0,0102**	14,9916**	1,0307**	0,2553 ^{ns}
RH	3	884,45**	17,6955**	0,0391**	6,6276**	9,2791**	2,9891**
GEN x RH	12	2938**	0,6723**	0,0019**	6,0895**	0,5792**	0,2488*
Erro	57	0,47	0,0662	0,0001	0,2368	0,0130	0,1125
Total	79	-	-	-	-	-	-
CV (%)	-	2,70	5,87	6,01	4,31	4,96	5,85

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