

Características Morfofisiológicas Associadas à Tolerância de Gramíneas ao Alagamento e ao Encharcamento



ISSN 1983-0513

Agosto, 2012

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Amazônia Oriental
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Documentos 383

Características Morfofisiológicas Associadas à Tolerância de Gramíneas ao Alagamento e ao Encharcamento

Moacyr Bernardino Dias-Filho

Embrapa Amazônia Oriental
Belém, PA
2012

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Amazônia Oriental

Tv. Dr. Enéas Pinheiro, s/n.
Caixa Postal 48. CEP 66095-100 - Belém, PA.
Fone: (91) 3204-1000
Fax: (91) 3276-9845
www.cpatu.embrapa.br
cpatu.sac@embrapa.br

Comitê Local de Publicação

Presidente: *Michell Olivio Xavier da Costa*
Secretário-Executivo: *Moacyr B. Dias-Filho*
Membros: *Orlando dos Santos Watrin*
Márcia Mascarenhas Grise
José Edmar Urano de Carvalho
Regina Alves Rodrigues
Rosana Cavalcante de Oliveira

Revisão técnica:

Carlos Augusto de Miranda Gomide – Embrapa Gado de Leite

Supervisão editorial: *Luciane Chedid Melo Borges*
Revisão de texto: *Narjara de Fátima Galiza da Silva Pastana*
Normalização bibliográfica: *Andréa Liliâne Pereira da Silva*
Tratamento de ilustrações: *Vitor Trindade Lôbo*
Editoração eletrônica: *Euclides Pereira dos Santos Filho*
Foto da capa: *Moacyr Bernardino Dias-Filho*

1ª edição

Versão eletrônica (2012)

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Amazônia Oriental

Dias-Filho, Moacyr Bernardino

Características morfofisiológicas associadas à tolerância de gramíneas ao alagamento e ao encharcamento / Moacyr Bernardino Dias-Filho. – Belém, PA : Embrapa Amazônia Oriental, 2012.

43 p. ; 21 cm x 14,8 cm. – (Documentos / Embrapa Amazônia Oriental; ISSN 1983-0513; 383).

1. Gramínea forrageira. 2. Relação água-plantas. 3. Umidade do solo. 4. Morfologia vegetal. 5. Fisiologia vegetal. I. Título. II. Série.

CDD 633.2

Autores

Moacyr Bernardino Dias-Filho

Engenheiro-agrônomo, Ph.D. em Ecofisiologia
Vegetal, pesquisador da Embrapa Amazônia
Oriental, Belém, PA. moacyr@diasfilho.com.br.

Apresentação

O excesso de água no solo pode ser um evento comum em pastagens tropicais, comprometendo a longevidade produtiva desses sistemas de produção. O uso de gramíneas forrageiras tolerantes a situações periódicas ou permanentes de excesso de água no solo constitui-se em medida essencial para assegurar desempenho e longevidade satisfatórios dessas áreas de pastagem.

Nesta obra são apresentadas e discutidas as características morfológicas e fisiológicas de plantas, em geral, e de gramíneas forrageiras, em particular, associadas à tolerância a alagamento e a encharcamento. O objetivo principal é orientar os profissionais que trabalham com esse tema e subsidiar programas de melhoramento genético de plantas forrageiras e de ampliação da variabilidade genética disponível na natureza.

A presente obra representa uma contribuição importante da Embrapa Amazônia Oriental na transferência de conhecimento para os profissionais que atuam na área de avaliação de plantas forrageiras, sendo um subsídio importante para estudos acadêmicos sobre o tema e para programas de lançamento de cultivares de forrageiras.

Claudio José Reis de Carvalho

Chefe-Geral da Embrapa Amazônia Oriental

Sumário

Características Morfofisiológicas Associadas à Tolerância de Gramíneas ao Alagamento e ao Encharcamento	9
Introdução	9
Principais respostas das plantas ao alagamento e ao encharcamento do solo	13
O pastejo e o alagamento ou encharcamento do solo	16
A síndrome da morte de <i>Brachiaria brizantha</i> cv. Marandu	18
Mecanismos de tolerância de plantas a alagamento e a encharcamento	20
Considerações finais	29
Referências	32

Características Morfofisiológicas Associadas à Tolerância de Gramíneas ao Alagamento e ao Encharcamento¹

Moacyr Bernardino Dias-Filho

Introdução

O alagamento e o encharcamento do solo são episódios recorrentes em muitas áreas agrícolas e naturais do planeta. Com as perspectivas de maior incidência de eventos climáticos extremos, como chuvas excessivas, em decorrência das mudanças climáticas globais (IPCC, 2007), é possível prever, em futuro não tão distante, maior ocorrência de alagamento e encharcamento em áreas agricultáveis. Dessa forma, crescerá ainda mais a importância de se buscar genótipos de plantas que apresentem maior tolerância ao excesso de água no solo, assim como se entender os processos e identificar as características morfoanatômicas e fisiológicas associadas à tolerância das plantas a esse estresse. Essa expectativa é particularmente válida para a pecuária tropical pois, nos trópicos, muitas áreas de pastagens estão localizadas em terras marginais, não totalmente apropriadas para a agricultura, de modo que muitos desses locais têm problemas com a baixa capacidade de drenagem do solo (DIAS-FILHO, 1998).

¹Trabalho apresentado no workshop “Construção de Ideótipos de Gramíneas para Usos Diversos”, Campinas, SP, novembro de 2010.

O excesso de água na zona das raízes desloca os gases dos poros do solo, conduzindo, progressivamente, à anaerobiose (CAPON et al., 2009; PONNAMPERUMA, 1984), resultando em limitação de oxigênio para as raízes das plantas, microrganismos e processos químicos do solo (BANACH et al., 2009). A rapidez com que o oxigênio do solo se esgota está diretamente relacionada com a atividade microbiana desse solo, a qual é influenciada positivamente pela temperatura e pelo teor de carbono do solo (DREW; LYNCH, 1980). Em solos com excesso de água, o oxigênio que é consumido por microrganismos do solo e pelas raízes das plantas não consegue ser repostado eficientemente em virtude da baixa difusão do oxigênio na água; cerca de 320 mil vezes menor do que no ar (ARMSTRONG; DREW, 2002). Nas plantas, a hipoxia e a subsequente anoxia do solo inibe a respiração das raízes, induzindo a mudança do metabolismo aeróbico, utilizado na produção de ATP, levando à fermentação anaeróbica, menos eficiente e determinante do rápido esgotamento das reservas de carboidratos nas raízes (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008). A flora microbiana de solos com excesso de água também é alterada, tornando-se progressivamente anaeróbica. Nesses solos, há acúmulo de CO_2 , etileno, metano e diversos outros compostos e íons resultantes do metabolismo anaeróbico microbiano e da própria planta, como etanol, lactato, ácidos orgânicos, Fe^{2+} , Mn^{2+} , e S^{2-} (GREENWAY et al., 2006; PONNAMPERUMA, 1984; SETTER et al., 2009), os quais podem prejudicar o desenvolvimento das plantas.

A hipoxia, conceituada como a redução do nível de oxigênio a níveis abaixo do ótimo, é a forma mais comum de estresse em solos sob excesso de água. Ocorre em situações de curta duração de encharcamento ou alagamento do solo, quando as raízes estão submersas, mas a parte aérea permanece em contato com o ar. No entanto, também poderá ocorrer em raízes próximas à superfície da água, em casos de encharcamento ou alagamento do solo de longa duração (SAIRAM et al., 2008). A completa falta de oxigênio, chamada de anoxia, ocorre nos solos submetidos a longos períodos de submersão, em plantas completamente submersas em água e em raízes muito abaixo da superfície da água em solos alagados.

O padrão de resposta das plantas ao excesso de água no solo é determinado pela duração e intensidade do estresse, pela fase de desenvolvimento da planta no momento da imposição do estresse e pelo genótipo da planta (revisado por BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; COLMER; VOESENEK, 2009). O grau de tolerância de um determinado genótipo vegetal ao alagamento ou ao encharcamento do solo está diretamente relacionado à sua capacidade de desenvolver respostas bioquímicas, fisiológicas e morfoanatômicas que garantam mecanismos eficientes de manutenção do crescimento ou, no mínimo, de manutenção de funções vitais para a sobrevivência sob condições de anoxia ou de hipoxia (COLMER; VOESENEK, 2009; MOLLARD et al., 2008; SAIRAM et al., 2008;; YIN et al., 2009).

Segundo Dias-Filho (2005), em pastagens plantadas e naturais, o acúmulo excessivo e prolongado de água no solo, que caracteriza as situações mais problemáticas de alagamento ou de encharcamento, pode ter origem natural, quando causado por períodos prolongados de chuvas intensas, má drenagem natural do solo ou elevação sazonal do nível de rios e do lençol freático. No entanto, ainda segundo Dias-Filho (2005), a incidência e a duração de eventos de alagamento ou de encharcamento do solo em pastagens podem também ter origem antropogênica. Nesse caso, as ocorrências são intensificadas por práticas de manejo que compactam o solo, diminuindo, progressivamente, sua capacidade natural de drenagem. Dentre essas práticas, destacam-se o pisoteio excessivo do gado em áreas de solo descoberto, o trânsito contínuo de máquinas e veículos e o emprego frequente de grade aradora, o qual dá origem ao pé-de-grade, camada subsuperficial de solo compactado. Assim, mesmo naqueles locais em que o alagamento ou o encharcamento não sejam eventos naturalmente esperados, é possível que as práticas vigentes ou anteriores de manejo contribuam para tornar esse estresse comum na pastagem.

Nos trópicos, as pastagens normalmente estão sujeitas ao alagamento temporário ou à inundação do solo durante a estação chuvosa, período no qual as atividades fisiológicas na planta são mais ativas. Tal fato pode intensificar os efeitos nocivos do alagamento do solo nas plantas menos tolerantes, além de levar ao desenvolvimento de condições (e.g., incapacidade de formar um sistema radicular abundante) que contribuam para aumentar a severidade de estresses adicionais, como o déficit hídrico durante a estação seca subsequente (SURALTA; YAMAUCHI, 2008) e o pastejo.

Resultados de estudos que comparam o desempenho de gramíneas forrageiras sob excesso de água no solo (e.g., CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002; MOLLARD et al., 2008, SILVA et al., 2009) têm indicado que esse estresse é capaz de exercer pressão seletiva sobre as populações dessas plantas, dando origem a diferenças intraespecíficas quanto à tolerância ao alagamento ou encharcamento.

O problema da síndrome da morte de pastagens de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu, uma das principais causas de degradação de pastagens na região Norte (DIAS-FILHO, 2011) e que está intimamente relacionado à baixa tolerância desse genótipo ao excesso de água no solo (DIAS-FILHO, 2005), aumenta a importância do conhecimento da tolerância ao alagamento e ao encharcamento do solo de gramíneas forrageiras em programas de lançamento de novas cultivares.

O objetivo do presente texto é apresentar e discutir características morfológicas e fisiológicas de plantas, em geral, e de gramíneas forrageiras, em particular, associadas à tolerância a alagamento e a encharcamento, visando subsidiar programas de melhoramento genético de plantas forrageiras e de ampliação da variabilidade genética disponível no Brasil.

Principais respostas das plantas ao alagamento e ao encharcamento do solo

As respostas da planta ao excesso de água no solo são determinadas pelo momento, duração e intensidade (profundidade da água) do estresse e pelo genótipo da planta afetada (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002; GRIMOLDI et al., 1999; MAHELKA et al., 2006; MANZUR et al., 2009; MOLLARD et al., 2008; OLIVEIRA; JOLY, 2010).

Nas plantas, o impacto do excesso de água no solo é, na maioria dos casos, sentido diretamente pelas raízes e indiretamente pela parte aérea. Na parte aérea o excesso de água no solo pode induzir a clorose, murchamento prematuro, queda da capacidade fotossintética, do potencial hídrico e da concentração de nutrientes nas folhas e diminuição no crescimento (VISSER et al., 2003). Por serem órgãos essencialmente aeróbicos (VISSER et al., 1996), as raízes são particularmente sensíveis à deficiência de oxigênio (revisado por ARMSTRONG et al., 1994), sendo diretamente afetadas por esse estresse. Em razão da hipoxia gerada na rizosfera, o alagamento reduz a absorção de água e a condutância estomática, levando, em plantas intolerantes, à ocorrência de murchamento semelhante ao que acontece durante o deficit hídrico (JACKSON; DREW, 1984). Ademais, o excesso de água na zona das raízes inibe a respiração aeróbica com a simultânea perda da síntese mitocondrial de ATP, reduzindo os níveis de energia da planta e, conseqüentemente, a capacidade de absorção e transporte de água e nutrientes para a parte aérea (LIAO; LIN, 2001).

Sob anoxia, a planta reage modificando imediatamente o metabolismo celular para a geração de energia (ATP), passando de oxidativo para não oxidativo (IGAMBERDIEV; HILL, 2009). O metabolismo anaeróbico (fosforilação de ADP para ATP) envolve, predominantemente, glicólise

e fermentação. Essa via de produção de energia, além de gerar subprodutos potencialmente tóxicos para a planta, como o etanol e o lactato, é menos eficiente, pois gera de duas a quatro moléculas de ATP por molécula de hexose, comparada com 30 a 36 na fosforilação oxidativa (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008).

Quando a planta enfrenta períodos relativamente longos de alagamento ou encharcamento do solo, uma das respostas morfoanatômicas mais comuns à hipoxia e à anoxia é a formação de aerênquima e raízes adventícias, que visam à captura e ao transporte de oxigênio para os tecidos submersos (ARMSTRONG et al., 1994). Aerênquimas são tecidos de aparência esponjosa em virtude de grandes espaços intracelulares que oferecem baixa resistência à troca de gases entre a parte aérea aeróbica e as raízes em ambiente anaeróbico (JACKSON; ARMSTRONG, 1999). Dependendo do processo de formação, existem dois tipos de aerênquimas na planta: o lisígeno (comum em gramíneas), formado a partir da morte de células do mesófilo, e o esquizógeno, formado por separação de células, sem envolver a morte dessas células (revisado por EVANS, 2003).

A formação de aerênquima na planta facilita a troca gasosa entre a parte aérea e o sistema radicular (e vice-versa), melhorando a difusão de gases pela planta, principalmente o oxigênio e o etileno (SURALTA; YAMAUCHI, 2008; YIN et al., 2010), de modo que o oxigênio para as raízes pode ser suprido pela fotossíntese ou diretamente da atmosfera (EVANS, 2003). Espécies de habitats sujeitos a alagamento frequente têm maior proporção de aerênquimas do que aquelas que nunca ou raramente sofrem alagamento. Além disso, espécies de habitats frequentemente alagados mostram maior habilidade em responder ao alagamento, aumentando a proporção de aerênquimas (FABBRI et al., 2005; JUSTIN; ARMSTRONG, 1987). Esse comportamento sugere que o aerênquima tenha valor adaptativo.

A formação de raízes adventícias como resposta adaptativa ao excesso de água no solo está diretamente relacionada ao acúmulo de etileno na planta (YIN et al., 2009). O etileno é responsável também por regular outras respostas adaptativas de natureza molecular, fisiológica e morfológica na planta, podendo contribuir para aumentar a tolerância da planta ao excesso de água no solo (SAIRAM et al., 2008; YIN et al., 2009). Em situações de excesso de água na zona das raízes ou de submersão da planta, a difusão para o meio externo do hormônio volátil etileno é prejudicada. Nessa condição, aumenta a concentração de etileno nas raízes, em solos encharcados, ou nas raízes e parte aérea, quando a planta estiver completamente submersa (YIN et al., 2009), desencadeando, portanto, diversas respostas da planta a esse estresse.

Plantas intolerantes ou pouco tolerantes ao alagamento ou encharcamento sofrem diminuição acentuada da capacidade fotossintética (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000). A redução na abertura estomática seria uma das principais causas iniciais da queda na capacidade fotossintética em plantas sob excesso de água no solo (revisado por LIAO; LIN, 2001). O fechamento estomático durante episódios de alagamento ou encharcamento é um comportamento regulador do balanço hídrico, sendo uma resposta crítica para impedir a desidratação da folha em espécies suscetíveis ao excesso de água no solo (MOLLARD et al., 2008). Em plantas alagadas, o fechamento estomático aumenta a possibilidade de sobrevivência da planta, pois além de reduzir a demanda por água e nutrientes, restringe ainda a absorção de íons potencialmente tóxicos (JACKSON, 1994).

Sob alagamento do solo, diversas espécies vegetais têm a concentração de amido foliar aumentada (revisado por IRFAM et al., 2010). A explicação para esta resposta seria que nas folhas a fotossíntese se processaria a taxas maiores do que a respiração, e como nas raízes submersas a demanda por carboidratos para a respiração estaria grandemente reduzida, o envio de carboidratos das folhas para as raízes seria mínima ou inexistente, resultando em

acúmulo de carbono reduzido nas folhas e progressivo esgotamento de carboidratos nas raízes (revisado por LIAO; LIN, 2001). O acúmulo de amido nas folhas tem sido apontado como um fator adicional responsável pela queda da taxa fotossintética em plantas sob excesso hídrico, em razão do fenômeno da retroinibição (*downregulation*) (ARAYA et al. 2006).

O alagamento e o encharcamento do solo afetam o metabolismo de hormônios, carboidratos e nutrientes na planta (IRVING et al., 2007; YIN et al., 2009). Em plantas não tolerantes ou pouco tolerantes ao alagamento do solo, o sistema radicular tem dificuldade em sobreviver em ambiente anóxico, perdendo a capacidade de absorver água e nutrientes e de controlar a produção de hormônios (BAKHTENKO et al., 2007). No caso dos hormônios, Bakhtenko et al. (2007) observaram em trigo e aveia, por exemplo, que a inibição do crescimento durante o alagamento do solo deveu-se ao acúmulo de ácido abscísico e etileno.

Quanto aos nutrientes, normalmente se observa queda na absorção e, conseqüentemente, na concentração. Por exemplo: em alfafa, as concentrações de N, P e K das folhas caíram significativamente 12 dias após a exposição das raízes ao alagamento (IRVING et al., 2007). Em *B. brizantha* cv. Marandu, os teores de N e K foram reduzidos em 30% e 23% nas folhas de plantas alagadas (Tabela 1), após 7 dias de alagamento do solo (DIAS-FILHO, 2005).

O pastejo e o alagamento ou encharcamento do solo

Por reduzir a fixação do carbono, o desenvolvimento das raízes e forçar o uso intensivo de reservas para a manutenção de crescimento da planta, seria possível inferir que o alagamento e o encharcamento simulariam o estresse de uma desfolha e pisoteio intensivos na pastagem.

A combinação de alagamento e desfolha tem efeito sinérgico negativo no crescimento de capins em decorrência de respostas opostas na alocação de carbono (OESTERHELD; MCNAUGHTON, 1991). Em plantas pastejadas em áreas alagadas, as reservas de carboidratos são usadas, por um lado, para repor os tecidos consumidos durante o pastejo, por outro lado, também são intensamente usadas para manter as raízes adventícias formadas sob alagamento. Além disso, diversos mecanismos morfofisiológicos utilizados pelas plantas, como ajustes compensatórios à desfolha, são conflitantes com as respostas ao alagamento do solo. Dentre esses mecanismos, destacam-se o aumento na condutância estomática e na taxa fotossintética, o atraso na senescência foliar, a mobilização e uso de reservas, a priorização da alocação de carbono e nutrientes para a produção de folhas e a diminuição do porte da planta (RICHARDS, 1993), os quais ficam comprometidos ou são contrárias as respostas da planta ao encharcamento ou alagamento. Lattanzi et al. (2005) argumentam que a tendência de decréscimo na altura da planta sob pastejo seria um fator importante que dificultaria a recuperação de gramíneas pastejadas em condições de alagamento, pois essa recuperação (rebrote) seria dependente, em grande parte, da assimilação corrente de carbono, a qual estaria comprometida em plantas de porte mais baixo, em decorrência da submersão.

Em *Paspalum dilatatum*, o efeito interativo do alagamento e da desfolha deprimiu a capacidade de rebrota da gramínea (STRIKER et al., 2008). Nesse caso, tanto a tendência da gramínea em usar carboidratos provenientes da assimilação corrente, como a estratégia de manter o crescimento prostrado em resposta à desfolha, contribuíram para diminuir o desempenho de plantas sob alagamento (STRIKER et al., 2008).

O pisoteio, outro evento ligado ao pastejo, também pode ter efeito estressante semelhante a certas respostas de gramíneas ao excesso de água no solo, destacando-se a redução na biomassa de raízes e órgãos de reserva (STRIKER et al., 2010). No estudo de Striker et al. (2010) com diversas espécies de uma pastagem sujeita a alagamento do

solo, observou-se efeitos opostos na distribuição vertical da cobertura vegetal dessa pastagem. O dossel da pastagem apenas alagada era mais alto, sendo, porém, mais baixo no pasto alagado e pisoteado.

Dessa forma, em razão da necessidade de períodos mais longos de recuperação das reservas de carboidrato nas gramíneas forrageiras durante ou após eventos de alagamento ou encharcamento do solo, o manejo do pastejo da pastagem sob essas condições requer cuidado especial.

A síndrome da morte de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu

A síndrome da morte de *B. brizantha* cv. Marandu (SMM) é uma causa importante de degradação de pastagens nas regiões Norte e Centro Oeste do Brasil (DIAS-FILHO, 2011). No Brasil, o problema tem sido observado desde o final dos anos 1990 (TEIXEIRA NETO et al., 2000; VALENTIM et al., 2000). Relatos anteriores informam que, em 1997, a SMM também ocorria na Costa Rica (ZÚÑIGA P. et al., 1998).

A comprovação da alta suscetibilidade da *B. brizantha* cv. Marandu ao excesso de água no solo (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000) e o desenvolvimento de estudos no Acre (ANDRADE et al., 2003; VALENTIM et al., 2000), no Pará (DIAS-FILHO, 2002; TEIXEIRA NETO et al., 2000) e na Costa Rica (ZÚÑIGA P. et al., 1998), sugeriram que a SMM se deveria à associação da falta de adaptação da *B. brizantha* cv. Marandu ao excesso hídrico com o ataque de fungos, que seriam favorecidos nessas condições.

No entanto, como explica Dias-Filho (2006), relacionar a SMM apenas à baixa tolerância da *B. brizantha* cv. Marandu ao excesso de água no solo seria uma análise muito superficial desse fenômeno. Assim, embora a reconhecida baixa tolerância de uma planta ao alagamento do solo, per se, possa aumentar sua suscetibilidade a estresses bióticos,

como o ataque de fungos patogênicos, os fundamentos dessa maior suscetibilidade devem ser investigados. Segundo Dias-Filho (2006), as alterações metabólicas provocadas na *B. brizantha* cv. Marandu por eventos intermitentes de excesso de água no solo seriam o principal causador da suscetibilidade dessa cultivar ao ataque de fungos patogênicos.

Dias-Filho (2006) argumenta que a tendência de a *B. brizantha* cv. Marandu acumular amido nas folhas e açúcares solúveis nas raízes, quando sob alagamento do solo (Figuras 1 e 2), indica que o metabolismo de açúcares é alterado nessa cultivar. Como mudanças no metabolismo de açúcares têm sido observadas em plantas infectadas por patógenos, e vários genes envolvidos nas respostas a estresse e defesa parecem responder ao metabolismo de açúcares da planta (TADEGE et al., 1999), seria possível inferir que, sob excesso de água no solo, a *B. brizantha* cv. Marandu alteraria seus mecanismos metabólicos de defesa, tornando-se suscetível a fungos patogênicos.

Em outras espécies vegetais também tem sido possível relacionar a anoxia do sistema radicular com o aumento na suscetibilidade aos danos causados por infecções por patógenos (BURGESS et al., 1998, 1999; ROBIN et al., 2001). Os mecanismos sugeridos para essa relação estariam ligados a alterações metabólicas que incapacitariam a planta a reconhecer o patógeno, facilitando o processo de infecção. Dentre essas alterações, estariam a degradação e a desorganização dos lipídeos da membrana celular das raízes, que favoreceriam a colonização de patógenos. A explicação seria que sob deficiência de oxigênio aumenta a atividade das lipoxigenases (CHÉRIF et al., 1997), que são isoenzimas ligadas à proteção da planta contra o ataque de agentes bióticos como fungos (PORTA; ROCHA-SOSA, 2002).

Dias-Filho (2006) argumenta ainda que outro mecanismo relacionado à maior sensibilidade a infecções por patógenos, em plantas sob anoxia do sistema radicular, seria a atração de patógenos exercida por compostos orgânicos solúveis, exsudados pelas raízes durante a

respiração anaeróbica (BRAENDLE; CRAWFORD, 1999). Por exemplo, a exsudação de etanol, normalmente em maior abundância nas espécies menos tolerantes ao alagamento (BARTA, 1987), teria a capacidade de atrair zoósporos de fungos e fornecer substratos para a colonização de micélios no tecido vegetal (ALLEN, 1974; YOUNG; NEWHOOK, 1977). Ademais, o etanol pode também danificar células e membranas celulares, facilitando a entrada do patógeno na planta (HUMPHRIES; AURICHT, 2001).

Mecanismos de tolerância de plantas a alagamento e a encharcamento

Assim como os animais, as plantas são seres aeróbicos obrigatórios, no entanto, em razão de sua relativa imobilidade, tiveram que desenvolver respostas adaptativas para lidar com episódios de excesso de água no solo (MOLLARD et al., 2008). A eficiência dessas estratégias adaptativas é que determinará a tolerância da planta a períodos de hipoxia e anoxia (YIN et al., 2009). A tolerância ao encharcamento ou ao alagamento do solo depende do desenvolvimento pela planta de respostas bioquímicas, fisiológicas, anatômicas e morfológicas que buscam a sobrevivência nestas condições (ARMSTRONG et al., 1994; BAILEY-SERRES; VOESENK, 2008; COLMER; FLOWERS, 2008; COLMER; VOESENEK, 2009; SAIRAM et al., 2008). Garantir o transporte interno de oxigênio da parte da planta não submersa para a submersa (normalmente, da parte aérea para as raízes) é um dos principais mecanismos para a manutenção de processos fisiológicos básicos da planta, visando à tolerância a períodos de excesso de água no solo (ARMSTRONG et al., 1994).

Dentre as estratégias de tolerância ao alagamento e ao encharcamento do solo, destacam-se a formação de aerênquimas (EVANS, 2003; INSAUSTI et al., 2001; MOLLARD et al., 2008; YIN et al., 2010) e o desenvolvimento de um sistema vigoroso de raízes adventícias

(JACKSON; DREW, 1984). O objetivo principal dessas estratégias é a melhoria da captura e do transporte de oxigênio para os tecidos submersos, auxiliando na oxidação da rizosfera. Tais estratégias contribuem para recuperar e manter a respiração aeróbica, ou, pelo menos, manter a fermentação alcoólica, em detrimento da fermentação láctica, como fonte de energia, removendo ainda produtos tóxicos que se acumulam na rizosfera (EVANS, 2003; VISSER et al., 2000; YIN et al. 2010). Com objetivos semelhantes, uma estratégia eficiente de tolerância é a capacidade de rapidamente alongar a parte aérea visando a restabelecer o contato das folhas com a atmosfera (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; BANACH et al., 2009; SAKAGAMI et al., 2009).

Embora a formação de raízes adventícias seja apontada como indicador da presença de mecanismo adaptativo em plantas tolerantes ao alagamento do solo (JACKSON; DREW, 1984), tal mecanismo per se pode não necessariamente garantir, a tolerância plena da planta a esse estresse. Em *B. brizantha* cv. Marandu, por exemplo, capim reconhecidamente pouco tolerante ao alagamento do solo (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000), as plantas sob excesso de água no solo são capazes de desenvolver raízes adventícias em abundância (DIAS-FILHO, 2002), indicando que outras estratégias adaptativas a esse estresse também seriam necessárias para tornar a planta tolerante.

Como grande parte do ATP para manter o metabolismo celular nas plantas é gerada na respiração, por fosforilação oxidativa, processo que requer o O_2 como o receptor final de elétrons, um importante estresse para a planta sob anoxia é o colapso na geração de energia; afetando importantes processos metabólicos na planta. Assim, a tolerância à anoxia está intimamente relacionada à capacidade da planta em administrar essa “crise energética” (COLMER; VOESENEK, 2009). Embora sob estresse anóxico o catabolismo anaeróbico possa produzir algum ATP para suprir a demanda energética da planta (IGAMBERDIEV; HILL, 2009), ainda assim poderá haver déficit de energia. Portanto, para que efetivamente tolere situações de alagamento ou de encharcamento, a planta deve ser capaz de regular com eficiência

a distribuição da pouca energia disponível, para uso em processos metabólicos essenciais (GIBBS; GREENWAY, 2003; GREENWAY; GIBBS, 2003). Dessa forma, uma determinada espécie ou genótipo com maior concentração de carboidratos nas raízes e maiores níveis de ATP será mais apta para lidar com a falta de oxigênio. Para genótipos de *Vigna radiata*, Kumutha et al. (2008) relatam que a tolerância ao encharcamento depende da disponibilidade de reservas de açúcar nas raízes, da atividade da sacarose sintase para fornecer açúcares reduzidos para a atividade glicolítica e da ADH para a reciclagem de NADH visando à continuidade da glicólise (principal fonte de energia sob anoxia).

O acúmulo de metabólitos secundários tóxicos no solo em resposta à hipoxia ou à anoxia é um episódio importante relacionado ao alagamento ou ao encharcamento do solo (BANACH et al., 2009). Esses metabólitos tóxicos, quando absorvidos pela planta, podem, dentre outros efeitos adversos, retardar o crescimento, reduzir o tamanho das folhas e causar murchamento e necrose da parte aérea (BECKER; ASCH, 2005). Portanto, a capacidade da planta, em controlar o transporte de íons através das membranas celulares, seria de grande importância para determinar sua tolerância ao alagamento ou ao encharcamento do solo (PANG; SHABALA, 2010).

Outro mecanismo importante na tolerância de plantas ao excesso de água no solo diz respeito à presença de um sistema eficiente de defesa oxidativa (revisado por COLMER; VOESENEK, 2009). Esse mecanismo seria particularmente útil em situações cíclicas de alagamento ou de encharcamento do solo de curta duração. Tais situações cíclicas de excesso de água no solo podem ser relativamente comuns durante o período chuvoso, em pastos plantados em solos com drenagem deficiente (DIAS-FILHO, 2005). O “dano por reoxigenação” pode ocorrer em tecidos (raízes, por exemplo) sob hipoxia, ou naqueles sob anoxia, reexpostos ao O₂ após a drenagem do solo (BLOKHINA et al., 2003). Nessas situações, o estresse oxidativo resulta do aumento na geração de formas reativas de oxigênio (*reactive oxygen species*

– ROS), como o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), nas células vegetais, e da reduzida capacidade da planta em desintoxicar essas formas de oxigênio (BLOCKHINA et al., 2003).

Embora o alagamento ou o encharcamento do solo em pastagens sejam eventos limitantes para a pecuária em diversas regiões tropicais e, em particular, no Brasil, o estudo das respostas das gramíneas forrageiras a esse estresse e, conseqüentemente, o seu grau de tolerância tem sido relativamente negligenciado (revisado por DIAS-FILHO, 2005). Essa situação leva a que muito do que se sabe sobre a tolerância de capins tropicais ao alagamento e ao encharcamento do solo seja baseado em observações empíricas, muitas vezes sem confirmação científica.

Alguns estudos, no entanto, têm buscado comparar a tolerância relativa de genótipos de gramíneas forrageiras ao excesso de água no solo e, em alguns casos, analisar possíveis características morfoanatômicas e fisiológicas que poderiam estar associadas a essa tolerância. Estudos pioneiros desenvolvidos por Baruch (1994a, 1994b) compararam respostas morfofisiológicas ao excesso de água no solo de quatro gramíneas tropicais. Duas reconhecidamente tolerantes (*Brachiaria mutica* e *Echinochloa polystachya*) e duas intolerantes (*Hyparrhenia rufa* e *Andropogon gayanus*). Sob alagamento do solo, *A. gayanus* e *H. rufa* fecham rapidamente os estômatos, reduzindo a condutância estomática e a taxa de fotossíntese líquida. A atividade da desidrogenase alcoólica (ADH) em *A. gayanus* aumenta sob alagamento, indicando a maior sensibilidade dessa espécie a esse estresse. Já em *B. mutica* e *E. polystachya*, a condutância estomática, a fotossíntese líquida e a atividade ADH não diferiram estatisticamente entre plantas alagadas e não alagadas. Segundo Baruch (1994a, 1994b), tanto *B. mutica* quanto *E. polystachya* apresentam estruturas adaptativas ao alagamento, como o desenvolvimento de raízes adventícias e tecidos arenquimáticos que permitem a troca de gases entre parte aérea e raiz, contribuindo para a maior tolerância dessas espécies ao alagamento do solo.

Em um dos primeiros estudos publicados no Brasil, comparando a tolerância ao alagamento do solo de diferentes espécies de *Brachiaria* (*B. brizantha* cv. Marandu, *B. decumbens* e *B. humidicola*), Dias-Filho e Carvalho (2000) concluíram, com base em diversos parâmetros avaliados (Tabela 1), que *B. brizantha* cv. Marandu tem baixa tolerância, *B. decumbens* tem tolerância moderada e *B. humidicola* tem a maior tolerância relativa ao alagamento do solo. Como parte desse estudo, resultados publicados posteriormente mostraram que o conteúdo de amido medido nas folhas, 6 dias após o início do alagamento, foi inversamente proporcional à tolerância relativa desses capins a esse estresse (DIAS-FILHO, 2005, 2006) (Figura 1).

É possível inferir que, conforme postulado para outras espécies (ARAYA et al., 2006), a forte queda na taxa fotossintética de *B. brizantha* cv. Marandu sob alagamento do solo (Tabela 1) pode, pelo menos em parte, ser atribuída a fatores de natureza não estomática, como o fenômeno da retroinibição, decorrente do acúmulo de amido nas folhas dessa espécie (Figura 1). No mesmo estudo, tanto a *B. brizantha* cv. Marandu, como a *B. humidicola* acumularam mais carboidratos nas raízes quando sob alagamento do solo. No entanto, esse acúmulo foi maior em *B. humidicola* (Figura 2). Maior acúmulo de carboidrato nas raízes sugere que a anaerobiose, causada pelo alagamento do solo, restringiu a respiração da sacarose, que nas gramíneas forrageiras é a forma dominante de carboidrato no floema (AMIARD et al., 2004). Assim, seria possível inferir que o maior acúmulo de amido nas folhas e o aumento no conteúdo de açúcares solúveis nas raízes de *B. brizantha* cv. Marandu sob alagamento do solo resultariam da menor demanda por carboidratos em razão da redução do crescimento e de atividades metabólicas nas raízes. Essas respostas indicam ainda que o nível de açúcares nas raízes de *B. brizantha* cv. Marandu não seria crítico para determinar a tolerância dessa cultivar ao alagamento do solo. Já os teores de N e K das folhas de *B. brizantha* cv. Marandu foram reduzidos 15 e 2 vezes, respectivamente, a mais do que em folhas de *B. humidicola* sob as mesmas condições (Tabela 1).

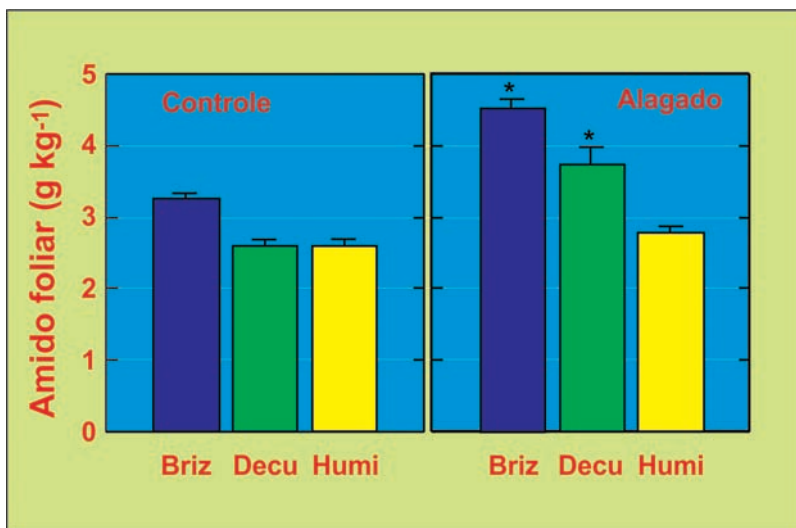


Figura 1. Conteúdo de amido nas folhas de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu, *B. decumbens* e *B. humidicola*, sob alagamento do solo (Alagado) e capacidade de campo (Controle). Dados são média + erro padrão. Avaliação feita 6 dias após o início do alagamento do solo. Asterisco indica diferença significativa entre os tratamentos controle e alagado.

Fonte: Dias-Filho (2005).

Tabela 1. Redução percentual média, causada pelo alagamento do solo, em diferentes parâmetros morfofisiológicos de três espécies de *Brachiaria*.

Parâmetro	<i>B. brizantha</i>	<i>B. decumbens</i>	<i>B. humidicola</i>
Fotossíntese	89	52	0
Condutância estomática	60	31	21
Clorofila total	12	0	0
TCR	51	52	19
Produção de raízes	72	53	53
Produção total de massa seca	42	1	15
N folha	30	0	2
K folha	23	22	12

Fonte: Dias-Filho e Carvalho (2000); Dias-Filho (2005; 2006).

TCR = Taxa de crescimento relativo.

N folha = Teor de nitrogênio nas folhas.

K folha = Teor de potássio nas folhas.

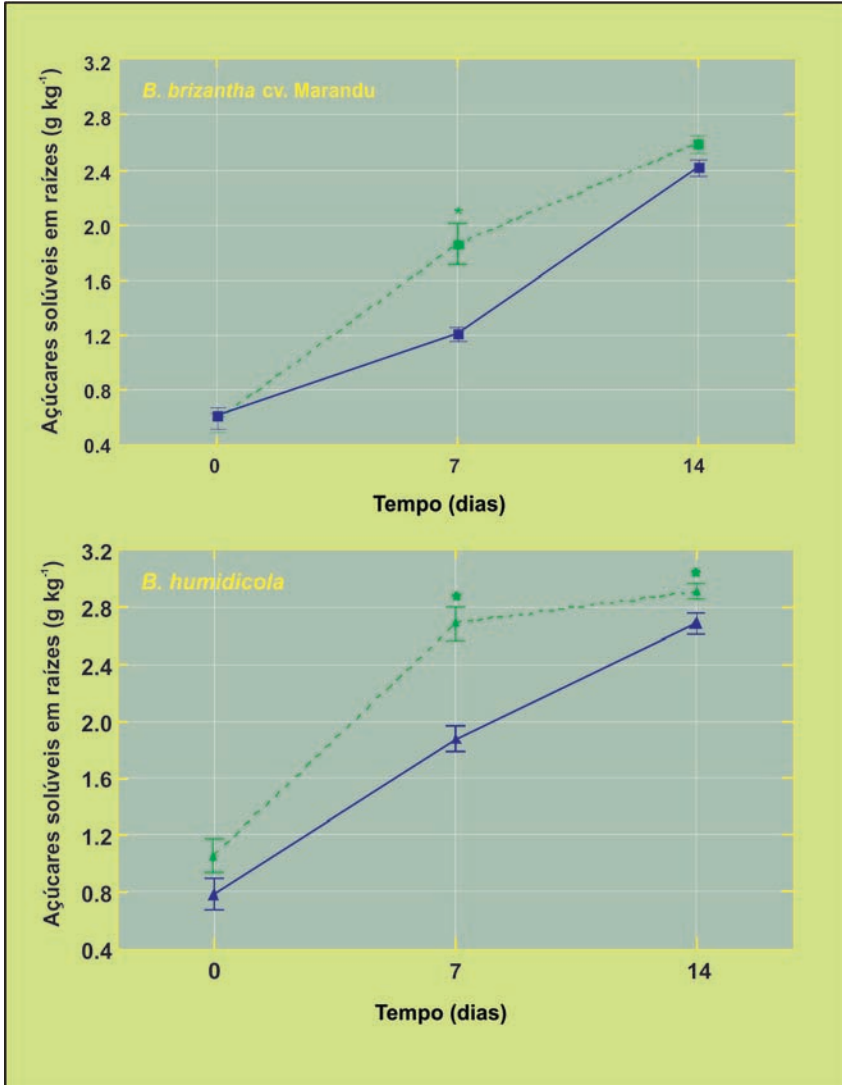


Figura 2. Teor de açúcares solúveis nas raízes de *Brachiaria brizantha* cv. Marandu e *B. humidicola*, em três períodos distintos, sob alagamento do solo (símbolos escuros, linha pontilhada) e capacidade de campo (símbolos claros, linha contínua). Asterisco indica diferença significativa ($P < 0,05$) entre tratamentos. Dados são média \pm erro padrão.

Em estudos subsequentes sobre a tolerância relativa de genótipos de *Brachiaria* ao alagamento do solo, Dias-Filho (2002); Caetano e Dias-Filho (2008); Dias-Filho e Queiroz (2003); Mattos et al. (2005) confirmaram a baixa tolerância da cultivar Marandu de *B. brizantha*, como também, interessantemente, indicaram que diferentes genótipos dentro da espécie *B. brizantha* apresentam tolerância diferencial a esse estresse (DIAS-FILHO, 2002; CAETANO; DIAS-FILHO, 2008). De forma semelhante, Silva et al. (2009) também encontraram variação intraespecífica na tolerância de sete genótipos de *Panicum maximum* ao alagamento do solo. Tais constatações sugerem que o estresse decorrente do excesso de água no solo é capaz de pressionar seletivamente as populações dessas espécies de gramíneas forrageiras, dando origem aos diferentes graus de tolerância ao excesso de água no solo relatados naqueles estudos.

De modo semelhante, Mollard et al. (2008), ao comparar populações de *Paspalum dilatatum*, provenientes de áreas altas e baixas, sujeitas a inundações periódicas, concluíram que as populações das áreas mais baixas (mais expostas a inundações) teriam maior tolerância ao alagamento do solo, confirmando, portanto, a capacidade do estresse provocado pelo alagamento do solo em pressionar seletivamente as populações de gramíneas forrageiras.

Na comparação da tolerância ao alagamento do solo de quatro cultivares de *P. maximum* (Massai, Mombaça, Milênio e Tanzânia), Holanda (2004), observou que, em geral, o desempenho das plantas alagadas é mais afetado na cultivar Milênio e, de certa forma, em Mombaça. Por exemplo, a taxa de crescimento relativo foi reduzida em 31% em Milênio e 43% em Mombaça, enquanto em Massai e Tanzânia as reduções foram de 23% e 21% quando alagadas. A fotossíntese líquida, medida 5 dias após o início do alagamento, diminuiu 36% na cultivar Milênio e 12%, 15% e 24% nas cultivares Massai, Mombaça e Tanzânia. A produção de raízes foi

significativamente diminuída em todas as cultivares, porém, a menor queda ocorreu em Tanzânia (41%), enquanto nas demais cultivares essa redução variou entre 50% e 54%.

Em capim-rabo-de-rato (*Hymenachne amplexicaulis*), gramínea C_3 reconhecidamente tolerante ao excesso de água no solo (DIAS-FILHO, 2005; GORDON; FEO, 2007), os mecanismos de tolerância à inundação estão baseados na capacidade dessa planta de rapidamente alongar colmos e formar raízes adventícias (KIBBLER; BAHNISCH, 1999). Ademais, nessa espécie, aerênquimas estão presentes nos tecidos das hastes, folhas e raízes, tanto em plantas sob alagamento como nas não alagadas (KIBBLER; BAHNISCH, 1999). Os aerênquimas auxiliariam na circulação de gases e promoveriam a capacidade de flutuação na planta.

Em *Paspalum dilatatum*, um conjunto de respostas morfoanatômicas e fisiológicas ao alagamento do solo, como maior porosidade radicular, formação de aerênquima nas folhas e maior taxa de extensão foliar e de alongamento de perfilhos, permite aumento na ocorrência dessa espécie durante períodos longos de alagamento no Pampa argentino (INSAUSTI et al., 2001; VASELLATI et al., 2001).

Em *Paspalum modestum* e *P. wrightii*, espécies típicas de ambientes alagados, a produção de aerênquima acontece no parênquima cortical das raízes, rizomas e colmos, e no mesófilo das lâminas foliares, tanto em plantas alagadas como nas não alagadas (FABBRI et al., 2005). Para esses autores, o alagamento do solo estimula a formação adicional de aerênquimas de ambas as espécies, no entanto, com respostas contrastantes para os diferentes órgãos, comportamento interpretado pelos autores como adaptação a situações de alagamento permanente ou estacional.

É importante observar que, mesmo em gramíneas reconhecidamente tolerantes ao excesso de água no solo, esse estresse pode diminuir o desempenho das plantas. Por exemplo, capim-angola (*B. mutica*) e

canarana-verdadeira (*Echinochloa polystachya*) sob alagamento do solo têm reduções na área foliar, produção de massa seca de lâmina foliar e total, relação folha:colmo e número de perfilhos, quando comparadas a plantas cultivadas sob capacidade de campo (COSTA, 2004). Da mesma forma, os teores de K, Ca, Mg e S também são diminuídos nas folhas dessas espécies quando alagadas, enquanto o teor de fósforo das folhas não é afetado pelo alagamento do solo em *B. mutica*, porém é menor em *E. polystachya* sob alagamento (COSTA, 2004).

Considerações finais

O alagamento e o encharcamento do solo provocam um estresse complexo que exerce severa pressão seletiva nas plantas, principalmente porque a restrição do oxigênio molecular e a consequente queda na síntese de ATP e nas reservas de carboidratos prejudicam a capacidade competitiva e a sobrevivência da planta.

Descrever e entender as consequências metabólicas que a anoxia impõe e os mecanismos pelos quais a planta alcança diferentes graus de tolerância a esse estresse têm sido tema de diversos estudos. Os mecanismos de tolerância ao alagamento e ao encharcamento têm como base a habilidade da planta em usar estratégias adaptativas para promover a aeração interna e a tolerância à anoxia nos tecidos. Nesse sentido, destacam-se o desenvolvimento de aerênquima, a formação de sistemas robustos de raízes adventícias e a capacidade de rápido alongamento da parte aérea. Se não há eficiência nas estratégias de promoção do suprimento de oxigênio para tecidos sob anoxia (normalmente as raízes), a planta passa a sofrer um déficit de energia. Nessa situação de “crise energética”, a regulação do consumo de ATP e o catabolismo anaeróbico de carboidratos, um processo menos eficiente do que a fosforilação oxidativa, podem permitir a sobrevivência durante a anoxia.

Em pastagens, o alagamento e o encharcamento do solo seriam particularmente preocupantes, pois, ao reduzir a fixação do carbono, o desenvolvimento das raízes e forçar o uso intensivo de reservas para a manutenção de crescimento, o estresse causado pela deficiência de oxigênio simularia o estresse de uma desfolha e pisoteio intensivos. Dessa forma, no planejamento do manejo do pastejo, é necessário considerar maiores períodos de recuperação após eventos de alagamento, principalmente nas pastagens formadas por gramíneas menos tolerantes ao excesso de água no solo.

Dependendo do ambiente em que a pastagem for estabelecida, a gramínea forrageira poderá ficar exposta a períodos curtos ou longos de encharcamento e alagamento do solo. Dessa forma, para persistir, teria que ser capaz de tolerar diferentes intensidades e períodos de excesso hídrico e, ainda, responder eficientemente ao estresse adicional imposto pelo pastejo (desfolha e pisoteio). A situação mais comum de excesso hídrico em pastagens plantadas é o encharcamento do solo de curta ou longa duração. Os principais mecanismos ligados à tolerância a encharcamento de curta duração seriam a capacidade de produzir energia em ambiente anaeróbico (tolerância à anoxia nas raízes), um sistema eficiente de defesa contra formas reativas de oxigênio e a existência de aerênquimas. Em situações de encharcamento de longa duração, seria importante, além de aerênquimas e de um sistema de defesa contra formas reativas de oxigênio, a produção de raízes adventícias e a tolerância da planta a constituintes tóxicos do solo. Já em situações nas quais o alagamento do solo, com possibilidade de submersão da planta, fosse esperado, uma estratégia adaptativa importante da gramínea seria a capacidade de rápido alongamento de colmos e folhas, visando a restabelecer o contato da parte aérea com a atmosfera.

A constatação da estreita relação entre a baixa tolerância ao excesso de água no solo em *B. brizantha* cv. Marandu e o problema da síndrome da morte dessa cultivar contribuiu para corroborar a importância de se incluir em programas de melhoramento de gramíneas, para o lançamento de novas cultivares, avaliações sobre a tolerância ao

excesso de água no solo. Algumas dessas avaliações, já concluídas ou em andamento no Brasil, têm indicado ampla variabilidade natural intraespecífica em *B. brizantha* e *P. maximum*, relacionada à tolerância ao alagamento do solo. Estudos semelhantes conduzidos em outros países com capins tropicais também têm apontado resultados semelhantes, confirmando a noção de que o estresse provocado pelo excesso hídrico pode exercer forte pressão seletiva em populações de espécies de gramíneas forrageiras. Dessa forma, existe potencial para que os programas de melhoramento de gramíneas forrageiras lancem cultivares com maior tolerância relativa a alagamento e encharcamento.

Referências

ALLEN, R. N. Ethanol in lupin radicles. **New Zealand Journal of Botany**, v. 12, n. 2, p. 179-183, 1974.

AMIARD, W.; MORVAN-BERTRAND, A.; CLIQUET, J. B.; BILLARD, J. P.; HUAULT, C.; SANDSTROM, J. P.; PRUD'HOMME, M. P. Carbohydrate and amino acid composition in phloem sap of *Lolium perenne* L. before and after defoliation. **Canadian Journal of Botany**, v. 82, n. 11, p.1594-1601, Nov. 2004.

ANDRADE, C. M. S.; VALENTIM, J. F.; CARNEIRO, J. C.; VALLE, L. A. R. do. 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: SBZ, 2003. 1 CD-ROM.

ARAYA, T.; NOGUCHI, K.; TERASHIMA, I. Effects of carbohydrate accumulation on photosynthesis differ between sink and source leaves of *Phaseolus vulgaris* L. **Plant Cell Physiology**, v. 47, n. 5, p. 644-652, May 2006.

ARMSTRONG, W.; BRÄNDLE, R.; JACKSON, M. B. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 43, n. 4, p. 307-358, 1994.

ARMSTRONG, W.; DREW, M. Root growth and metabolism under oxygen deficiency. In: WAISEL E. A.; KAFKAFI, Y. (Ed.). **Plant roots: the hidden half**. New York: Marcel Dekker, 2002. p. 729-761.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 313-339, 2008.

BAKHTENKO, E.; SKOROBOGATOVA, I.; KARSUNKINA, N. The role of hormonal balance in plant adaptation to flooding. **Biology Bulletin**, v. 34, n. 6, p. 569-576, 2007.

BANACH, K.; BANACH, A. M.; LAMERS, L. P. M.; DE KROON, H.; BENNICELLI, R. P.; SMITS, A. J. M.; VISSER, E. J. W. Differences in flooding tolerance between species from two wetland habitats with contrasting hydrology: implications for vegetation development in future floodwater retention areas. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 341-351, 2009.

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

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

BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forages grasses. II. Leaf water potencial, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. *Plant and Soil*, v. 164, n. 1, p. 97-105, Jul.1994b.

BECKER, M.; ASCH, F. Iron toxicity in rice—conditions and management concepts. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 168, n. 4, p. 558-573, Aug. 2005.

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of Botany**, v. 91, n. 2, p. 79-94, Oct. 2003.

BRAENDLE, R.; CRAWFORD, R. M. M. Plants as amphibians. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 2, n. 1, p. 56-78, 1999.

BURGESS, T.; MCCOMB, J. A.; COLQUHOUN, I.; HARDY, G. E. S. J. Increased susceptibility of *Eucalyptus marginata* to stem infection by *Phytophthora cinnamomi* resulting from root hypoxia. **Plant Pathology**, v. 48, n. 6, p. 797-806, 1999.

BURGESS, T.; MCCOMB, J.; HARDY, G.; COLQUHOUN, I. Influence of low oxygen levels in aeroponics chambers on eucalypt roots infected with *Phytophthora cinnamomi*. **Plant Disease**, v. 82, n. 4, p. 368-373, 1998.

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, maio 2008.

CAPON, S. J.; JAMESB, C. S.; WILLIAMS, L.; QUINNC, G. P. Responses to flooding and drying in seedlings of a common Australian desert floodplain shrub: *Muehlenbeckia florulenta* Meisn. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, n. 2, p. 178-185, May 2009.

CHÉRIF, M.; TIRILLY, Y.; BÉLANGER, R. R. Effect of oxygen concentration on plant growth, lipidperoxidation, and receptivity of tomato roots to *Pythium* F under hydroponic conditions. **European Journal of Plant Pathology**, v. 103, n. 3, p. 255-264, 1997.

COLMER, T. D.; FLOWERS, T. J. Flooding tolerance in halophytes. **New Phytologist**, v. 179, n. 4, p. 964-974, 2008.

COLMER, T. D.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. **Functional Plant Biology**, v. 36, n. 8, p. 665-681, 2009.

COSTA, M. N. X. da. **Desempenho de duas gramíneas forrageiras tropicais tolerantes ao estresse hídrico por alagamento em dois solos glei húmicos**. 2004. 89 f. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

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

DIAS-FILHO, M. B. Opções forrageiras para áreas sujeitas a inundação ou alagamento temporário. In: PEDREIRA, C. G. S.; MOURA, J. C. de; SILVA, S. C. da; FARIA, V. P. de (Ed.). **Teoria e prática da produção animal em pastagens**. Piracicaba: FEALQ, 2005. p. 71-93.

DIAS-FILHO, M. B. Pastagens cultivadas na Amazônia oriental brasileira: processos e causas de degradação e estratégias de recuperação. In: DIAS, L. E.; MELLO, J. W. V. (Ed.). **Recuperação de áreas degradadas**. Viçosa: UFV, Departamento de Solos: Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas, 1998. p. 135-147.

DIAS-FILHO, M. B. Respostas morfofisiológicas de *Brachiaria* spp. ao alagamento do 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. 83-101.

DIAS-FILHO, M. B. Tolerance to flooding in five *Brachiaria brizantha* accessions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 4, p. 439-447, abr. 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, out. 2000.

DIAS-FILHO, M. B.; QUEIROZ, R. J. B. Tolerância ao alagamento do solo em seis acessos de *Brachiaria brizantha*. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 40., 2003, Santa Maria, RS. **Anais...** Santa Maria, RS: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2003. 1 CD-ROM.

DREW, M. C.; LYNCH, J. M. Soil anaerobiosis, microorganisms and root function. **Annual Review of Phytopathology**, v. 18, n. 1, p. 37-66, Sep.1980.

EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v. 161, n. 1, p. 35-49, Jan. 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.

GIBBS, J.; GREENWAY, H. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 1, p. 1-47, 2003.

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.

GREENWAY, H.; ARMSTRONG, W.; COLMER, T. D. Conditions leading to high CO₂ (> 5 kPa) in waterlogged-flooded soils and possible effects on root growth and metabolism. **Annals of Botany**, v. 98, n. 1, p. 9-32, Jul. 2006.

GREENWAY, H.; GIBBS, J. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. II. Energy requirements for maintenance and energy distribution to essential processes. **Functional Plant Biology**, v. 30, n. 10, p. 999-1036, 2003.

GRIMOLDI, A. A.; INSAUSTI, P.; ROITMAN, G. G.; SORIANO, A. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. **New Phytologist**, v. 141, n. 1, p. 119-128, Jan. 1999.

HOLANDA, S. W. da S. Tolerância de quatro cultivares de *Panicum maximum* Jacq. ao alagamento. 2004. 41 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural da Amazônia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA.

HUMPHRIES, A. W.; AURICHT, G. C. Breeding lucerne for Australia's southern dryland cropping environments. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 52, n. 2, p. 153-169, 2001.

IGAMBERDIEV, A. U.; HILL, R. D. Plant mitochondrial function during anaerobiosis. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 259-268, 2009.

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, p. 291-299, 2001.

IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Cambridge: Cambridge University Press, 2007., . Disponível em: <http://bit.ly/2X3F>. Acesso em: dd out. 2010.

IRFAN, M.; HAYAT, S.; HAYAT, Q.; AFROZ, S.; AHMAD, A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, N. 1/4, p. 3-17, May 2010.

- IRVING, L. J.; SHENG, Y. B.; WOOLLEY, D.; MATTHEW, C. Physiological effects of waterlogging on two lucerne varieties grown under glasshouse conditions. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 193, n. 5, p. 345-356, Oct. 2007.
- JACKSON, M. B. Root-to-shoot communication in flooded plants: involvement of abscisic acid, ethylene, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. **Agronomy Journal**, v. 86, n. 5, 775-782, Sep./Oct. 1994.
- JACKSON, M.; DREW, M. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: KOZLOWSKI, T. (Ed.). **Flooding and plant growth**. London: Academic Press, 1984. p. 47-128.
- JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, v. 1, n. 3, p. 274-287, May 1999.
- JUSTIN, S. H. F. W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, v. 106, n. 3, p. 465-495, Jul. 1987.
- 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.
- KUMUTHA, D.; SAIRAM, R. K.; MEENA, R. C. Role of root carbohydrate reserves and their mobilization in imparting waterlogging tolerance in green gram (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) genotypes. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 13, n. 4, p. 339-346, 2008.
- LATTANZI, F. A.; SCHNYDER, H.; THORNTON, B. The Sources of Carbon and Nitrogen Supplying Leaf Growth. Assessment of the Role of Stores with Compartmental Models. **Plant Physiology**, v. 137, n. 1, p. 383-395, 2005.

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, Jul. 2001.

MAHELKA, V. Response to flooding intensity in *Elytrigia repens*, *E. intermedia* (Poaceae: Triticeae) and their hybrid. **Weed Research**, v. 46, n. 1, p. 82-90, 2006.

MANZUR, M. E.; GRIMOLDI, A. A.; INSAUSTI, P.; STRIKER, G. G. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. **Annals of Botany**, v. 104, n. 6, p. 1163-1169, 2009.

MATTOS, J. L. S.; GOMIDE, J. A.; MARTINEZ Y HUAMAN, C. A. Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria* sob alagamento em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 3, p. 765-773, maio/jun. 2005.

MOLLARD, F. P. O.; 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.

OESTERHELD, M.; McNAUGHTON S. J. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. **Oecologia**, v. 88, n. 2, p. 153-156, Oct. 1991.

OLIVEIRA, V. de; JOLY, C. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. **Trees - Structure and Function**, v. 24, n. 1, p. 185-193, 2010.

- PANG, J.; SHABALA, S. Membrane Transporters and Waterlogging Tolerance. In: MANCUSO, S.; SHABALA, S.; PANG, J.(Ed.). Waterlogging Signalling and Tolerance in Plants. London: Springer Berlin Heidelberg, 2010. p. 197-219
- PONNAMPERUMA, F. Effects of flooding on soils. In: KOZLOWSKI T. (Ed.). **Flooding and plant growth**. New York: Academic Press, 1984.p. 9-45.
- PORTA, H.; ROCHA-SOSA, M. Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features. **Plant Physiology**, v. 130, n. 1, p. 15–21, Sep. 2002.
- RICHARDS, J. H. Physiology of plants recovering from defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1973, Palmerston North, New Zeland. **Proceedings...** . Palmerston North: New Zealand Grassland Association, 1993. p. 85-93.
- ROBIN, C.; CAPRON, G.; DESPREZ-LOUSTAU, M. L. Root infection by *Phytophthora cinnamomi* in seedlings of three oak species. **Plant Pathology**, v. 50, n. 6, p. 708-716, Dec. 2001.
- SAIRAM, R.; KUMUTHA, D.; EZHILMATHI, K.; DESHMUKH, P.; SRIVASTAVA, G. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia Plantarum*, v. 52, n. 3, p. 401-412, 2008.
- SAKAGAMI, J.-I.; JOHO, Y.; ITO, O. Contrasting physiological responses by cultivars of *Oryza sativa* and *O. glaberrima* to prolonged submergence. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 171-180, 2009.
- SETTER, T. L.; WATERS, I.; SHARMA, S. K.; SINGH, K. N.; KULSHRESHTHA, N.; YADUVANSHI, N. P. S.; RAM, P. C.; SINGH, B. N.; RANE, J.; MCDONALD, G.; KHABAZ-SABERI, H.; BIDDULPH, T. B.; WILSON, R.; BARCLAY, I.; MCLEAN, R.; CAKIR, M. Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 221-235, 2009.

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, Nov./Dec. 2009.

STRIKER, G.; MOLLARD, F.; GRIMOLDI, A.; LEÓN, R.; INSAUSTI, P. Trampling enhances the dominance of graminoids over forbs in flooded grassland mesocosms. **Applied Vegetation Science**, v. 14, n. 1, p. 95-106, Feb. 2010.

STRIKER, G. G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A. Flooding Effects on Plants Recovering from Defoliation in *Paspalum dilatatum* and *Lotus tenuis*. **Annals of Botany**, v. 102, n. 2, p. 247-254, 2008.

SURALTA, R.R.; YAMAUCHI, A. Root growth, aerenchyma development, and oxygen transport in rice genotypes subjected to drought and waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, v. 64, n. 1, p. 75-82, 2008.

TADEGE, M.; DUPUIS, I.; KUHLEMEIER, C. Ethanol fermentation: new functions for an old pathway. **Trends in Plant Science**, v. 4, n. 8, p. 320-325, 1999.

TEIXEIRA NETO, J. F. T.; SIMÃO NETO, M.; COUTO, W. S.; DIAS-FILHO, M. B.; SILVA, A. de B.; DUARTE, M. de L.; ALBUQUERQUE, F. C. Prováveis causas da morte do capim-braquiarião (*Brachiaria brizantha* cv. Marandu) na Amazônia Oriental: Relatório Técnico. Belém, PA: 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 e potencial de morte de pastagens de *Brachiaria brizantha* no Acre. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2000. 28 p. (Embrapa Acre. Boletim de Pesquisa, 29).

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.

VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J.; VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Flooding and Plant Growth. **Annals of Botany**, v. 91, n. 2, p. 107-109, 2003.

VISSER, E. J. W.; COHEN, J. D.; BARENDSE, C. W. M.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. An ethylene-mediated Increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. **Plant Physiology**, v.112, p.1687-1692, 1996.

VISSER, E. J. W.; COLMER, T. D.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. **Plant, Cell & Environment**, v. 23, n. 11, p. 1237-1245, Nov. 2000.

YIN, D.; CHEN, S.; CHEN, F.; GUAN, Z.; FANG, W. Morphological and physiological responses of two chrysanthemum cultivars differing in their tolerance to waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, v. 67, n. 1, p. 87-93, Nov. 2009.

YIN, D.; CHEN, S.; CHEN, F.; GUAN, Z.; FANG, W. Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, v. 68, n. 2, p.122-130, Apr. 2010.

YOUNG, B. R.; NEWHOOK, F. J. Ethanol in the rhizosphere of seedlings of *Lupinus angustifolius* L. *New Zealand Journal of Botany*, v. 15, n. 2, p. 189-191, 1977.

ZÚÑIGA P., C.; GONZÁLEZ Q., R.; BUSTAMANTE, E.; ARGEL P. J.
Influencia de la humedad del suelo sobre la susceptibilidad de *Brachiaria*
a hongos patógenos. **Manejo Integrado de Plagas**, n. 49, p. 51-57,
1998.

Embrapa

Amazônia Oriental

Ministério da
**Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

G O V E R N O F E D E R A L
BRASIL
PAÍS RICO É PAÍS SEM POBREZA

CGPE 10111