

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel
Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes



Tese

**Modificações fisiológicas, rendimento e expressão do vigor de sementes de
centeio, trigo e feijão sob alagamento do solo**

Tiago Pedó

Pelotas, 2014

Tiago Pedó
Engenheiro Agrônomo

**Modificações fisiológicas, rendimento e expressão do vigor de sementes de
centeio, trigo e feijão sob alagamento do solo**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador:

Prof. Dr. Francisco Amaral Villela (FAEM/UFPEL)

Co-Orientadores:

Prof. Dr. Tiago Zanatta Aumonde (FAEM/UFPEL)

Dr. Irajá Ferreira Antunes (Embrapa Clima Temperado)

Pelotas, 2014
Rio Grande do Sul - Brasil

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas

Catálogo na Publicação

P371m Pedó, Tiago

Modificações fisiológicas, rendimento e expressão do vigor de sementes de centeio, trigo e feijão sob alagamento do solo / Tiago Pedó; Francisco Amaral Villela, Orientador. – Pelotas, 2014.

78 f. : il.

Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2014.

1. *Secale cereale*. 2. *Triticum aestivum*. 3. *Phaseolus vulgaris*. 4. Análise de crescimento. 5. Qualidade fisiológica de sementes I. Villela, Francisco Amaral, orient. II. Título.

CDD: 633

Tiago Pedó
Engenheiro Agrônomo

Modificações fisiológicas, rendimento e expressão do vigor de sementes de centeio,
trigo e feijão sob alagamento do solo

Tese aprovada, como requisito parcial, para obtenção do grau de Doutor em Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas.

Data da Defesa: 07/11/2014.

Banca examinadora:

.....
Prof. Dr. Francisco Amaral Villela (Orientador)
Doutor em Fitotecnia pela Universidade de São Paulo-USP

.....
Prof. Dr Tiago Zanatta Aumonde
Doutor em Ciências pela Universidade Federal de Pelotas – UFPel

.....
Prof. PhD. Nei Fernandes Lopes
Doutor em Fisiologia Vegetal pela University of California System - UC System

.....
Dr. Emanuela Garbin Martinazzo
Doutora em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Pelotas – UFPel

.....
Dr. Nilson Matheus Mattioni
Doutor em Ciências pela Universidade Federal de Pelotas – UFPel

“As dificuldades e os obstáculos são fontes valiosas de saúde e força para qualquer ser. A partir deles encontra-se a oportunidade de vencer, pois a falta de tempo é desculpa daqueles que perdem tempo por falta de métodos.”

Albert Einstein

“They did not know it was impossible, so they did it!”

Mark Twain

“Aos meus pais Evanir e Claudete e a minha Nona Elvira pelo apoio incondicional e principalmente pelo incentivo nas minhas decisões em todos os momentos desta caminhada, dedico”.

“Ao meu Nono Ernesto Antonio Treto (*In memoriam*) pelo exemplo de vida e por acreditar na minha formação, ofereço”.

Agradecimentos

A **Deus**, que me mostrou que a vida tem vários caminhos e a escolha correta depende das grandes amizades, que sempre e em primeiro lugar deve-se agradecer do que pedir.

Ao meu Orientador o Prof. Dr. **Francisco Amaral Villela** por toda sua confiança, paciência, dedicação, ética e profissionalismo, pelos conselhos e pela amizade.

Aos meus Co-orientadores Pesquisador Dr. **Irajá Ferreira Antunes** (Embrapa Clima Temperado) e o Prof. Dr. **Tiago Zanatta Aumonde** por toda sua dedicação, profissionalismo, pelos conselhos e pela amizade.

Aos meus pais **Claudete** e **Evanir** e avós **Elvira** e **Ernesto** (*in memoriam*), pelo incentivo a nunca desistir das minhas metas. Por não deixar de apoiar em todos os momentos desta caminhada, com o auxílio, dedicação, apoio e carinho. E por oportunizarem ser quem sou hoje.

A minha namorada **Adriana Gnoatto**, por seu amor, companheirismo, apoio e lealdade.

Aos Mestrandos **Geison Aisenberg**, **Felipe Koch** e à Doutoranda **Dominique Delias**, pelo auxílio durante a coleta dos dados.

Ao Servidor Técnico Administrativo **Antônio Carlos Madruga Bandeira** pelo apoio e amizade.

A **CAPES** pela concessão de bolsa.

Enfim, **a Todos**, àqueles que nunca acreditaram que este momento chegaria, nunca apoiaram e sempre souberam criticar. Agradeço, por mostrarem que este é exemplo a não ser seguido.

Sumário

Resumo	8
Abstract	9
1 Introdução geral	10
2 Capítulo I - Atividade enzimática antioxidante e crescimento inicial de plantas de trigo, centeio e feijão sob efeito do alagamento do solo.....	15
2.1 INTRODUÇÃO	15
2.2 MATERIAL E MÉTODOS	17
2.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
2.4 CONCLUSÕES	28
3 Capítulo II - Análise de crescimento vegetal e expressão do vigor de sementes: influência do alagamento do solo durante o desenvolvimento de plantas de centeio.....	29
3.1 INTRODUÇÃO	29
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	30
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	33
3.1 CONCLUSÕES	40
4 Capítulo III - Efeito do alagamento do solo no crescimento, partição de assimilados e na expressão do vigor de sementes de trigo.....	41
4.1 INTRODUÇÃO	41
4.2 MATERIAL E MÉTODOS	42
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	45
4.4 CONCLUSÕES	53
5 Capítulo IV - Alagamento do solo e altas temperaturas durante a safrinha: crescimento, partição de assimilados e expressão do vigor de sementes de feijão.....	54
5.1 INTRODUÇÃO	54
5.2 MATERIAL E MÉTODOS	55
5.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	58
5.4 CONCLUSÕES	63
6 Considerações finais	64
7 Literatura citada	65

Resumo

PEDÓ, Tiago. **Modificações fisiológicas, rendimento e expressão do vigor de sementes de centeio, trigo e feijão sob alagamento do solo.** 2014. 78f. Tese (Doutor em Ciências) – Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2014.

O presente trabalho compreende quatro experimentos realizados entre maio de 2012 e março de 2014, objetivando avaliar atributos fisiológicos, de rendimento e de qualidade de sementes de centeio, trigo e feijão sob efeito do alagamento do solo. O alagamento foi estabelecido em diferentes estádios de desenvolvimento e por diferentes períodos, para cada espécie. Em câmara de crescimento foram avaliados, o teor de proteína, a atividade das enzimas superóxido-dismutase, catalase, ascorbato-peroxidase e o crescimento inicial das plantas. Em casa de vegetação foi aplicada a análise de crescimento, avaliado o rendimento e o vigor de sementes. A partir dos dados de crescimento inicial, plantas de centeio, trigo e feijão apresentaram redução do acúmulo de matéria seca ao aumentar o período de alagamento do solo. A atividade da enzima superóxido dismutase em raízes foi incrementada ao elevar o período de alagamento do solo, enquanto que na parte aérea a atividade foi reduzida. Em casa de vegetação, plantas de centeio sob efeito de um período alagamento do solo e àquelas não submetidas ao alagamento, apresentam similar acúmulo de matéria seca total, índice de colheita e vigor de sementes. Plantas de trigo sob dois alagamentos e àquelas não expostas a tal estresse atingiram maiores valores de matéria seca total e vigor de sementes. Plantas de feijão cultivadas sob ausência de alagamento ou sob alagamento do solo pelo período de oito horas apresentara melhor desempenho comparativamente àquelas submetidas a 16 e 24 horas de alagamento do solo. O alagamento do solo afeta o crescimento, a atividade enzimática, o rendimento e o vigor de sementes de centeio, trigo e feijão, sendo magnitude dependente do estádio e do momento de ocorrência.

Palavras chave: *Secale cereale*; *Triticum aestivum*; *Phaseolus vulgaris*; análise de crescimento; qualidade fisiológica de sementes.

Abstract

PEDÓ, Tiago. **Physiological modifications, performance and expression of seed vigor of wheat, rye and beans under soil waterlogging**. 2014. 78f. Thesis (Doctor of Science) - Program in Science and Technology of Seeds, Faculty of Agronomy Eliseu Maciel, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2014.

This work comprises four experiments performed between May 2012 and March 2014, to evaluate physiological traits, yield and seeds quality of rye, wheat and beans under the effect of soil waterlogging. Flooding was established at different stages of development and for different periods for each species. Growth chamber were evaluated, the protein content, activity of the enzyme superoxide dismutase, catalase, ascorbate peroxidase and early growth of plants. In greenhouse, was applied the growth analysis, evaluated the performance and the seed vigor was applied. From the data of early growth, plants of rye, wheat and beans showed a reduction in dry matter accumulation by increasing the period of soil waterlogging. The activity of the enzyme superoxide dismutase in roots was enhanced by increasing the period of soil waterlogging, while the activity in shoots was reduced. In the greenhouse, rye plants under the effect of a period soil waterlogging and those not subject to flooding present similar accumulation of the total dry matter, the harvest index and seed vigor. Wheat plants under two flooding and those not exposed to stress, reached higher values of total dry matter and seed vigor. Bean plants grown in the absence of flooding or under flooding for eight hours, had presented better performance compared to those subjected to 16 and 24 hours of soil waterlogging. The soil waterlogging affects growth, enzyme activity, yield and seed vigor of wheat, rye and beans, being dependent on the magnitude of the stadium and the time of occurrence.

Keywords: *Secale cereale*; *Triticum aestivum*; *Phaseolus vulgaris*; growth analysis; physiological quality of seeds.

1 Introdução geral

Os baixos rendimentos e a produção global de algumas culturas se devem em parte, ao efeito de estresses ambientais e a subutilização de áreas agricultáveis e aptas ao cultivo. O trigo (*Triticum aestivum* L.) possui elevada importância econômica no cenário mundial (BIUDES et al., 2009), sendo um dos principais cereais cultivados, com produtividade média do Estado do Rio Grande do Sul de 3,06 t ha⁻¹ (CONAB, 2014). Outro cereal de inverno, com potencial de cultivo é o centeio (*Secale cereale* L.), que apresenta produtividade média no Estado do Rio Grande do Sul de 1,50 t ha⁻¹.

Os grãos de trigo e centeio apresentam elevados teores de carboidratos, proteínas, minerais, fibra bruta, alta energia bruta e rico complexo vitamínico (DEL DUCA et al., 1999), fato importante frente ao aumento da procura por alimentos funcionais ou nutracêuticos. As principais regiões produtoras de trigo no país concentram-se principalmente no norte do Estado do Rio Grande do Sul (JUNGES et al., 2007), onde é cultivado por produtores que adotam maior nível tecnológico. Por outro lado, o centeio é cultivado por pequenos e grandes produtores, tanto na forma de pastagem e quanto para a produção de grãos (DEL DUCA et al., 1999). O cultivo destas espécies tem aumentado nos últimos anos, principalmente devido à utilização de novas tecnologias e áreas de produção.

Espécies da família Fabaceae apresentam importância no atual contexto da agricultura brasileira, a exemplo do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), umas das principais espécies cultivadas no Brasil, apresentando interesse social e econômico. Seus grãos apresentam proteínas, carboidratos, vitaminas, minerais e elevado teor de fibra alimentar comparativamente às diferentes espécies de cereais (LONDERO et al., 2008). Esta espécie apresenta produtividade de média 1,58 t ha⁻¹ (CONAB, 2014), sendo cultivado na maioria dos casos, por agricultores familiares (COBUCCI & BIAVA, 2005; CTSBF, 2012).

Em todo o território Brasileiro existem aproximadamente 30 milhões de hectares de solos de várzea (FAGERIA et al., 1994), sendo o Rio Grande do Sul, detentor de cerca de 18% desta área (PINTO et al., 2004). Este tipo de solo é utilizado principalmente para o cultivo do arroz irrigado (LOUZADA et al., 2008),

apresentando drenagem deficiente e alagamento temporário (DUTRA et al., 1995), ocasionado pelo relevo predominantemente plano associado a uma camada subsuperficial impermeável (PINTO et al., 1999).

O alagamento do solo provoca as mudanças físico-químicas neste ambiente que se reflete em processos fisiológicos e morfológicos das plantas (KOZLOWSKI, 1997), resultando na baixa produção e translocação de fotoassimilados e na menor produção de biomassa (PEZESHKI, 2001). Os danos ocasionados por este estresse podem ser irreversíveis, dependendo duração e do estágio de desenvolvimento das plantas. Isto porque, promove deficiência de oxigênio nas raízes (PIRES et al., 2002), afeta negativamente a absorção e o transporte de nutrientes (BATISTA et al., 2008) e resulta em clorose das folhas, além do murchamento da planta (VISSER et al., 2003; COELHO et al., 2013) e da redução da formação de novas folhas (BATISTA et al., 2008). Em consequência, pode afetar a interceptação de radiação solar (FORSTHOFER et al., 2006) e a senescência foliar (MANFRON et al., 2003), reduzindo a taxa fotossintética (YORDANOVA & POPOVA, 2007).

Em solos de várzea, o alagamento é um dos principais estresses abióticos sobre a planta, sendo fator limitante ao rendimento das culturas (JACKSON & COLMER, 2005; WANG et al., 2012). Nesta condição de ambiente, os níveis de oxigênio são reduzidos, afetando a respiração aeróbica das raízes, fator que reflete na baixa produção de energia (ZABALZA et al., 2009; CHRISTIANSON et al., 2010; WANG et al., 2012), havendo produção de lactato e etanol (ZABALZA et al., 2009). A redução da energia disponível, afeta o metabolismo, o crescimento (BAILEY-SERRES & VOESENEK, 2008; KUMUTHA et al., 2008; SAIRAM et al., 2009) e a produtividade vegetal.

Os menores efeitos do estresse ocasionado pelo alagamento do solo podem ser atribuídos às modificações estruturais nas raízes (FUKAO & BAILEY-SERRES, 2004; BATISTA et al., 2008; YIN et al., 2010), sendo estas, relacionadas também à interação entre genótipo e ambiente (SCHMILD et al., 2011).

As plantas desenvolvem mecanismos fisiológicos, anatômicos e morfológicos responsáveis pela prevenção do estresse ocasionado pelo alagamento do solo. A exemplo disso, tem-se, o aumento das taxas de alongamento das folhas, paredes celulares e alocação dos cloroplastos em direção à superfície da folha (MOMMER et al., 2005; MOMMER & VISSER, 2005). Contudo, a maior tolerância dos genótipos às condições estressantes de meio também é associada ao acúmulo de compostos,

como aumento dos teores de carboidratos e açúcares (SAIRAM et al., 2009), acúmulo de proteínas específicas (ZABALZA et al., 2009) e a um eficiente sistema enzimático antioxidante (SHAO et al., 2008).

Modificações metabólicas distintas e associadas são necessárias para contornar o efeito do estresse abiótico, destacando-se, os compostos fenólicos que protegem a estrutura celular contra o estresse oxidativo (GILL & TUTEJA, 2010). O incremento na atividade de enzimas antioxidantes também está relacionada ao aumento das condições estressantes e à capacidade de eliminação das espécies reativas de oxigênio (MATÉS, 2000).

As plantas apresentam mecanismos de defesa que auxiliam na proteção contra o estresse oxidativo ocasionado pela saturação hídrica do solo (HAJDUCH et al., 2005), sendo enzimas responsáveis pela catálise de reações químicas no interior das células vegetais contra estresses ambientais (TAIZ & ZEIGER, 2013). As enzimas superóxido dismutase, catalase e ascorbato peroxidase atuam em conjunto e são responsáveis pela eliminação de espécies reativas de oxigênio, convertendo-as em moléculas não tóxicas (AHMED et al., 2009).

Os mecanismos protetores das células incluem várias enzimas (BOWLER et al., 1992; WILLEKENS et al., 1997; MITTLER, 2002; GILL & TUJETA, 2010) que tem sua síntese e atividade incrementadas em plantas expostas às condições desfavoráveis de ambiente, como a seca (PORCEL et al., 2003; GONG et al., 2005), o déficit nutricional (DEMIREVSKA-KEPOVA et al., 2004), a toxicidez por metais pesados (GRATÃO et al., 2005; ROMERO-PUERTAS et al., 2007), a exposição a temperaturas adversas (PRASAD et al., 1994; KUK et al., 2003) e a alta salinidade do solo (SHALATA & TAL, 1998; ASHRAF, 2009) e, também ao alagamento do solo (AHMED et al., 2002; YORDANOVA et al., 2004).

A produção de fotoassimilados está relacionada à radiação na faixa entre 380 e 750 nm (TAIZ & ZEIGER, 2013). No entanto, a qualidade e quantidade da radiação que atinge o dossel das plantas afetam diretamente a produção biomassa (ASSUNÇÃO et al., 2008) e a eficiência de conversão da energia solar (LUCCHESI, 1984). Além disso, mantém relação à velocidade de reações bioquímicas da planta (MOREIRA et al., 1999), as quais podem ser afetadas por agentes estressores bióticos e abióticos.

Fatores ambientais e práticas culturais podem afetar a composição química das sementes e posteriormente a composição das plântulas (FRIES et al., 2007;

VEIGA et al., 2010). O estresse causado pelo alagamento do solo pode reduzir a qualidade fisiológica das sementes, afetando a germinação e o vigor (COSTA et al., 1994). A ocorrência de ambiente desfavorável na fase vegetativa também pode afetar a qualidade das sementes (VERNETTI JUNIOR, 2009), devido à mudança da preferencialidade de alocação e translocação de fotoassimilados na planta (KOZLOWSKI, 1997).

O efeito deste estresse é dependente do período imposto e do estágio de desenvolvimento vegetal (SCHÖFFEL et al., 2001; REYNA et al., 2003). No entanto, outros fatores como temperaturas desfavoráveis e práticas culturais podem afetar o desempenho produtivo das culturas (THEISEN et al., 2009; GAZOLA et al., 2014). O baixo rendimento e a reduzida qualidade das sementes de plantas sob efeito de alagamento do solo são atribuídos à redução da produção e transporte de carboidratos, a diminuição da absorção de macronutrientes e ao desequilíbrio hormonal (KOZLOWSKI, 1997).

De acordo com Verneti Junior (2009) as plantas apresentam maior sensibilidade ao alagamento no início da fase de enchimento das sementes, podendo afetar a qualidade das sementes. Segundo Peske et al. (2012), estresses durante a fase vegetativa e na fase de enchimento de sementes resultam em redução na produtividade e na qualidade fisiológica, podendo resultar em sementes menores e deformadas, afetando a deposição de amido, o conteúdo de cálcio, o acúmulo de matéria seca, a viabilidade e o vigor. Segundo Parent et al. (2008), a ocorrência do alagamento do solo durante a semeadura pode reduzir significativamente a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas.

Diversos autores tem observado que condições estressantes, bióticas e abióticas, influenciam no crescimento inicial de plantas, tais como, condições adversas de temperatura (OTUBO, 1996), ataque de fitopatógenos (BELAN et al., 2011), fitotoxicidade de agroquímicos (LAUXEN et al., 2010; DAN et al., 2011) e restrição hídrica durante a fase vegetativa (CRUSCIOL et al., 2001; OYA et al., 2004; TEXEIRA et al., 2008; ALBRECHT et al., 2009; SILVA et al., 2010), elevada salinidade do solo (FREIRE & RODRIGUES, 2009) e práticas culturais inadequadas (CRUSCIOL et al., 2001; GALBIATTI et al., 2004).

O crescimento das espécies cultivadas pode ser avaliado pelo acúmulo de matéria seca entre órgãos, área foliar e atributos morfológicos, sendo possível avaliar as relações entre a ação do ambiente e do tempo sobre as culturas (SILVA et

al., 2000). As avaliações das características morfofisiológicas das plantas podem ser utilizadas para selecionar os genótipos mais adaptáveis às diferentes condições do meio ambiente. Segundo Oliveira et al. (2007), o número de folhas e a área foliar são correlacionáveis e contribuem para a produção de matéria seca das plantas.

A análise quantitativa de crescimento é uma ferramenta importante para avaliar o crescimento e o desenvolvimento vegetal ao longo do tempo em condições estressantes de ambiente (CARLESSO et al., 2000; LEAL-COSTA et al., 2008), na avaliação de genótipos (CARDOSO et al., 2006; PEDÓ et al., 2013b) e na análise do desempenho da eficiência de utilização de nutrientes (CUESTA et al., 1995; FREIRE et al., 2007), o efeito do fluxo radiante (LOPES et al., 1983; MELGES et al., 1989; AUMONDE et al., 2013) e as práticas culturais (MARENCO & LOPES, 1998; ABREU et al., 2004). Permite avaliar a contribuição das diferentes estruturas vegetais no acúmulo de matéria seca e no rendimento das espécies, possibilitando a estimativa do desenvolvimento e da contribuição dos processos morfofisiológicos sobre o desempenho vegetal (BENINCASA, 2003; PEIXOTO & PEIXOTO, 2009).

A partição de matéria seca consiste na quantidade de biomassa acumulada pela planta nos diferentes órgãos durante seu ciclo de vida e possui importância no estudo do vegetal por influenciar na alocação final de carbono em diferentes estruturas vegetais (GUIMARÃES et al., 2002). É componente do crescimento e dependente da temperatura e da radiação solar, afetando significativamente o desempenho vegetal sob diferentes condições ambientais (PAPADOPOULOS & HAO, 1997).

Neste contexto, o estudo associado entre desempenho de crescimento, partição de assimilados, atividade enzimática e fatores ambientais adversos pode refletir no melhor conhecimento da habilidade de aclimação vegetal a determinado meio ambiente (PEIXOTO & PEIXOTO, 2009; WANG et al., 2012), visando o cultivo de cereais de inverno (BIUDES et al., 2009) e de feijão (LONDERO et al., 2008). Conjuntamente, possibilita a avaliação do potencial de utilização de áreas de cultivo subutilizadas para a produção primária, como solos de várzea, cultivados basicamente com arroz irrigado e para a criação de gado de corte.

2 Capítulo I

Atividade enzimática antioxidante e crescimento inicial de plantas de trigo, centeio e feijão sob efeito do alagamento do solo

2.1 Introdução

As condições ambientais desfavoráveis têm nos últimos anos, ocasionado redução da produtividade e da qualidade dos produtos agrícolas. O trigo (*Triticum aestivum* L.) pertencente à família Poaceae, possui elevada importância econômica (BIUDES et al., 2009) e constitui-se num dos principais cereais cultivados no mundo. A produção brasileira de trigo na safra de 2013 atingiu 5,5 milhões de toneladas, enquanto para o centeio (*Secale cereale* L.) foi de 3,2 milhões de toneladas (CONAB, 2014).

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é umas das principais espécies cultivadas com interesse econômico e social. Os grãos apresentam proteínas, carboidratos, vitaminas, minerais e elevado teor de fibra alimentar comparativamente a outros grãos (LONDERO et al., 2008). A produção nacional de feijão é estimada em 3,6 milhões de toneladas (CONAB, 2014), em decorrência de condições ambientais desfavoráveis e da variabilidade do nível tecnológico utilizado por diferentes agricultores.

O rápido estabelecimento das plantas em campo compõe etapa importante no cultivo das espécies. Nos últimos anos, as condições edafoclimáticas desfavoráveis ocasionaram, em muitos casos, atraso na semeadura e problemas na colheita em algumas regiões (CONAB, 2014). O alagamento do solo é um dos principais estresses abióticos em solos de várzea, impondo uma série de restrições ao crescimento e desenvolvimento das plantas (PARENT et al., 2008). O Brasil é detentor de aproximadamente 30 milhões de hectares de várzea (FAGERIA et al., 1994) e deste total, o Estado do Rio Grande do Sul apresenta cerca de 5,4 milhões de hectares (AMARANTE et al., 2007).

O alagamento do solo restringe o cultivo da maioria das espécies de plantas (SCHMILDT et al., 2011), podendo reduzir significativamente o seu estabelecimento (PARENT et al., 2008). Nesta condição de ambiente, ocorrem várias mudanças no metabolismo e no crescimento das plantas, como a redução das trocas gasosas entre o sistema radical e o espaço poroso do solo (ZABALZA et al., 2009). Além disso, ocorre redução na produção de energia pelas plantas (BAILEY-SERRES & VOESENEK, 2008; KUMUTHA et al., 2008; SAIRAM et al., 2009) e a deficiência na assimilação de carbono e de nutrientes (BATISTA et al., 2008).

Plantas submetidas sob efeito do alagamento do solo podem apresentar baixa produção de novas folhas e de matéria seca (BATISTA et al., 2008), redução da absorção e do transporte de nutrientes para a parte aérea (FORSTHOFER et al., 2006) e da duração da área foliar, afetando a taxa assimilatória líquida (YORDANOVA & POPOVA, 2007). O estresse ocasionado pela hipoxia do solo pode alterar aspectos do metabolismo da planta, como ocasionar peroxidação lipídica (YORDANOVA & POPOVA, 2007; POCIECHA et al., 2008), o desequilíbrio hormonal (MOURA et al., 2008) e o estresse oxidativo celular (SINHA & SAXENA, 2006).

O aumento das condições estressantes ocasiona a produção e acúmulo de espécies reativas de oxigênio que é prejudicial às células vegetais, provocando danos em biomoléculas, proteínas e membranas celulares (PANDA & KHAN, 2009), sendo necessário um sistema enzimático antioxidante eficiente para eliminar ou reduzir este problema. As enzimas catalisam as reações químicas no interior das células, sendo responsáveis pela manutenção de processos fisiológicos durante o estresse (TAIZ & ZEIGER, 2013). O sistema antioxidante envolve as enzimas superóxido-dismutase, catalase e ascorbato-peroxidase (AHMED et al., 2009) responsáveis pela defesa das células contra o estresse ocasionado por espécies reativas de oxigênio.

Perante o exposto, este trabalho objetivou avaliar o crescimento inicial e a atividade enzimática antioxidante de plantas de trigo, centeio e feijão sob ação de períodos de alagamento do solo.

2.2 Material e Métodos

O ensaio foi conduzido em câmara de crescimento dotada com controle de temperatura e luminosidade, no Departamento de Fitotecnia, da Universidade Federal de Pelotas, Capão do Leão, RS.

Foram utilizadas sementes de trigo, centeio e feijão, dos genótipos Fundacep Bravo, BRS Serrano e IPR Tuiuiú, respectivamente. As sementes com germinação acima de 90% foram dispostas em experimentos separados por espécie, para germinar em bandejas de polietileno, contendo substrato, solo do horizonte A1 proveniente de Planossolo Háplico Eutrófico Solódico, previamente corrigido de acordo com análise de solo e baseado no Manual de Adubação (CQFS RS/SC, 2004).

Em cada bandeja (0,3 x 0,4 e 0,2 m e camada de solo de 0,16 m) foram dispostas 50 sementes na profundidade de trinta milímetros. Posteriormente, aplicou-se o raleio, mantendo 40 plantas por caixa.

Os períodos de alagamento do solo correspondentes aos períodos zero (mantido na capacidade de campo); 1; 2; 3 e 4 dias de alagamento foram impostos quando as plantas de feijão atingiram o estágio de desenvolvimento V2 (CTSBF, 2010) e as plantas de centeio e de trigo no estágio V1 (LARGE, 1954), correspondente a presença de duas folhas. O alagamento foi efetuado de forma a manter uma lâmina de água de 20 mm sobre a superfície do solo, visando evitar trocas gasosas e a aeração do solo.

Foram determinadas a área foliar (A_f), a matéria seca de folhas (W_f), de caule/colmo (W_c), raiz (W_r) e os teores de proteína, atividade enzimática da superóxido-dismutase, catalase e ascorbato-peroxidase.

Para a obtenção dos dados primários de crescimento de área foliar e massa da matéria seca, foram efetuadas coletas diárias, iniciando-se um dia antes do primeiro alagamento do solo. Em cada coleta, as plantas foram cortadas rente ao solo, separadas em órgãos (folhas, caule e raízes) e acondicionados em envelopes de papel pardo, separadamente. Para a obtenção da matéria seca, o material foi transferido para estufa de ventilação forçada, a temperatura de 70 °C, por 72h.

A área foliar (A_f) foi determinada com medidor de área Licor modelo LI-3100 e expressa em metros quadrados. Os dados primários de matéria seca e área foliar

foram ajustados por meio de polinômios ortogonais. Os valores instantâneos da razão de área foliar (F_a) e massa foliar (F_w) foram estimados por meio das equações: $F_a = A_f/W_t$ e $F_w = W_f/W_t$, sendo W_t matéria seca total. A razão parte aérea e raiz (P_w) foi estimada pela equação $P_w = W_{pa}/W_r$, sendo: W_{pa} refere-se à matéria seca alocada na parte aérea (folhas e caule) e W_r a matéria seca alocada nas raízes.

Para determinação dos teores de proteína e das enzimas antioxidantes, as plantas foram coletadas adotando-se o mesmo procedimento utilizado para a coleta dos dados primários de crescimento. Os teores de proteína foram quantificados em amostras de matéria fresca de órgãos (MF), (empregando 100 mg de Comassie blue em 50 mL de etanol (95%), sendo adicionado 100 mL de H_3PO_4 (85%) e completado para 1 L). O material foi agitado constantemente e submetido a filtragem (BRADFORD, 1976) e expressa em $mg\ g^{-1}$ de MF.

A enzima superóxido-dismutase (SOD) foi avaliada pela capacidade de inibir a fotoredução do azul de nitrotetrazólio (NBT) (GIANNOPOLITIS & RIES, 1977), em meio de reação composto por fosfato de potássio 50 mM (pH 7,8), metionina 14 mM e EDTA 0,1 M, NBT 75 M e riboflavina 2 M. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 560 nm. Uma unidade de atividade (U) da SOD foi definida pela quantidade de enzima que produz uma inibição de 50% da redução fotoquímica do NBT e expressa em $U\ g^{-1}$ de MF.

A catalase (CAT) foi estimada pelo decréscimo na absorbância a 240 nm durante 3 minutos, em um meio de reação contendo fosfato de potássio (200 mM pH 7,0) e H_2O_2 (12,5 mM). Procedeu-se a incubação da amostra a 28 °C, sendo monitorado o consumo do peróxido de hidrogênio (HAVIR & MCHALE, 1987) e expressa em $\mu mol\ g^{-1}$ de MF.

A ascorbato-peroxidase (APX) foi obtida monitorando-se a taxa de oxidação do ascorbato a 290 nm (NAKANO & ASADA, 1981). O meio de reação foi incubado a 28 °C e composto de tampão fosfato de potássio (50 mM pH 7,0), ácido ascórbico (0,5 mM), H_2O_2 (0,1 mM) e o extrato enzimático e expressa em $\mu mol\ g^{-1}$ de MF.

Por espécie foram utilizadas 20 amostras, nas cinco épocas de coleta. Enquanto, os dados de proteína e atividade enzimática foram determinados em quatro amostras nos cinco períodos de coleta. Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado e os dados foram submetidos à análise de variância, e

quando os valores de F foram significativos a 1% de probabilidade, foram submetidas à análise de regressão polinomial.

2.3 Resultados e Discussão

O crescimento inicial de plantas de trigo foi afetado significativamente ($P \geq 0,01$) pelo aumento do período de alagamento do solo (Figura 1). A matéria seca de parte aérea (W_{pa}) foi reduzida após o máximo acúmulo de 0,015 g aos 2,32 (55,7 h) dias após o alagamento (DAA). A matéria seca de raiz (W_r) foi obtida com elevado coeficiente de determinação ($R^2 \geq 0,93$) e apresentou aumento até o máximo de 0,012 g aos 1,76 (42,6 h) DAA, reduzindo a partir de então (Figura 1a).

A razão parte aérea/raiz apresentou o ponto de mínima aos 0,82 dias (35,7 h) DAA, aumentando posteriormente e ajustando-se ao modelo quadrático, com elevado $R^2 \geq 0,93$ (Figura 1b). A razão de área foliar (F_a) aumentou ao longo do período de alagamento do solo até os 4 DAA (Figura 1c). Desse modo, o incremento do alagamento do solo ocasionou incremento da área foliar útil à fotossíntese. A razão de massa foliar (F_w) foi crescente a partir de 0,81 DAA (19,4 h), demonstrando que tal estresse abiótico resultou na alteração da quantidade de matéria seca alocada em folhas (Figura 1d).

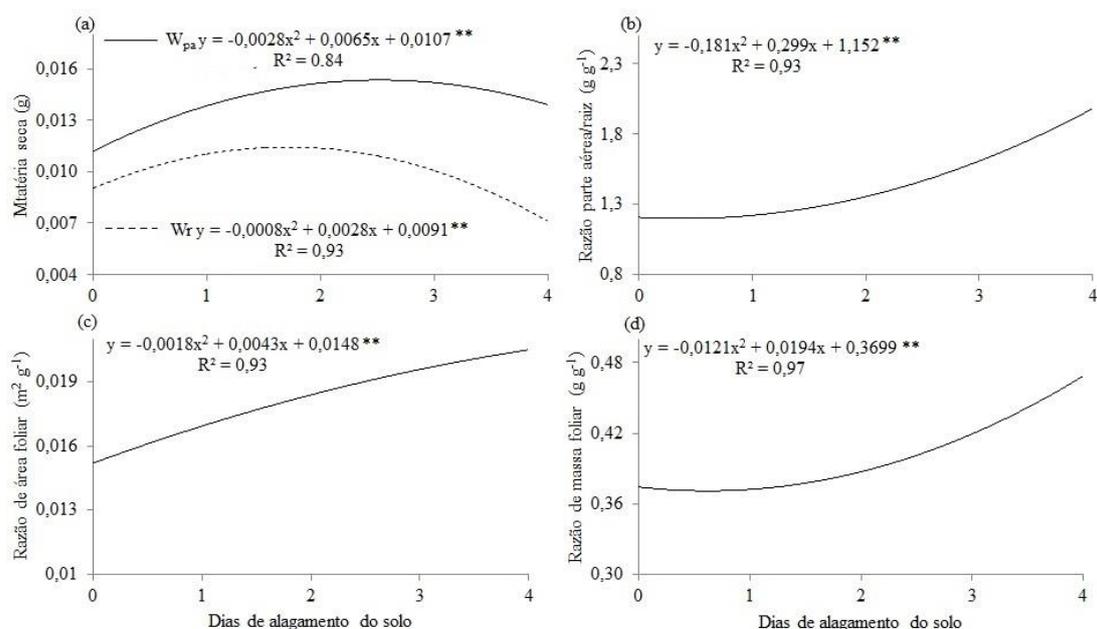


Figura 1. Matéria seca de parte aérea e raízes (a), razão parte aérea e raiz (b), razão de área (c) e de massa foliar (d) de plantas de trigo sob efeito de períodos de

alagamento do solo. Sendo resultados de parte aérea = W_{pa} e resultados em raízes = W_r . (Nível significância de *1% e ^{NS} Não significativo).

Os teores de proteína nas folhas de trigo não apresentaram diferenças significativas entre os períodos de alagamento do solo (Figura 2a). Nas raízes, o ponto de mínima, para os teores de proteína foi atingido aos 2 DAA (48 h), aumentando posteriormente.

A atividade da enzima superóxido dismutase (SOD), avaliada nas raízes das plantas de trigo, aumentou até os 4 DAA (Figura 2b). Nas folhas, o ponto de máxima pra a atividade da SOD ocorreu aos 1,08 DAA (26 h), com posterior decréscimo até o final do período de avaliação.

A atividade da enzima catalase (CAT) quantificada nas raízes, foi reduzida com o aumento dos períodos de alagamento do solo, até os 4 DAA (Figura 2c). Em folhas, a máxima atividade da CAT foi atingida aos 2,24 DAA (57,6 h), com posterior tendência a redução.

A atividade da enzima ascorbato-peroxidase (APX) aumentou até o final do período de alagamento, determinada em folhas (Figura 2d). No entanto, a APX teve a atividade reduzida ao ser quantificada nas raízes e ao longo do período de alagamento do solo.

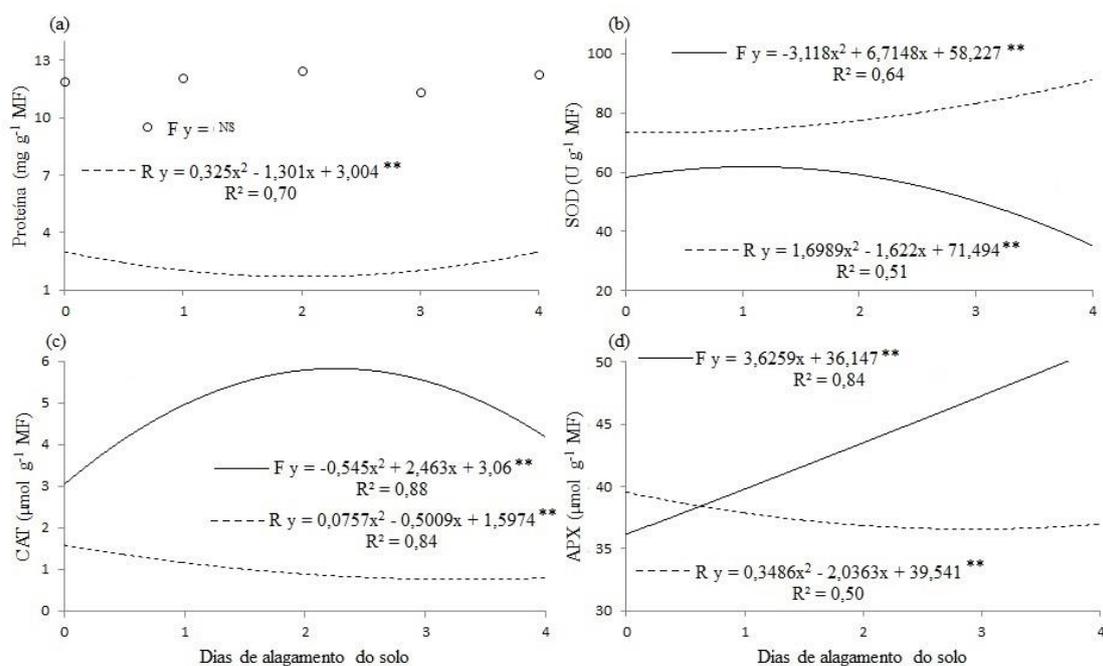


Figura 2. Teores de proteína (a), atividade das enzimas superóxido-dismutase - SOD (b), catalase - CAT (c), ascorbato-peroxidase - APX (d) em folhas e raízes de

plantas de trigo sob efeito de períodos de alagamento do solo. Sendo folhas (F) e raízes (R). (Nível significância de **1% e ^{NS} Não significativo).

A matéria seca de parte aérea (W_{pa}) de plantas de centeio ajustou-se a uma curva de tendência quadrática com elevado coeficiente de determinação (Figura 3a). Houve aumento em W_{pa} até o ponto máximo de 0,011 g aos 2 DAA (30 h). A matéria seca de raiz (W_r) aumentou até 1,9 DAA (45,6 h) com o máximo de 0,0065 g, sendo então reduzida até o final do período (Figura 3a). A razão parte aérea e raiz ajustou-se à tendência linear, ($R^2 \geq 0,93$), aumentando até os 4 DAA (Figura 3b).

A razão de área foliar (F_a) apresentou ajuste linear (Figura 3c). Similarmente, a razão de massa foliar (F_w) ajustou-se ao modelo linear $R^2 \geq 0,95$ (Figura 3d).

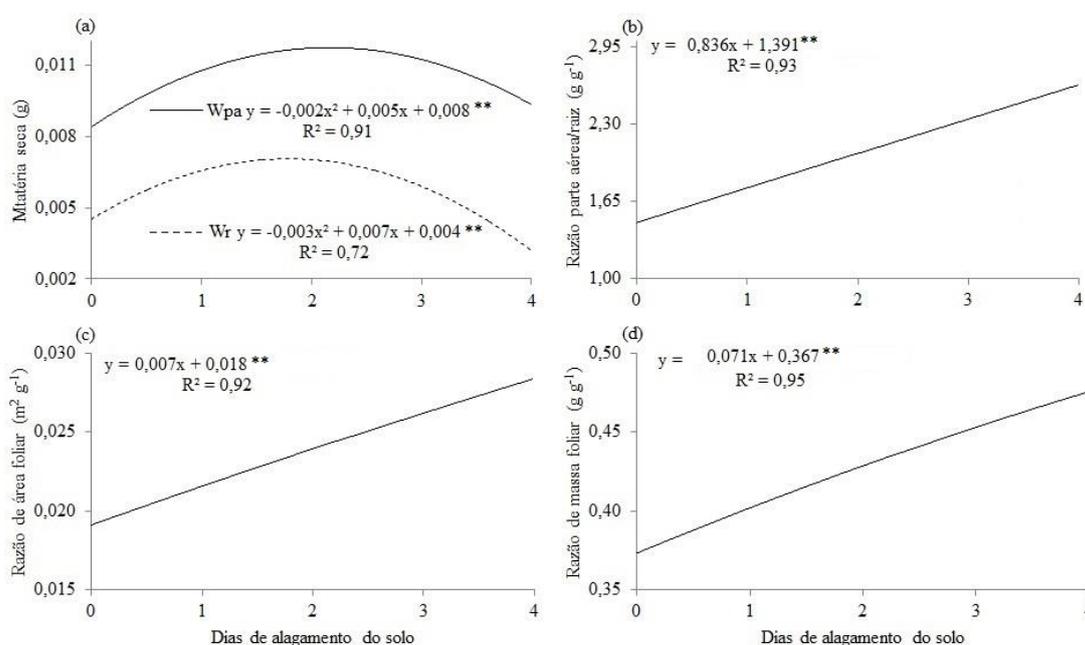


Figura 3. Matéria seca de parte aérea e de raiz (a), razão parte aérea e raiz (b), razão de área (c) e de massa foliar (d) de plantas de centeio submetido a períodos de alagamento do solo. Sendo parte aérea (pa) e raízes (r). (Nível significância de *1% e ^{NS} Não significativo).

Os teores de proteína obtidos em folhas de centeio aumentaram em plantas sob os maiores períodos de alagamento. O valor máximo de proteína em folhas foi obtido aos 4 DAA (Figura 4a). Contudo, os teores de proteína quantificados nas raízes, foi máximo de $6,43 \text{ mg g}^{-1}$ aos 1,5 DAA (36 h). Houve assim, alteração temporal no acúmulo proteico de raízes em relação às folhas.

O alagamento do solo causou, em folhas de centeio, redução significativa na atividade da enzima superóxido dismutase (SOD), sendo o ponto máximo de 81,6 U g⁻¹ MF atingido aos 2,08 DAA (50 h) (Figura 4b). No entanto, a atividade da SOD, quantificada em raízes, aumentou até os 4 DAA (96 h) com valor máximo de 75,8 U g⁻¹ MF, permitindo verificar comportamento distinto desta enzima comparativamente àquele observado em folhas de centeio.

A atividade da enzima catalase (CAT), determinada em folhas de centeio, apresentam aumento no decorrer do período de alagamento (Figura 4c). No entanto, é importante salientar que a atividade da CAT em raízes de centeio não apresentou significância. Logo, folhas demonstram de forma mais evidente o estresse ocasionado pelo alagamento do solo, ao ser aferido pela atividade da CAT.

A enzima ascorbato-peroxidase (APX) apresentou maior atividade nas raízes comparativamente às folhas de centeio (Figura 4d). Os pontos de mínima em folhas e nas raízes foram atingidos em 1,8 (43,2 h) e 1,9 (45,6 h) DAA respectivamente, com valores máximos de 24,4 e 38,0 μmol g⁻¹ MF apresentando posterior aumento até 4 DAA.

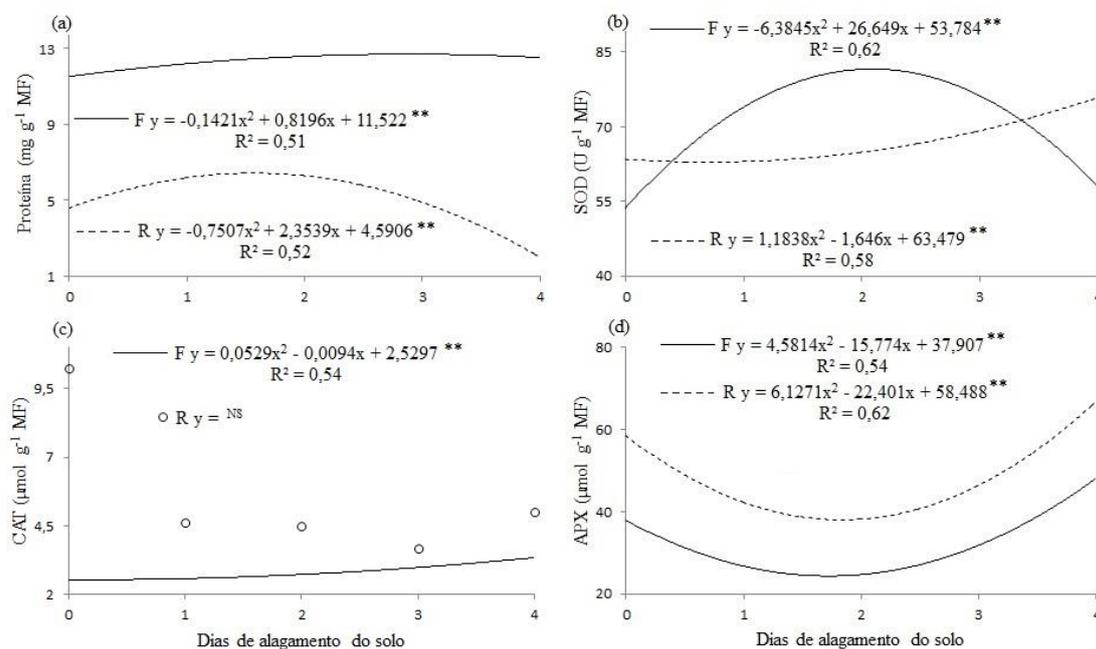


Figura 4. Teores de proteína (a), atividade das enzimas superóxido-dismutase - SOD (b), catalase - CAT (c), ascorbato-peroxidase - APX (d) em folhas e raízes de plantas de centeio sob efeito períodos de períodos de alagamento do solo. Sendo, resultados em folhas = F e resultados em raízes = R. (Nível significância de *1% e ^{NS} Não significativo).

O aumento do período de alagamento do solo sobre a matéria seca de parte aérea (W_{pa}) de plantas de feijão não apresentou efeito significativo. A matéria seca de raízes (W_r) foi afetada de forma mais drástica pelo alagamento do solo comparativamente à parte aérea. A máxima alocação foi 0,035 g e ocorreu aos 1,7 DAA (41,5 h), com posterior decréscimo até o final do período de avaliação (Figura 5a).

A razão parte aérea e raiz não apresentou significância (Figura 5b). No entanto, a razão de área foliar (F_a) aumentou até linearmente (Figura 5c) e a razão de massa foliar (F_w), atingiu o valor máximo de 0,33 g g⁻¹ aos 3,38 DAA (81 h). Houve indicativo de que a alocação de massa seca foliar é mais afetada pelo alagamento comparativamente a área foliar útil à captação de energia luminosa em plantas de feijão (Figura 5d).

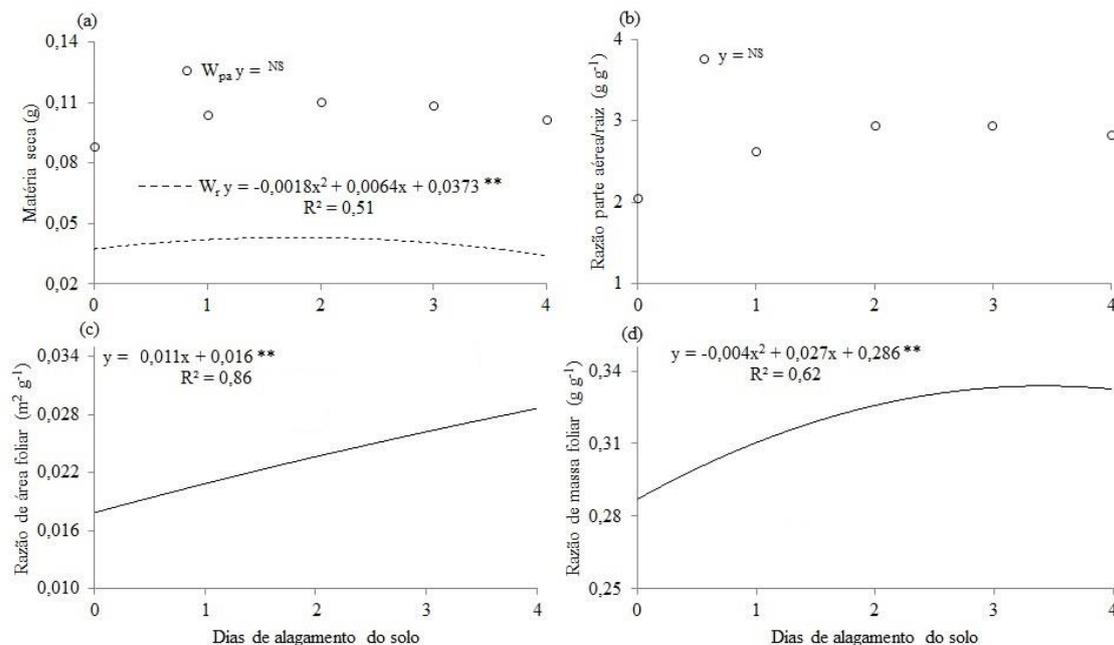


Figura 5. Matéria seca de parte aérea e de raiz (a), razão parte aérea e raiz (b), razão de área (c) e de massa foliar (d) de plantas de feijão sob efeito de períodos de alagamento do solo. Sendo parte aérea (W_{pa}) e raízes (W_r). (Nível significância de **1% e ^{NS} Não significativo).

Os teores de proteína não mostraram diferenças significativas em folhas de feijão (Figura 6a). Nas raízes, os teores de proteína alcançaram o ponto mínimo de 2,59 mg g⁻¹ MF aos 2,14 DAA (51,4 h), com posterior aumento.

A atividade da enzima superóxido-dismutase (SOD) em folhas de feijão foi reduzida a partir de 1,29 (31 h) DAA (Figura 6b). Na avaliação nas raízes, a SOD apresentou aumento a partir dos 1,52 (36,5 h) DAA. Entretanto, a atividade da enzima catalase (CAT) determinada em folhas inicialmente decaiu, mas foi incrementada a partir de 2,52 (60,5 h) DAA (Figura 6c). Nas raízes, a atividade da CAT aumentou com tendência quadrática.

A atividade da enzima ascorbato-peroxidase (APX) em folhas diminuiu até o valor de $29,3 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MF}$ aos 2,56 DAA (2,56 h), mostrando um posterior aumento (Figura 6d). A atividade da APX nas raízes apresentou mínimo de $18,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MF}$ a partir de 1,28 DAA (31 h), contudo, houve aumento da atividade da APX ao incrementar o período de alagamento do solo (4 DAA).

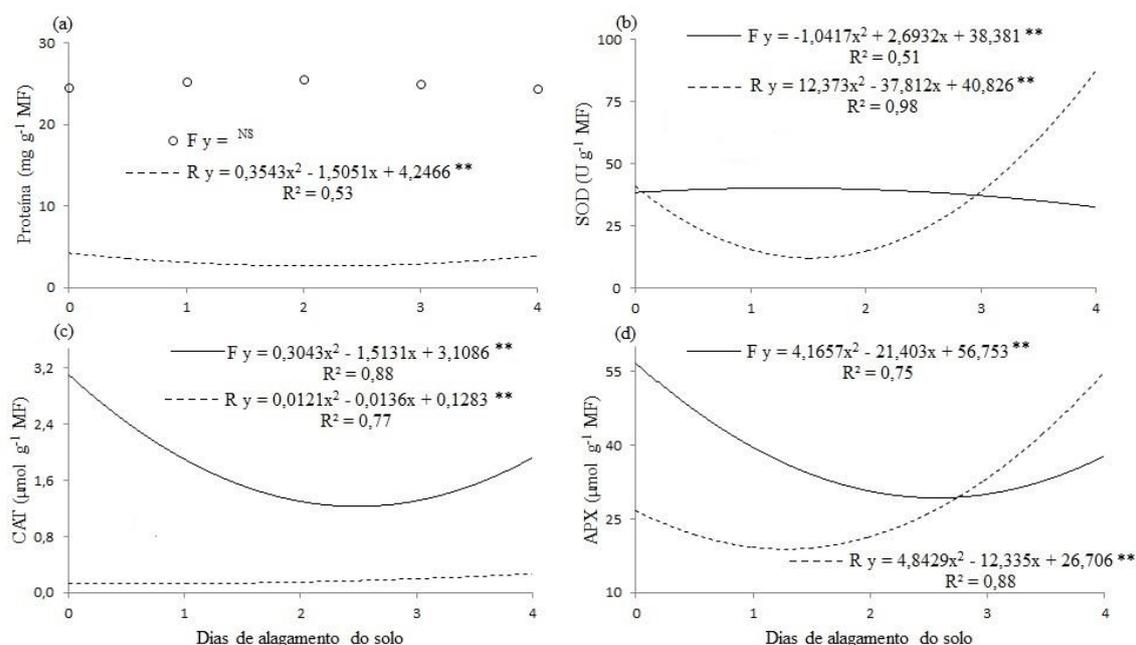


Figura 6. Teores de proteína (a), atividade das enzimas superóxido-dismutase - SOD (b), catalase - CAT (c), ascorbato-peroxidase - APX (d) em folhas e raízes de plantas de feijão submetido a períodos de alagamento do solo. Sendo folhas (F) e raízes (R). (Nível significância de $^{**}1\%$ e $^{\text{NS}}$ Não significativo).

Plantas de trigo, centeio e feijão sob efeito de períodos de alagamento do solo apresentaram respostas distintas. Em plantas de trigo houve redução no acúmulo de matéria seca nas diferentes estruturas ao aumentar o período de alagamento do solo. A avaliação do acúmulo de matéria seca é importante parâmetro fisiológico de

adaptação contra os efeitos negativos do estresse (SENA et al., 2007), conforme observado em outras espécies (SILVA et al., 2009).

A maior capacidade de crescimento das plantas de trigo, quanto submetidas ao alagamento do solo, está relacionada ao acúmulo de açúcares solúveis nas raízes (CHEN et al., 2005) e à disponibilidade de fotoassimilados para as células sob anaerobiose (PARENT et al., 2008). Tal ocorrência pode manter relação ao aumento das razões de área e massa foliar.

Desse modo, a manutenção do crescimento das plantas sob efeito do alagamento do solo se deve, parcialmente, a redução na produção de ATP na via metabólica fermentativa (PARENT et al., 2008), acarretando na redução de matéria seca total (SILVA et al., 2009; WANG et al., 2012). Contudo, a redução do crescimento das plantas de centeio pode ser reflexo da limitação nos níveis de energia. Devido, principalmente, a baixa capacidade das raízes em absorver água e nutrientes, afetando a alocação de biomassa (WANG et al., 2012).

A baixa produção de matéria seca nas raízes de plantas de feijão pode ser decorrência da degradação da clorofila frente ao estresse pelo alagamento do solo (POCIECHA et al., 2008), reduzindo assim, a produção e a translocação de fotoassimilados das folhas para as raízes. Isto, aliado, aos valores de razão de massa foliar obtidos, pode estar relacionado à alteração degenerativa de processos fisiológicos relacionados ao desempenho das plantas.

O alagamento do solo pode reduzir o crescimento de diferentes espécies de plantas, pela falta de oxigênio nas raízes e inibição da respiração mitocondrial (WANG et al., 2012). Pode prejudicar a absorção de nitrogênio e outros minerais, resultando em baixos teores de clorofila (THOMAS et al., 2005; POCIECHA et al., 2008).

A saturação hídrica do solo limita o crescimento do sistema de raízes, refletindo no crescimento da parte aérea das plantas (ALAOUI-SOSSÈ et al., 2005; BAILEY-SERRES & VOESENEK, 2008). Induz ainda, a clorose em folhas e a redução da capacidade fotossintética (VISSER et al., 2003), sendo que o aumento do período de exposição das plantas às condições de excesso hídrico, resulta na redução da translocação de fotoassimilados (SACHS & VARTAPETIAN, 2007).

O resultado do declínio na fotossíntese, no desenvolvimento das plantas, pode conduzir a disfunções fisiológicas concomitantes, como a inibição do transporte de água e mudanças no equilíbrio hormonal (PARENT et al., 2008). A fim de manter

adequadamente sua atividade metabólica, a planta recorre às suas reservas de carboidratos. Como a oferta inicial de carboidratos está relacionada com o nível de tolerância à hipoxia ou anoxia em muitas espécies, presumivelmente por meio do seu envolvimento no fornecimento de energia durante condições anaeróbicas, o nível de reservas de carboidratos, pode ser um fator crucial para a tolerância à inundação do solo (PARENT et al., 2008).

Desse modo, o incremento da razão de área foliar pode ser reflexo do alagamento do solo devido à redução do transporte de nutrientes da raiz para os demais órgãos da planta, diminuindo a expansão da folha e afetando a partição de matéria seca entre os órgãos (BAILEY-SERRES & VOESENEK, 2008).

A atividade enzimática antioxidante e o teor de proteínas de plantas de trigo, centeio e feijão foram modificados pelo aumento dos períodos de alagamento do solo. Embora, para os teores de proteína nas folhas de trigo não tenham sido observadas diferenças significativas, não houve alteração no crescimento da parte aérea destas plantas até 2,32 DAA (Figura 1a). Yordanova & Popova (2007) não observaram alterações no teor de proteína em folhas de plantas de milho sob efeito do alagamento do solo.

Os teores de proteína nas raízes de trigo e feijão, apresentaram pontos de mínimos aos 2,0 e 2,59 DAA respectivamente, com posterior aumento até os 4 DAA. Plantas de centeio apresentaram ponto de máxima aos 1,56 DAA. Estes resultados indicam que a maior produção de proteína até os 4 DAA, pode estar relacionada a tolerância destas espécies ao estresse em condições de hipoxia do solo, isto porque sob alagamento do solo, ocorre a síntese de um grupo específico de proteínas (SHINGAKI-WELLS et al., 2011).

O alagamento do solo aumenta a atividade das enzimas SOD, CAT e APX em genótipos de feijão guandu (BANSAL & SRIVASTAVA, 2012), corroborando com os resultados obtidos neste trabalho (Figuras 2; 4; 6). Ao final do período de avaliação, a superóxido-dismutase aumentou sua atividade nas raízes das três espécies estudadas. Balakhnina et al. (2012) encontraram menor atividade da SOD nas raízes comparativamente às folhas de *Brassica napus*, submetidas a períodos de alagamento do solo. A enzima superóxido-dismutase é importante para o sistema antioxidante e em condições de estresse por alagamento do solo (PORTO et al., 2013).

Em folhas de trigo, centeio e feijão, a atividade da enzima catalase, aumentou até os 4 DAA, evidenciando maior acúmulo de peróxido de hidrogênio nas folhas, estando de acordo com Ahmed et al. (2009). Todavia, a enzima ascorbato-peroxidase, apresentou maior atividade nas raízes comparativamente às folhas, tanto em plantas de centeio quanto de feijão. Ao estudarem plantas de milho sob influência do alagamento do solo, Chugh et al. (2011), verificaram que a ascorbato-peroxidase reduz a atividade em comparação a plantas controle.

O estresse gerado pela inundação prolongada do solo é variável entre espécies e pode afetar a atividade enzimática (YORDANOVA & POPOVA, 2007; POCIECHA et al., 2008), a produção de novas folhas, de matéria seca e os teores de proteína (BALAKHNINA et al., 2012). A formação de espécies reativas de oxigênio constitui resposta da planta às condições de hipoxia (BALAKHNINA et al., 2009; 2010), podendo causar danos às células vegetais e conduzir ao estresse oxidativo.

Neste sentido, a eliminação das espécies reativas de oxigênio torna-se importante para a prevenção do estresse (CHUGH et al., 2011). Esta detoxificação é efetuada por meio de um sistema enzimático eficiente. A enzima superóxido-dismutase remove o ânion superóxido (BOWLER et al., 1992) e catalisa a reação do radical superóxido à H_2O_2 . Este é reduzido a água e oxigênio molecular, em reações catalisadas pelas enzimas catalase e ascorbato-peroxidase (AHMED et al., 2009).

O alagamento do solo reduziu o acúmulo de matéria seca de órgãos, aumentando a razão parte e aérea, a razão de área e a massa foliar de plantas de trigo, centeio e feijão. Contudo, a atividade da enzima superóxido-dismutase apresentou comportamento similar entre as três espécies para todos os períodos de alagamento do solo, aumentando a atividade nas raízes e reduzindo nas folhas. Fato também verificado para a enzima ascorbato-peroxidase, em plantas de centeio e feijão. É possível evidenciar que plantas de trigo apresentaram desempenho satisfatório quando submetidas o alagamento do solo e comparativamente ao centeio e feijão, respectivamente.

2.4 Conclusões

Para plantas de trigo, centeio e feijão a matéria seca de raiz é mais afetada pelo alagamento do solo, comparativamente a matéria seca de parte aérea.

O alagamento do solo influencia o crescimento inicial e a atividade das enzimas superóxido-dismutase, catalase e ascorbato-peroxidase, distintamente conforme a espécie e o período de alagamento do solo.

Indiferentemente à espécie estudada, a atividade da enzima superóxido-dismutase quantificada em raízes, é superior nos maiores períodos de alagamento do solo.

3 Capítulo II

Análise de crescimento vegetal e expressão do vigor de sementes em decorrência do alagamento do solo no desenvolvimento de plantas de centeio

3.1 Introdução

O centeio (*Secale cereale* L.) é considerado espécie de dupla aptidão agrícola, destinado à alimentação animal e a utilização como cobertura de solo, apresentando vigoroso crescimento inicial e elevada tolerância ao frio e à acidez do solo (ROSO et al., 2000). No Brasil, o Rio Grande do Sul é o maior produtor desta espécie, podendo constituir-se em alternativa viável no cultivo de inverno, por apresentar elevada produção de matéria seca e superior teor de proteína bruta comparativamente à aveia preta e ao triticale (MORI et al., 2007).

No Brasil, existem aproximadamente 28 milhões de hectares de solos sujeitos ao encharcamento (MAGALHÃES et al., 2005). No estado do Rio Grande do Sul, a extensão aproximada de solos de várzea é de 5,4 milhões hectares (EMBRAPA, 2005), sendo a subutilização destas áreas fator comum, com a predominância do cultivo do arroz irrigado e da pecuária extensiva (MARCHEZAN et al., 2002). O cultivo de plantas que apresentem desenvolvimento adequado em condições de alagamento temporário do solo constitui alternativa econômica para estas áreas, existindo a necessidade do estudo de espécies com potencial de uso da estrutura empregada no cultivo do arroz (GAZOLLA-NETO et al., 2012).

O alagamento do solo altera suas características físico-químicas, impede as trocas gasosas entre o sistema radicular e o espaço poroso do solo e limita a disponibilidade de oxigênio, afetando negativamente processos relacionados à fisiologia e a características morfológicas das plantas (MIELKE et al., 2003). Plantas sob ação deste estresse abiótico apresentam redução na síntese e na alocação de proteínas, com reflexos negativos na atividade enzimática (ZABALZA et al., 2009; CHRISTIANSON et al., 2010), aumento na produção e acúmulo de espécies reativas

de oxigênio que podem alterar ou resultar na oxidação de lipídeos, proteínas e ácidos nucleicos (AZEVEDO NETO et al., 2006). Tais alterações podem resultar na redução do volume de raízes, a absorção de nutrientes e senescência foliar, refletindo na inadequada translocação e alocação de fotoassimilados entre os diferentes órgãos vegetais (PEDÓ et al., 2013a), reduzindo a produtividade e a qualidade de sementes.

A qualidade fisiológica de sementes, especialmente o vigor, sofre redução em virtude da deterioração das sementes na fase de campo. A ocorrência de condições estressantes durante as fases vegetativa e reprodutiva podem ocasionar a formação de sementes menores e deformadas, afetar a deposição de amido, o conteúdo de cálcio, o acúmulo de matéria seca, a viabilidade e o vigor de sementes (PESKE et al., 2012).

O crescimento consiste na produção e na distribuição de carbono entre os diferentes órgãos da planta, sendo reflexo da interação entre genótipo e ambiente. A análise de crescimento é método acessível, de baixo custo, bastante preciso e utilizado para avaliar o crescimento vegetal frente a diferentes condições de meio e de manejo (AUMONDE et al., 2013). A técnica possibilita a inferência da contribuição de diferentes processos fisiológicos sobre o desempenho vegetal e consiste no primeiro passo para a interpretação e a análise da produção primária (PEDÓ et al., 2013a). Neste sentido, a avaliação de características fisiológicas de crescimento e de partição de assimilados ao longo do desenvolvimento vegetal, em estudos relacionados à ecofisiologia vegetal, constitui importante ferramenta.

Perante o exposto, o trabalho objetivou avaliar comparativamente o crescimento, a partição de assimilados e a expressão do vigor de sementes de plantas de centeio submetidas ao alagamento durante o desenvolvimento.

3.2 Material e Métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação modelo capela, disposta na direção norte-sul, revestida de policarbonato e dotada de controle de temperatura e umidade relativa do ar, com localização geográfica de 31°52' S e 52°21' W, na Universidade Federal de Pelotas.

Foram utilizadas sementes de centeio cultivar BRS Serrano, cuja semeadura foi efetuada em 25/05/2012. As sementes foram dispostas para germinar e se

desenvolver em vasos de polietileno preto de capacidade 14 litros contendo substrato solo do horizonte A1 de um Planossolo Háplico Eutrófico solódico, pertencente à unidade de mapeamento Pelotas (STRECK et al., 2008), previamente corrigido, de acordo com análise prévia do solo e baseado no Manual de Adubação (CQFS RS/SC, 2004). Em cada vaso, foram mantidas quatro plantas de centeio.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com seis repetições e três tratamentos. Os tratamentos consistiram em períodos de alagamento do solo, sendo adotados os períodos: a) T1 = ausência de alagamento - o solo foi mantido na capacidade de campo; b) T2 = solo submetido a um alagamento por três dias, sendo estabelecido na fase vegetativa aos 51 dias após a semeadura; c) T3 = solo submetido a dois períodos de alagamento, o primeiro estabelecido na fase vegetativa aos 51 dias após a semeadura durante o perfilhamento e o segundo aos 81 dias após semeadura durante a fase de emborrachamento.

Para possibilitar o estabelecimento dos tratamentos, os vasos de polietileno contendo solo foram perfurados na parte inferior para facilitar a drenagem do excesso de água e a manutenção da capacidade de campo do solo. A capacidade de campo foi determinada a partir da metodologia da mesa de tensão (EMBRAPA, 1997). A partir da definição da capacidade de campo, foi definido o volume de água necessário para o estabelecimento do alagamento por um período de três dias, sendo mantida uma lâmina de 20 mm de água sobre a superfície do solo através do encaixe de um segundo vaso de polietileno preto sem perfurações sob os vasos contendo solo, visando evitar trocas gasosas e a aeração do solo. Para a drenagem do solo encharcado, procedeu-se a retirada do vaso sem perfurações, permitindo a drenagem da água até a capacidade de campo. No tratamento T1 não houve o encaixe do segundo vaso.

As avaliações foram efetuadas no material obtido em de coletas sucessivas dos dados primários de crescimento, a intervalos regulares de quatorze dias após a emergência, durante todo o ciclo de desenvolvimento das plantas. Em cada coleta, as plantas foram cortadas rente ao solo, separadas em órgãos (folhas, caule, raízes e espigas) e acondicionados em envelopes de papel pardo separadamente. Para a obtenção da matéria seca, o material foi transferido para estufa de ventilação forçada, a temperatura de 70 ± 2 °C, por 72 horas.

A área foliar (A_f) foi determinada com medidor de área Licor modelo LI-3100 e o índice de área foliar (L) calculado pela fórmula: $L = A_f/S_t$, sendo A_f a área foliar e S_t a superfície de canteiro ocupada pela planta. Os dados primários de matéria seca total acumulada (W_t) foram ajustados pela equação logística simples: $W_t = W_m / (1 + Ae^{-Bt})$, sendo “ W_m ” a estimativa assintótica do crescimento máximo, “ A ” e “ B ” constantes de ajustamento, “ e ” a base natural de logaritmo neperiano e “ t ” o tempo em dias após a emergência (RICHARDS, 1969). Os valores instantâneos da taxa de produção de matéria seca (C_t) foram determinados por meio de derivadas das equações ajustadas da matéria seca total (W_t) em relação ao tempo (RADFORD, 1967). Para a determinação dos valores instantâneos da taxa de crescimento relativo (R_w) e da taxa de crescimento relativo de área foliar (R_a) foram empregadas às equações: $R_w = 1/W_t \cdot d_w/d_t$ e $R_a = 1/A_f \cdot dA_f/d_t$. Os valores instantâneos da taxa assimilatória líquida (E_a), a razão de área foliar (F_a), a razão de massa foliar (F_w) e a área foliar específica (S_a) foram estimados por meio das equações: $E_a = 1/A_f \cdot d_w/d_t$; $F_a = A_f/W_t$; $F_w = W_f/W_t$; $S_a = A_f/W_f$ conforme Radford (1967) e o índice de colheita (H_i) determinado pela equação $H_i = W_e/W_t$, sendo W_e corresponde à massa seca de espigas e o W_t a matéria seca total da planta. A partição de matéria seca entre as diferentes estruturas da planta (raízes, colmo, folhas e espigas) ao longo do desenvolvimento das plantas foram determinados, separadamente, a partir da aferição da massa alocada em cada estrutura vegetal seguida pela transformação dos dados primários de alocação de massa seca de cada órgão para porcentagem.

O teste de emergência de plântulas foi conduzido a partir de sementes produzidas em cada época de alagamento, por meio da utilização de seis subamostras de 50 sementes por tratamento, dispostas para germinar em bandejas de polietileno preto contendo solo anteriormente caracterizado, mantido na capacidade de campo conforme metodologia descrita, em ambiente de casa de vegetação. O índice de velocidade de emergência de plântulas foi determinado a partir da contagem diária do número de plântulas emergidas (NAKAGAWA, 1994).

Os dados referentes ao índice de colheita, emergência e índice de velocidade de emergência de plântulas foram submetidos à análise de variância, e no caso em que os valores de F foram significativos, aplicou-se teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Dados de crescimento foram analisados pela equação logística simples pelo fato da técnica de análise de crescimento não atender as

pressuposições básicas da análise de variância, sendo modelo não aditivo e não linear. Além disso, na análise logística, os erros são correlacionados ao longo do tempo e assim não independentes (DIAS & BARROS, 2009). Neste sentido, por constituir-se em dados quantitativos, os dados de crescimento ao longo do desenvolvimento vegetal foram avaliados por meio de análise da tendência das curvas de crescimento (RADFORFD, 1967; BARREIRO et al., 2006).

3.3 Resultados e Discussão

Nos três tratamentos, a matéria seca total (W_t) seguiu tendência logística com elevado coeficiente de determinação ($R^2 \geq 0,91$), sendo incrementadas as diferenças na produção de matéria seca entre plantas dos diferentes períodos de alagamento, ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas de centeio (Figura 1a). Independentemente do período de alagamento do solo, houve inicialmente, crescimento reduzido até os 42 dias após a emergência (DAE) que foi seguido de fase de crescimento pronunciado até os 140 DAE, estágio em que as plantas desenvolvidas em solo mantido na capacidade de campo atingiram a W_t de 687,69 g m⁻², plantas submetidas a um alagamento do solo alcançaram a W_t de 646,83 g m⁻² e àquelas sob ação de dois alagamentos a W_t foi de 545,92 g m⁻².

O crescimento da planta como um todo, em termos de incremento de volume, massa da matéria seca, dimensões lineares e unidades estruturais, é função do armazenamento carbono estrutural (AUMONDE et al., 2011). O reduzido crescimento inicial é comum e pode ser relacionado à baixa absorção de água e de nutrientes, à reduzida área foliar e às baixas taxa de respiração e taxa assimilatória líquida (MONTEITH, 1969), atributos que ao longo do ciclo de desenvolvimento, tendem a incrementar-se, resultando em aumento considerável no crescimento vegetal.

As taxas de produção de matéria seca (C_t) foram inicialmente baixas e corroboraram com reduzido crescimento inicial, verificado pela W_t (Figuras 1a e 1b). Indiferentemente ao período de alagamento do solo, houve a partir dos 42 DAE fase de elevada taxa de produção de matéria seca que atingiu o máximo aos 84 DAE, sendo que as plantas desenvolvidas em solo mantido na capacidade de campo apresentaram melhor desempenho na C_t (12,36 g m⁻² d⁻¹) comparativamente àquelas submetidas a um (11,13 g m⁻² d⁻¹) e a dois alagamentos do solo (8,99 g m⁻² d⁻¹), que

foram similares entre si. Tal ocorrência demonstra que o alagamento do solo, mesmo ocorrendo em diferentes períodos do desenvolvimento das plantas de centeio, altera quantitativo e não temporalmente a taxa de produção de matéria seca.

O aumento na taxa de produção de matéria seca pode ser atribuído, dentro de certos limites, ao aumento da área foliar e do montante de assimilados sintetizados e destinados ao crescimento e ao desenvolvimento vegetal (PEDÓ et al., 2013a).

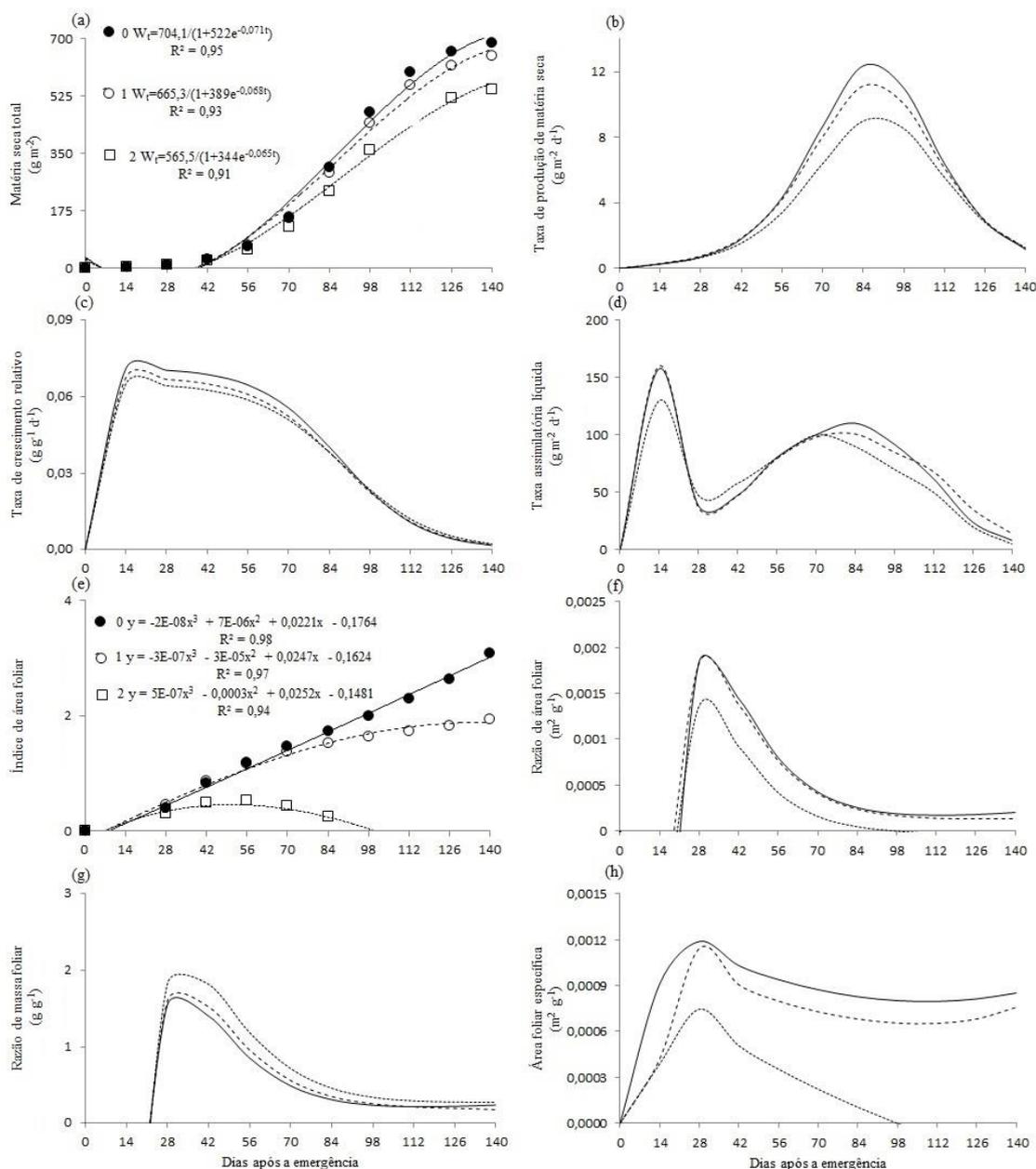


Figura 1. Matéria seca total (a), taxa de produção de matéria seca (b), de crescimento relativo (c), assimilatória líquida (d), índice de área foliar (e), razão de

área foliar (f), massa foliar (g) e área foliar específica (h) de plantas de centeio (*S. cereale* L.) submetido ao alagamento. Sendo: solo na capacidade de campo (—), um (---) e dois alagamentos do solo (-----).

A taxa de crescimento relativo (R_w) demonstrou que todas as plantas, indiferentemente ao tratamento empregado, atingiram os maiores incrementos de matéria seca em relação àquela pré-existente aos 14 DAE, com posterior redução sistemática até o final do ciclo de cultivo (Figura 1c). Plantas mantidas em solo na capacidade de campo apresentaram superiores valores de R_w ($0,070 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) comparativamente àquelas submetidas a um ($0,066 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) e a dois alagamentos do solo ($0,064 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$), respectivamente. Houve evidência de que o alagamento do solo reduz a eficiência no processo de conversão de radiação solar em massa de matéria seca, impedindo que reservas de açúcar e amido sejam depositadas.

A taxa de crescimento relativo tende a ser maior no início do ciclo de desenvolvimento das plantas pelo fato da maior parte da área foliar ser constituída por folhas jovens com elevada capacidade fotossintética e alta taxa de crescimento. Por outro lado, o decréscimo de R_w com o incremento da idade da planta pode ser relacionado ao aumento gradativo de tecidos não fotossintetizantes e elevação da atividade respiratória, oscilações climáticas e ao autossombreamento, conforme observado pelo índice de área foliar (Figura 1e). O decréscimo de R_w , segundo Fontes et al. (2005), está relacionado com o declínio da E_a e da F_a .

A taxa assimilatória líquida (E_a) apresentou dois picos ao longo da ontogenia das plantas de centeio (Figura 1d). O maior pico de E_a aos 14 DAE tanto em plantas mantidas na capacidade de campo quanto naquelas submetidas a um alagamento do solo que atingiram, respectivamente, as taxas assimilatórias líquidas de 157,82 e 160,28 $\text{g m}^2 \text{ d}^{-1}$, que se mantiveram superiores a plantas sob efeito de dois alagamentos do solo com E_a de 130 $\text{g m}^2 \text{ d}^{-1}$. No segundo pico de E_a aos 98 DAE, no estado em que plantas mantidas na capacidade de campo apresentaram superior desempenho de E_a comparativamente àquelas sob efeito de um alagamento do solo. Todavia, plantas mantidas em solo submetido a dois alagamentos atingiram segundo e inferior pico de E_a comparativamente aos demais tratamentos aos 70 DAE.

É possível afirmar que, tanto plantas mantidas na capacidade de campo quanto àquelas expostas ao alagamento do solo, apresentaram curvas de E_a conforme padrão ontogênico. Além disso, percebe-se alteração quantitativa de E_a ao

submeter às plantas a um alagamento do solo e, modificação temporal-quantitativa ao expor plantas de centeio a dois alagamentos do solo, podendo-se inferir que em plantas com maior E_a e que não foram expostas ao alagamento do solo, a diferença entre a fotossíntese e a respiração foi superior comparativamente a plantas sob efeito de tal estresse abiótico (MARENCO & LOPES, 2009). A maior E_a se deve, em parte, ao incremento de área foliar (Figura 1e) e, o segundo pico observado na E_a pode ser explicado pelo aumento da taxa fotossintética das folhas, visando incrementar a biossíntese de compostos carbonados e a alocação de assimilados nas sementes, depósito metabólico preferencial.

Todavia, cabe salientar que a taxa assimilatória líquida não é determinada somente pela taxa fotossintética, também mantém relação à dimensão de área foliar e duração do período vegetativo, distribuição das folhas no dossel e ângulo foliar, translocação e partição de carbono (PEDÓ et al., 2013a), havendo expectativa de maior pico de E_a no início do desenvolvimento das plantas (GONDIM et al., 2008).

O índice de área foliar (L) foi obtido com elevado coeficiente de determinação tanto em plantas mantidas na capacidade de campo quanto naquelas sob efeito do alagamento do solo ($R^2 \geq 0,94$). Até os 14 DAE, o índice de área foliar manteve-se baixo e colaborou para as reduzidas E_a e W_t no referido período, tendo as diferenças entre os valores de índice de área foliar sido incrementadas entre plantas mantidas na capacidade de campo e naquelas sob efeito do alagamento do solo ao longo do desenvolvimento das plantas. Cabe salientar que plantas expostas a dois alagamentos do solo apresentaram o menor índice de área foliar comparativamente àquelas submetidas a um alagamentos do solo e àquelas mantidas na capacidade de campo, fato que foi favorecido pelo drástico processo de senescência e morte foliar, resultando no menor desempenho de crescimento das plantas (Figura 1a e 1d).

A razão de área foliar (F_a) foi máxima no início do desenvolvimento tanto de plantas sob capacidade de campo quanto naquelas mantidas em situação de alagamento do solo (Figura 1f). Os valores máximos de F_a foram atingidos aos 28 DAE com posterior decréscimo sistemático até o final do ciclo de desenvolvimento das plantas, quanto plantas mantidas na capacidade de campo e plantas expostas a um alagamento do solo apresentaram similaridade quanto ao máximo F_a , entretanto, superioridade em relação a plantas de centeio sob efeito de dois alagamentos do solo.

Os maiores valores de F_a no início do desenvolvimento vegetal mantêm relação ao fato da maior parte dos assimilados provenientes do processo fotossintético serem destinados à formação de folhas para a maior captação de radiação solar (AUMONDE et al., 2011). Por outro lado, o decréscimo observado nas curvas de F_a pode ser explicado pelo aumento gradual de tecidos não assimilatórios e também à formação de estruturas reprodutivas, dreno forte e definitivo (PEDÓ et al., 2013; AUMONDE et al., 2011). Neste sentido, a menor F_a indica a redução da área útil de folhas disponíveis ao processo fotossintético, fato que colaborou de forma mais pronunciada para as menores W_t e C_t obtidas por plantas sob efeito de dois alagamentos do solo (Figura 1a e 1b).

A razão de massa foliar (F_w), indiferentemente ao tratamento empregado, foi superior e máxima aos 28 DAE, sendo superior em plantas submetidas a um alagamento comparativamente às demais (Figura 1g). Independentemente ao tratamento empregado, houve decréscimo de F_w ao longo do desenvolvimento das plantas, entretanto, às plantas sob efeito de dois alagamentos do solo sempre mantiveram-se superiores às plantas submetidas a um alagamento do solo ou mantidas na capacidade de campo, que foram similares.

A superior F_w indica maior investimento de alocação de carbono nas folhas, que no início do desenvolvimento vegetal apresentam-se como dreno forte e de alta capacidade mobilizadora de assimilados (AUMONDE et al., 2011). Por outro lado, a redução de F_w pode ser explicada pelo fato de ao longo do ciclo vegetal e com a formação de estruturas reprodutivas, as folhas perdem a preferencialidade do investimento de assimilados e passam a exportar compostos alocados para órgãos destinados à perpetuação da espécie (MARENCO & LOPES, 2009; PEDÓ et al., 2013b).

A área foliar específica (S_a) foi máxima aos 28 DAE e superior em plantas mantidas na capacidade de campo e sob efeito de um alagamento do solo, comparativamente as demais (Figura 1h). Tal ocorrência demonstra que plantas expostas a maiores períodos de alagamento do solo apresentam folhas menores, porém, mais espessas comparativamente àquelas mantidas na capacidade de campo ou sob efeito de menores períodos de alagamento do solo. Cabe salientar que, tanto S_a quanto F_a demonstram tendência negativa a partir dos 98 DAE, fato que reflete da elevada senescência e morte foliar, conforme evidenciado pela

redução drástica do índice de área foliar a partir do referido período de desenvolvimento das plantas de centeio.

A partição de matéria seca entre as diferentes estruturas de plantas de centeio foram alteradas quantitativamente em plantas sob efeito do alagamento do solo, comparativamente as plantas mantidas na capacidade de campo (Figura 2).

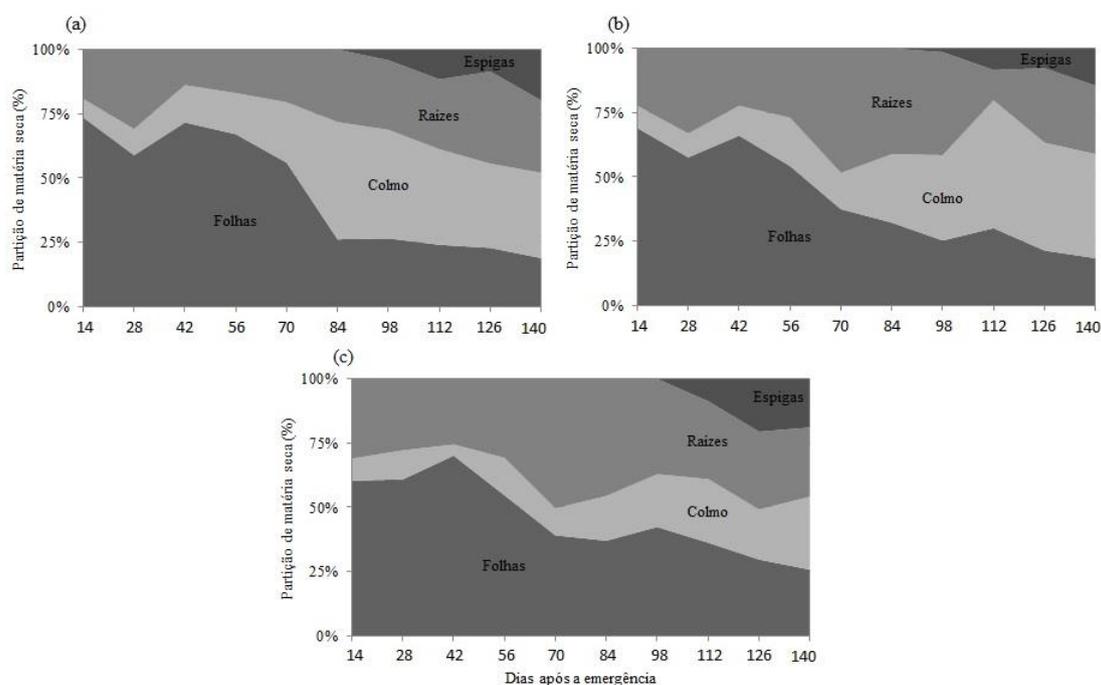


Figura 2. Partição de matéria seca entre diferentes estruturas de plantas de centeio (*S. cereale* L.) mantidas em solo na capacidade de campo (sem - **a**) e em solo alagado (um alagamento - **b**; e, dois alagamentos - **c**).

As plantas mantidas na capacidade de campo apresentaram a distribuição de assimilados ao longo do desenvolvimento, sendo folhas as estruturas responsáveis pela maior alocação de assimilados até os 84 DAE, seguidas por colmos e raízes (Figura 2a). Com o surgimento das espigas, aos 84 DAE, houve modificação do dreno metabólico preferencial onde estas unidades contendo sementes passaram a atuar como dreno forte e definitivo na importação de assimilados sintetizados nas folhas ou alocados em outras estruturas da planta.

Plantas submetidas a um e a dois alagamentos do solo, embora tenham, inicialmente, apresentado maior alocação de carbono nas folhas, também apresentaram maior contribuição das raízes na composição da matéria seca total (Figura 2b e 2c). O maior acúmulo de massa seca nas raízes pode ser devido à produção de novas raízes, sendo estas capazes de retomar a função perdida pelo

sistema de raízes original, substituindo-o (JACKSON & DREW, 1984). Por outro lado, plantas sob ação de um período de alagamento do solo atingiram o máximo acúmulo de matéria seca aos 118 DAE e mantiveram-se superiores, comparativamente àquelas expostas a dois períodos de alagamento do solo. Tal fato pode ter contribuído para o menor direcionamento e alocação de matéria seca em espigas de plantas submetidas a um período de alagamento em relação àquelas sob ação de dois períodos de alagamento do solo.

O índice de colheita (H_i) e a emergência de plântulas (E) foram superiores nas plantas mantidas na capacidade de campo ou submetidas a um alagamento do solo, comparativamente a plantas expostas a dois alagamentos do solo (Tabela 1). Por outro lado, o índice de velocidade de emergência de plântulas (IVE) foi superior nas plantas matrizes mantidas na capacidade de campo em comparação a plantas sob efeito dos períodos de alagamento do solo.

Tabela 1. Índice de colheita (H_i), emergência (E) e índice de velocidade de emergência (IVE) de plântulas de centeio (*S. cereale* L.) oriundas de plantas mantidas na capacidade de campo e sob efeito de períodos de alagamento do solo.

Tratamentos	H_i	E (%)	IVE
Capacidade de campo	0,093a*	99a	9,79a
Um alagamento	0,081a	96a	9,26ab
Dois alagamentos	0,031b	88b	8,56b
CV(%)	10,69	2,13	6,64

*Médias seguidas da mesma letra na coluna não diferenciam entre si pelo teste de Tukey, a 5 % de probabilidade.

A redução do índice de colheita permite inferir que plantas submetidas ao estresse abiótico alagamento do solo, apresentam menor alocação de carbono em sementes em relação à matéria seca total alocada na planta, fato que colabora para a redução do potencial fisiológico das sementes. A menor alocação de matéria seca mantém relação à redução de eficiência em diferentes processos fisiológicos e bioquímicos ocasionados pela diminuição ou ausência de oxigênio no solo, que afeta a respiração e conduz ao processo fermentativo, resultando na menor quantidade de energia disponível para o crescimento e desenvolvimento (TAIZ & ZEIGER, 2013).

Por outro lado, tanto o teste de emergência quanto o índice de velocidade de emergência de plântulas demonstram redução da expressão do vigor de sementes naquelas originadas a partir de matrizes mantidas sob efeito de dois períodos de alagamento do solo, comparativamente a plantas mantidas na capacidade de campo. Neste sentido, o vigor mantém relação ao adequado funcionamento das diferentes estruturas celulares formadas durante o desenvolvimento da semente, à adequada deposição de reservas e ao efeito do ambiente, sendo que ambientes desfavoráveis ao desenvolvimento da semente e da matriz, conduzem à diminuição do vigor e do potencial fisiológico das sementes (PESKE et al., 2012).

De maneira geral e comparativa, plantas de centeio não submetidas ao alagamento do solo tiveram maior W_t , C_t , H_i e IVE comparativamente às plantas sob efeito de dois alagamentos do solo, que apresentaram desproporcionalidade na partição de carbono entre as diferentes estruturas. Desse modo, o alagamento do solo por maiores períodos, altera negativamente características de crescimento e de partição de assimilados em plantas de centeio, influenciando características produtivas e na qualidade de sementes.

3.1 Conclusões

Plantas de centeio sob ação de dois períodos de alagamento do solo apresentam alteração acentuada no crescimento e na partição de assimilados ao longo do ciclo de desenvolvimento, com redução no índice de colheita em relação a plantas mantidas na capacidade de campo. A expressão do vigor de sementes é negativamente afetada em plantas matrizes submetidas ao alagamento do solo.

4 Capítulo III

Efeito do alagamento do solo no crescimento, partição de assimilados e na expressão do vigor de sementes de trigo

4.1 Introdução

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é planta da família Poaceae, amplamente cultivada durante o inverno da região sul brasileira e área cultivada de aproximadamente 2,1 milhões hectares atingindo a produtividade de 2,5 t ha⁻¹ e produção de 5,3 milhões toneladas, enquanto, a produtividade brasileira é de 2,5 t ha⁻¹ (CONAB, 2014).

O Rio Grande do Sul apresenta diferentes agroecossistemas, entre eles o de várzea, que engloba cerca de 20% do território gaúcho e responde ao equivalente de 5.400.000 hectares (MARCHEZAN et al., 2002). Atualmente, estas áreas de produção são utilizadas para o cultivo de arroz irrigado e pecuária extensiva de corte. Neste sentido, o melhor aproveitamento destas áreas com a diversificação de culturas é preponderante para o incremento da produção de alimentos, que é uma realidade crescente.

Os solos de várzea da classe dos planossolos, apresentam adensamento no horizonte B e percolação profunda de água desprezível (BAMBERG et al., 2009), reduzida porosidade e elevada incidência de alagamento em períodos chuvosos associados à alta energia de retenção da água no solo durante períodos de clima seco (PAULETTO et al., 2004). Devido às suas características físicas, que refletem na drenagem inadequada e que conduzem a condições de hipoxia e ao processo fermentativo, limita o crescimento e o desenvolvimento de diversas culturas de sequeiro e pode refletir em perdas de produtividade e qualidade de sementes. Neste sentido, devido ao trigo possuir elevada importância econômica e elevado grau de adaptabilidade (BIUDES et al., 2009), pode ser alternativa para utilização em áreas de solo de várzea maximizando seu uso.

A análise de crescimento constitui método acessível, preciso e utilizado com a finalidade de avaliar o crescimento vegetal por descrever mudanças na produção vegetal em função do tempo, o que não é possível com o simples registro do rendimento, sendo fundamental para avaliação do desempenho ou para a caracterização do crescimento e desenvolvimento de plantas (URCHEI et al., 2000). Esta técnica permite inferir de forma simples e a baixo custo, a contribuição de diferentes processos fisiológicos sobre o comportamento vegetal e consiste no primeiro passo para a interpretação e a análise de produção primária, sendo importante ferramenta no estudo do comportamento da planta sob diferentes condições de ambiente e de manejo (AUMONDE et al., 2013).

Neste contexto, este trabalho teve como objetivo analisar comparativamente o crescimento e a expressão do vigor de sementes de plantas de trigo submetidas a períodos de alagamento durante o ciclo de desenvolvimento.

4.2 Material e Métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação modelo capela, disposta no sentido norte-sul, revestida de policarbonato e dotada de controle de temperatura e umidade relativa do ar, com localização geográfica de 31°52' S e 52°21' W, na Universidade Federal de Pelotas.

Foram utilizadas sementes da cultivar de trigo Fundacep Bravo, cuja semeadura foi efetuada em 25/05/2012. As sementes foram dispostas para germinar e se desenvolver em vasos de polietileno preto de 14 litros contendo como substrato solo do horizonte A1 de um Planossolo Háplico Eutrófico Solódico, pertencente à unidade de mapeamento Pelotas (STRECK et al., 2008), previamente corrigido, de acordo com análise prévia do solo e baseado no Manual de Adubação (CQFS RS/SC, 2004). Em cada vaso, foram mantidas em cada experimento quatro plantas de trigo.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com seis repetições e três tratamentos. Os tratamentos consistiram em períodos de alagamento do solo, sendo adotados para o trigo os períodos: T1 = ausência de alagamento - o solo mantido na capacidade de campo; T2 = solo submetido a dois alagamentos por três dias, sendo o primeiro estabelecido na fase vegetativa aos 45 dias após a emergência, durante o perfilhamento e o segundo alagamento aos 75

dias após a emergência, durante o a fase de emborrachamento e T3 = solo submetido a três períodos de alagamento, sendo o primeiro estabelecido na fase vegetativa aos 45 dias após a emergência durante o perfilhamento, o segundo alagamento aos 75 dias após emergência durante o a fase de emborrachamento e o terceiro estabelecido aos 116 dias após a emergência, durante a fase de enchimento das sementes.

Para possibilitar o estabelecimento dos tratamentos, os vasos de polietileno contendo solo foram perfurados na parte inferior para facilitar a drenagem do excesso de água e a manutenção da capacidade de campo do solo. A capacidade de campo foi determinada a partir da metodologia da mesa de tensão (EMBRAPA, 1997). A partir da definição da capacidade de campo, foi definido o volume de água necessário para o estabelecimento do alagamento por um período de três dias, sendo mantida uma lâmina de 20 mm de água sobre a superfície do solo através do encaixe de um segundo vaso de polietileno preto sem perfurações sobre os vasos contendo solo, visando evitar trocas gasosas e a aeração do solo. Para a drenagem do solo encharcado, procedeu-se a retirada do vaso sem perfurações, permitindo a drenagem da água até a capacidade de campo. No tratamento T1 não houve o encaixe do segundo vaso.

As avaliações foram efetuadas por meio de coletas sucessivas, a intervalos regulares de quatorze dias após a emergência, durante todo o ciclo do genótipo. Em cada coleta, as plantas foram cortadas rente ao solo, separadas em órgãos (folhas, caule, raízes e espigas) e acondicionados em envelopes de papel pardo separadamente. Para a obtenção da matéria seca, o material foi transferido para estufa de ventilação forçada a temperatura de 70 ± 2 °C, até massa constante.

A área foliar (A_f) foi determinada com medidor de área Licor modelo LI-3100 e o índice de área foliar (L) calculado pela fórmula: $L = A_f/S_t$, sendo A_f a área foliar e S_t a superfície de canteiro ocupada pela planta. Os dados primários de matéria seca total acumulada (W_t) foram ajustados pela equação logística simples: $W_t = W_m / (1 + Ae^{-Bt})$, sendo “ W_m ” a estimativa assintótica do crescimento máximo, “ A ” e “ B ” constantes de ajustamento, “ e ” a base natural de logaritmo neperiano e “ t ” o tempo em dias após a emergência (RICHARDS, 1969). Os valores instantâneos da taxa de produção de matéria seca (C_t) serão determinados por meio de derivadas das equações ajustadas da matéria seca total (W_t) em relação ao tempo (RADFORD, 1967). Para a determinação dos valores instantâneos da taxa de

crescimento relativo (R_w) foi empregada à fórmula: $R_w = 1/W_t \cdot d_w/d_t$. Os valores instantâneos da taxa assimilatória líquida (E_a), a razão de área foliar (F_a), a razão de massa foliar (F_w) e a área foliar específica (S_a) foram estimados por meio das equações: $E_a = 1/A_f \cdot d_w/d_t$; $F_a = A_f/W_t$; $F_w = W_f/W_t$; $S_a = A_f/W_f$ conforme Radford (1967) e o índice de colheita (H_i) determinado pela equação $H_i = W_e/W_t$, onde W_e corresponde à massa seca de espigas e o W_t a matéria seca total da planta. A partição de matéria seca entre as diferentes estruturas da planta (raízes, colmo, folhas e espigas) ao longo do desenvolvimento das plantas foram determinados, separadamente, a partir da aferição da massa alocada em cada estrutura vegetal seguida pela transformação dos dados primários de alocação de massa seca de cada órgão para porcentagem.

O teste de emergência de plântulas foi conduzido a partir de sementes produzidas em cada época de alagamento, por meio da utilização de quatro subamostras de 50 sementes por tratamento, dispostas para germinar em bandejas de polietileno preto contendo solo acima caracterizado, mantido na capacidade de campo conforme metodologia descrita, em ambiente de casa de vegetação. O índice de velocidade de emergência de plântulas foi determinado a partir da contagem diária do número de plântulas emergidas do substrato (NAKAGAWA, 1994). Ao final do teste de emergência foram avaliados, separadamente, a área foliar e a matéria seca de folhas, caule e raízes pela aferição da massa de oito amostras de 10 plântulas.

Os dados referentes ao índice de colheita, à emergência e índice de velocidade de emergência de plântulas foram submetidos à análise de variância, e quando os valores de F foram significativos, aplicou-se teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Dados de crescimento foram analisados pela equação logística simples pelo fato da técnica de análise de crescimento não atender as pressuposições básicas da análise de variância, sendo modelo não aditivo e não linear. Além disso, na análise logística, os erros são correlacionados ao longo do tempo e assim não independentes (DIAS & BARROS, 2009). Neste sentido, por constituir-se em dados quantitativos, os dados de crescimento ao longo do desenvolvimento vegetal devem ser avaliados por meio de análise da tendência das curvas de crescimento (BARREIRO et al., 2006).

4.3 Resultados e Discussão

A matéria seca total (W_t) de plantas de trigo desenvolvidas em solo mantido sob capacidade de campo e expostas ao alagamento ajustou-se a tendência logística com elevado coeficiente de determinação (Figura 1a). Independentemente ao período de alagamento empregado, houve lento crescimento inicial das plantas até os 42 dias após a emergência das plântulas (DAE), seguido por período de rápido crescimento até os 126 DAE, quando plantas submetidas a três alagamentos do solo apresentaram pior desempenho na alocação de carbono com $546,63 \text{ g m}^{-2}$ comparativamente àquelas mantidas na capacidade com $665,73 \text{ g m}^{-2}$ e sob efeito de dois alagamentos do solo com $656,58 \text{ g m}^{-2}$ e que foram similares entre si.

O reduzido crescimento inicial é comum e pode ser explicado pela baixa absorção de água e de nutrientes, pequena área foliar e pelas reduzidas taxas de respiração e assimilatória líquida durante o período inicial de desenvolvimento (MONTEITH, 1969). Neste sentido, o crescimento como um todo, em termos de aumento de volume, matéria seca, dimensões lineares ou unidades estruturais, é função do armazenamento de carbono estrutural (AUMONDE et al., 2011). Por outro lado, plantas sob ação do encharcamento do solo apresentam redução na síntese e na alocação de proteínas, com ação negativa na atividade enzimática (ZABALZA et al., 2009; CHRISTIANSON et al., 2010). Ainda, ocasiona aumento da produção e no acúmulo de espécies reativas de oxigênio, devido aos estímulos ambientais aos quais as plantas estão expostas. Essas moléculas tem a capacidade de oxidar lipídeos, proteínas e ácidos nucléicos (AZEVEDO NETO et al., 2006) e pode ser um fator limitante quanto a sobrevivência das plantas.

A taxa de produção de matéria seca (C_t) em plantas de trigo foi alterada pelos diferentes períodos de alagamento (Figura 1b). Plantas mantidas em solo na capacidade de campo ou submetidas a dois alagamentos do solo atingiram as máximas C_t aos 98 DAE, enquanto, plantas sob efeito de três alagamentos do solo atingiram o maior valor de C_t aos 84 DAE. Além disso, plantas foram expostas ao alagamento do solo apresentaram menores valores de taxa de produção de matéria seca. É possível inferir que dois períodos de alagamento do solo promoveram alteração quantitativa negativa na quantidade de matéria seca produzida por unidade de tempo, enquanto, àquelas submetidas ao estresse mais severo de três

alagamentos do solo apresentaram redução temporal-quantitativa neste atributo de crescimento comparativamente àquelas mantidas na capacidade de campo.

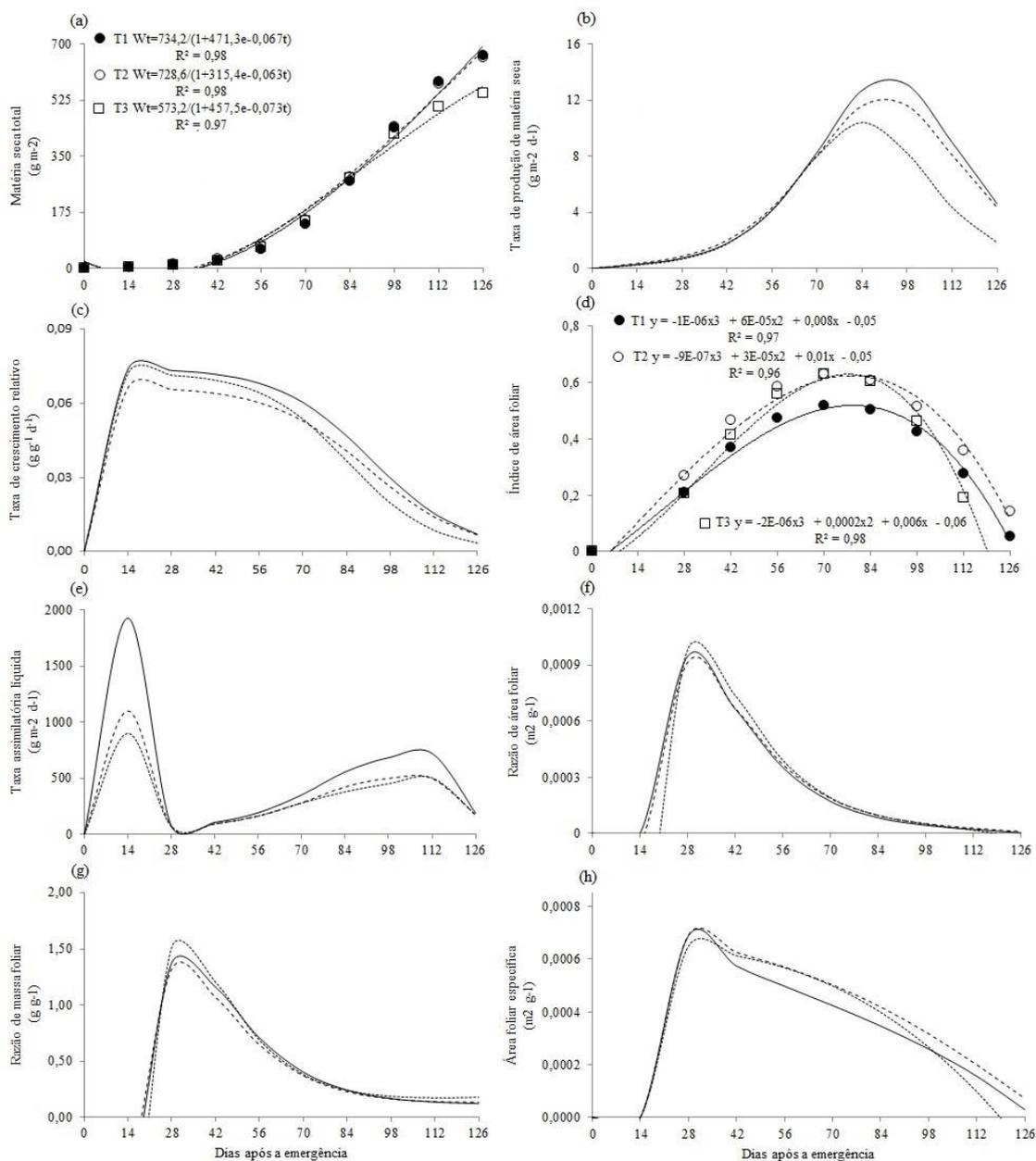


Figura 1. Matéria seca total (a), taxa de produção de matéria seca (b), de crescimento relativo (c), assimilatória líquida (d), índice de área foliar (e), razão de área foliar (f), massa foliar (g) e área foliar específica (h) de plantas de trigo (*T. aestivum* L.) submetido ao alagamento. Sendo: solo na capacidade de campo (—), dois (---) e três alagamentos do solo (-----).

O aumento da taxa de produção de matéria seca pode manter relação, dentro de certos limites, ao aumento da área foliar e do montante de fotoassimilados sintetizados e particionados entre os diferentes órgãos da planta (LOPES & MAESTRI, 1973). Enquanto, a redução quantitativa ou temporal-quantitativa da taxa de produção de matéria seca pode estar relacionada ao efeito estressor proporcionado pela hipoxia ocasionada pelo alagamento sobre diferentes processos fisiológicos e bioquímicos relacionados ao crescimento e ao desenvolvimento vegetal. Isto porque, o alagamento do solo altera características físico-químicas do solo e impede as trocas gasosas entre o sistema radicular e o espaço poroso do solo e limita a disponibilidade de oxigênio (MIELKE et al., 2003), reduzindo a atividade metabólica e a translocação de assimilados (DREW, 1997), diminuindo assim a massa seca acumulada em períodos de condição de estresse.

A taxa de crescimento relativo (R_w) foi máxima e similar aos 14 DAE em plantas mantidas sob capacidade de campo quanto naquelas submetidas a dois alagamentos do solo, todavia, plantas sob efeito de três alagamentos do solo apresentaram desempenho inferior de R_w em relação àquelas dos demais tratamentos (Figura 1c). Houve tendência de decréscimo sistemático de R_w ao longo do ciclo de desenvolvimento em todos os tratamentos, quando plantas mantidas em solo sob capacidade de campo atingiram maiores valores comparativamente àquelas sob efeito de dois e de três alagamentos do solo, que apresentaram inversão nos valores de R_w a partir dos 70 DAE tendo plantas submetidas a três alagamentos do solo apresentado valores intermediários de R_w .

Desse modo, é possível verificar que o alagamento do solo influenciou na capacidade de acúmulo de massa seca em relação àquela pré-existente. Contudo, a elevada R_w no início da ontogenia das plantas se relaciona a maior parte da área foliar da planta ser constituída por folhas jovens com elevada capacidade fotossintética e com alta taxa de crescimento. Por outro lado, o decréscimo de R_w com a idade da planta é resultado, em parte, do aumento gradativo de tecidos não fotossintetizantes com o desenvolvimento da planta, devido à elevação da atividade respiratória, às variações nas condições climáticas (LOPES et al., 1986) e ao autossombreamento que pode ser evidenciado pelo aumento do índice de área foliar (Figura 1d).

O índice de área foliar (L) ajustou-se a tendência cúbica com elevado coeficiente de determinação em plantas mantidas em solo na capacidade de campo

e expostas ao alagamento do solo ($R^2 \geq 0,96$) (Figura 1d). Plantas mantidas em solo na capacidade de campo atingiram o maior L aos 70 DAE com posterior decréscimo, assim como àquelas expostas ao alagamento do solo, que foram superiores às plantas mantidas na capacidade de campo. Desse modo, é possível verificar que o alagamento do solo durante a fase vegetativa e reprodutiva de plantas de trigo, promove o incremento da área de solo ocupada por folhas.

A taxa assimilatória líquida (E_a) apresentou dois picos ao longo do desenvolvimento das plantas de trigo mantidas na capacidade de campo e também naquelas sob efeito do alagamento do solo, seguindo o padrão ontogênico esperado (Figura 1e). O maior pico de E_a ocorreu aos 14 DAE para todos os tratamentos, contudo, plantas que se desenvolveram em solo mantido na capacidade de campo apresentaram a superior E_a atingindo $1926,98 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, comparativamente àquelas sob efeito de um alagamento do solo com $1099,52 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ e de dois alagamentos do solo com $900,86 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. A E_a apresentou, novamente, tendência ao acréscimo acentuado a partir dos 84 DAE com pico máximo aos 112 DAE em plantas de todos os tratamentos, sendo superior em plantas mantidas na capacidade de campo em relação àquelas expostas ao referido estresse abiótico. A falta de oxigênio em solos alagados induz a rápida redução da taxa fotossintética devido, principalmente, ao fechamento estomático (PARENT et al., 2008).

Conforme observado, houve atraso quantitativo de E_a em plantas sob ação do alagamento do solo, fato que mantém relação às menores C_t e W_t (Figura 1a e 1b). Neste contexto, existe evidência da redução da eficiência na produção líquida de assimilados ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas de trigo quando estas foram submetidas ao alagamento do solo, podendo-se inferir que em plantas com maior E_a e que não foram expostas ao alagamento do solo, a diferença entre a fotossíntese e a respiração foi maior comparativamente a plantas sob efeito de tal estresse abiótico (MARENCO & LOPES, 2007).

Todavia, cabe salientar que E_a não é determinada somente pela taxa fotossintética, mas também pela dimensão da área foliar, duração do período vegetativo, distribuição das folhas no dossel, ângulo foliar, translocação e partição de assimilados (AUMONDE et al., 2011). E, que no início do ciclo de desenvolvimento, a maior taxa assimilatória em plantas de trigo, é relacionada ao maior investimento de assimilados na formação do aparato fotossintético, visando aumentar a área foliar disponível para a captação de radiação luminosa, na fase

autotrófica do vegetal. Enquanto, a posterior elevação de E_a visa incrementar a biossíntese de compostos carbonados para alocação nas sementes, dreno forte e definitivo (PEDÓ et al., 2013).

A razão de área foliar (F_a), indiferentemente ao tratamento empregado, foi máxima no início do ciclo de desenvolvimento das plantas aos 28 DAE para todos os tratamentos, com posterior tendência de decréscimo até o final do ciclo de cultivo (Figura 1f). Plantas mantidas na capacidade de campo e expostas a três períodos de alagamento do solo mostraram similar e inferior razão de área foliar comparativamente àquelas sob efeito de dois alagamentos do solo.

A partir dos resultados de F_a pode-se inferir que plantas mantidas na capacidade de campo apresentaram menor área foliar útil à fotossíntese. Além disso, no início do desenvolvimento, o aumento acentuado de F_a deve-se ao fato da maior parte dos assimilados ser destinada à formação de folhas visando a maior captação de radiação solar (URCHEI et al., 2000), conforme observado pelo índice de área foliar (Figura 1d). Por outro lado, a forte tendência de decréscimo ao longo do ciclo da espécie, se deve parcialmente, ao aumento gradual de tecidos não assimilatórios e ao surgimento de órgãos reprodutivos, estes últimos, que passam a constituir-se de dreno metabólico preferencial (AUMONDE et al., 2011; PEDÓ et al., 2013a), competindo decisivamente com estruturas vegetativas pelos assimilados produzidos, induzindo a senescência foliar (BRIGHENTI et al., 1993).

A razão de massa foliar (F_w) atingiu o máximo aos 28 DAT, em plantas de todos os tratamentos, com posterior tendência ao decréscimo ao longo do desenvolvimento das plantas (Figura 1g). Plantas sob efeito de três alagamentos do solo atingiram superior razão de massa foliar em relação àquelas mantidas na capacidade de campo e àquelas submetidas a dois alagamentos, respectivamente. Desse modo, atingiram maior alocação de carbono e outros compostos nas folhas, comparativamente às plantas dos demais tratamentos (PEDÓ et al., 2013a).

No início do desenvolvimento vegetal, as folhas jovens possuem alta capacidade mobilizadora de assimilados (AUMONDE et al., 2011). E, ao avançar a ontogenia das plantas, com a formação de estruturas reprodutivas, ocorre a mudança do dreno preferencial quando as folhas deixam de comportar-se como dreno forte e exportam o carbono alocado para as sementes ou frutos (PEDÓ et al., 2013).

A área foliar específica (S_a) foi máxima no início do ciclo de desenvolvimento das plantas de trigo, tanto naquelas mantidas sob capacidade de campo quanto naquelas submetidas a ação do alagamento do solo (Figura 1h). Plantas mantidas na capacidade de campo e àquelas dois períodos de alagamento do solo apresentaram superior e similar área foliar específica comparativamente àquelas expostas a três períodos de alagamento. Contudo, comparativamente a plantas sob capacidade de campo, plantas sob efeito de dois períodos de alagamento do solo apresentaram superiores valores de S_a no período compreendido entre 42 e 84 DAE, enquanto, plantas sob efeito de três alagamentos do solo apresentaram valores superior de S_a dos 42 DAE ao final do ciclo de cultivo. Desse modo, o alagamento do solo proporcionou a formação de folhas com maior área e menos espessas, em plantas de trigo.

A partição de carbono entre as diferentes estruturas de plantas de trigo, tanto em plantas mantidas em solo na capacidade de campo quanto naquelas sob efeito do alagamento do solo, foi alterada ao longo do desenvolvimento das plantas, indicando modificação na preferencialidade do dreno (Figura 2). Para a manutenção das atividades metabólicas, há necessidade de realocação dos carboidratos de reserva, sendo estes cruciais para a tolerância em períodos de alagamento (PARENT et al., 2008).

As plantas mantidas na capacidade de campo apresentaram a partição de carbono esperada ao longo do desenvolvimento, sendo folhas as estruturas responsáveis pela maior alocação de assimilados até os 56 DAE, seguidas por colmos e raízes (Figura 2a). Contudo, com a formação das espigas a partir dos 84 DAE, houve alteração no dreno metabólico preferencial, quando estas estruturas assumiram o papel de dreno forte e definitivo, passando a importar assimilados provenientes do processo de fixação de carbono e a alocar compostos provenientes de estruturas vegetativas.

Houve similaridade na partição de matéria seca entre diferentes órgãos de plantas de trigo mantidas na capacidade de campo e sob efeito de três alagamentos do solo (Figura 2a e 2c). Entretanto, plantas submetidas a dois períodos de alagamento do solo, comparativamente àquelas dos demais tratamentos, apresentaram superior porcentagem de matéria seca alocada em caule aos 70 DAE e, apresentaram aos 98 DAE redução da contribuição da matéria seca de raízes na composição da matéria seca total, com incremento da matéria seca acumulada nas

espigas (Figura 2b). Neste sentido, em plantas sob efeito de dois períodos de alagamento do solo, a redução pontual da porcentagem de matéria seca alocada em raízes pode ter ocorrido em detrimento do incremento da maior translocação de matéria seca para as espigas, visando maior alocação de carbono nas estruturas reprodutivas.

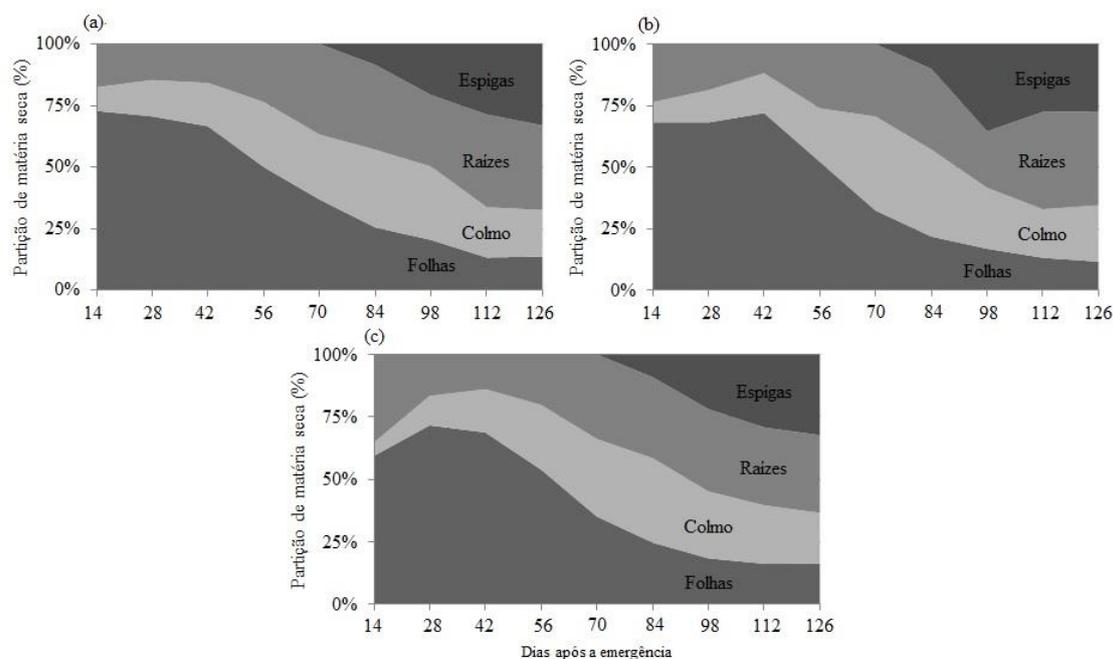


Figura 2. Partição de matéria seca entre diferentes estruturas de plantas de trigo (*T. aestivum* L.) mantidas em solo na capacidade de campo (sem - **a**) e em solo alagado (dois alagamentos - **b**; e, três alagamentos do solo - **c**).

O índice de colheita (H_i) foi superior nas plantas mantidas na capacidade de campo (Tabela 1). Contudo, plantas submetidas a dois e três alagamentos foram similares estatisticamente. Tanto emergência quanto o índice de velocidade de emergência de plântulas em substrato não diferiu entre plântulas originadas de sementes mantidas na capacidade de campo e sob efeito de períodos de alagamento do solo (Tabela 1). É possível verificar que o alagamento do solo, indiferentemente do período de estresse empregado, não foi capaz de alterar a expressão do vigor de sementes de trigo, aferido por meio de atributos relacionados ao processo germinativo. O vigor é constituído por um conjunto de atributos fisiológicos, bioquímicos e citológicos que podem ser alterados no campo, durante o desenvolvimento das sementes, frente à determinada condição ambiental. O vigor da semente mantém relação aos adequados tratamentos culturais e de manejo,

desenvolvimento da planta matriz e da semente (PESKE et al., 2012; MARCOS FILHO, 2005).

Tabela 1. Índice de colheita (H_i), emergência (E), índice de velocidade de emergência (IVE), área foliar (A_f), matéria seca de raiz (W_r) e de parte aérea (W_{pa}) de plântulas de trigo submetido ao alagamento durante o crescimento e o enchimento das sementes. Pelotas, UFPel, 2014

Tratamentos	H_i	E (%)	IVE	A_f (mm ²)	W_r (mg)	W_{pa} (mg)
Ausência de alagamento	0,44a ¹	86a	42,1a	1110a	19,9a	45,4a
Dois alagamento	0,35b	84a	40,9 a	1050a	11,8b	38,6b
Três alagamentos	0,34b	85a	40,5a	890b	11,9b	36,4b
CV(%)	7,37	3,95	5,05	7,23	6,85	5,27

¹Valores com a mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste de Tukey ($\leq 5\%$).

Houve alteração quantitativa entre atributos de crescimento de plântulas originadas de matrizes mantidas na capacidade de campo e, sob efeito do alagamento do solo (Tabela 1). Plantas mantidas na capacidade de campo e submetidas a dois alagamentos do solo resultaram em plântulas com superior área foliar, comparativamente àquelas sob efeito de três alagamentos do solo (Tabela 1). Contudo, plantas que se desenvolveram em solo sob capacidade de campo originaram plântulas com maior matéria seca de raiz e parte aérea, comparativamente a plantas sob efeito de períodos de alagamento do solo (Tabela 1).

Embora o processo germinativo de sementes de trigo não tenha sido influenciado negativamente pelo alagamento do solo, ocorreu alteração na quantidade de assimilados alocados na plântula, fato que mantém relação ao processo de reorganização do sistema de membranas celulares, hidrólise, translocação e acúmulo de carbono na plântula (PESKE et al., 2012). Aliado, a isto é importante destacar que a menor área foliar de plântulas originadas de matrizes expostas a três períodos de alagamento do solo resulta em menor área de captação de energia radiante, podendo influenciar negativamente a fase fotoquímica da fotossíntese e o desempenho competitivo da planta (PEDÓ et al., 2013).

Neste contexto, de modo geral e comparativo, plantas de trigo mantidas na capacidade de campo apresentaram melhor desempenho comparativamente às submetidas ao efeito de três alagamentos do solo, quando atingiram maiores W_t e E_a . A expressão do vigor de sementes, aferida pelo índice de velocidade de emergência, não diferiu entre matrizes mantidas na capacidade de campo e expostas ao alagamento do solo. Entretanto, o alagamento do solo durante dois ou três períodos, resultou na redução da matéria seca de raízes e de parte aérea de plântulas de trigo.

4.4 Conclusões

O crescimento de plantas de trigo é alterado negativamente pelo alagamento do solo, sendo o efeito estressor maior, quanto maior o período do estresse abiótico.

A expressão do vigor de sementes de trigo originadas de plantas alagadas é similar a de sementes de plantas sob efeito do alagamento do solo, embora o crescimento das plântulas seja afetado negativamente pelo referido estresse abiótico.

5 Capítulo IV

Alagamento do solo e altas temperaturas durante a safrinha: crescimento, partição de assimilados e expressão do vigor de sementes de feijão

5.1 Introdução

O Brasil, maior consumidor mundial de feijão, sendo o maior produtor e importador, tem o Rio Grande do Sul como um dos Estados com maior consumo per capita. O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), pertencente à família Fabaceae, apresenta ciclo médio de 90 dias (CTSBF, 2010) e, no Estado do Rio Grande do Sul, a área semeada em 2013 cresceu 4,0% em relação à safra anterior, atingindo produtividade média superior a 1,2 t ha⁻¹ (CONAB, 2013). Contudo, o Estado apresenta grande variabilidade climática, especialmente em relação à quantidade e distribuição da precipitação pluvial. Nestes casos, a época de semeadura, definida pelo zoneamento ecológico da cultura, é muitas vezes antecipada ou retardada pelos agricultores (RIBEIRO et al., 2008; CONAB, 2013).

O estresse imposto pela saturação hídrica do solo provoca alterações morfoanatômicas e fisiológicas na planta. Nestas condições, em plantas de feijão há um desequilíbrio na produção e distribuição de fotoassimilados, devido à redução da eficiência na captação de energia solar (DIDONET & SILVA, 2004). Em feijão, o excesso de água durante o florescimento pode provocar reduções de até 60 % na produção de sementes (SILVA et al., 2006).

Em regiões com solos alagados, a difusão de gases é afetada negativamente (JACKSON & COLMER, 2005), reduzindo os níveis de oxigênio (FRIES et al., 2007). Tais condições provocam o desvio do metabolismo aeróbio para o anaeróbio o que reflete no baixo rendimento energético (KOLB & JOLY, 2009). Esta modificação metabólica induz ao aumento da síntese de enzimas que utilizam o piruvato como substrato para produzir lactato e etanol (SHINGAKI-WELLS et al., 2011) acarretando prejuízo no crescimento e ao metabolismo radical (AMARANTE et al., 2007) e

redução na absorção de nutrientes pelas raízes (PIRES et al., 2002). Afetando negativamente a morfologia e o crescimento de variadas espécies.

Altas temperaturas do ar também representam um fator limitante para a exploração comercial do feijão (HOFFMANN JUNIOR et al., 2007). Períodos consecutivos de alta temperatura podem acarretar danos ao desenvolvimento da cultura (BARBANO et al., 2001), principalmente sobre o florescimento e a frutificação, sendo fator determinante na produção por influenciar o abortamento de flores e a formação de vagens (DIDONET et al., 2002).

Os cultivos de safrinha, em janeiro e fevereiro, tem apresentado tendência ao incremento em pequenas propriedades, visando incremento de renda. Entretanto, cultivos realizados neste período podem estar propensos ao alagamento do solo imposto em breves períodos de tempo, devido a saturação hídrica decorrente de altas precipitações pluviais, principalmente em regiões dotadas de solo do tipo planossolo com horizonte B textural (STRECK et al., 2008). Além disso, altas temperaturas, características da estação, podem afetar negativamente a cultura e, a performance de crescimento vegetal, que é de interesse para a produção de sementes de alta qualidade.

Perante o exposto, o presente trabalho teve como objetivo analisar o crescimento, a partição de assimilados e a expressão do vigor de sementes de plantas de feijão submetidas a períodos de alagamento do solo e a altas temperaturas, cultivadas na safrinha.

5.2 Material e Métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação modelo capela, disposta na direção norte-sul, em área experimental do Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal de Pelotas, Capão do Leão, RS. O clima da região caracteriza-se por ser temperado com chuvas bem distribuídas e verão quente, sendo do tipo Cfa pela classificação de Köppen.

Foram utilizadas sementes de feijão, genótipo IPR Tuiuiú, dispostas para germinar em vasos de polietileno preto com capacidade de 12 litros contendo substrato solo do horizonte A1 proveniente de Planossolo Háplico Eutrófico Solódico, previamente corrigido de acordo com análise de solo e baseado no Manual de Adubação (CQFS RS/SC, 2004).

As plantas foram cultivadas durante os meses de janeiro a março de 2014, período da safrinha para a cultura. Segundo as normais climáticas referentes ao período de 1971-2000, os valores médios da temperatura máxima do ar são 28,2; 27,9 e 26,9°C para os meses de janeiro, fevereiro e março respectivamente (dados disponíveis mais recentes para a região). No período do experimento, as temperaturas médias das máximas foram de 30,5; 29,0 e 26,2°C para os meses de janeiro, fevereiro e março, respectivamente. Ainda, dados de temperatura, obtidos por termômetro localizado dentro da casa de vegetação, indicaram valores de temperatura média das máximas de 39°C no período das avaliações.

No estágio de desenvolvimento V4 (CTSBF, 2010) das plantas, foram aplicadas os períodos de alagamento do solo, correspondentes a oito; 16 e 24 horas de alagamento. Um tratamento adicional foi representado pela manutenção da capacidade de campo, a qual foi determinada a partir da metodologia da mesa de tensão (EMBRAPA, 1997). A condição de alagamento foi efetuada de forma a manter uma lâmina de 20 mm de água sobre a superfície do solo por meio do encaixe de um segundo vaso de polietileno preto sem perfurações sobre os vasos contendo solo, visando evitar trocas gasosas e a aeração do solo. Para a drenagem do solo encharcado, procedeu-se a retirada do vaso sobreposto sem perfurações ao vaso perfurado, permitindo a drenagem da água até a capacidade de campo.

Para a obtenção dos dados primários de crescimento de área foliar e massa da matéria seca, foram efetuadas coletas sucessivas a intervalos regulares de tempo de sete dias ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas. Em cada coleta, as plantas foram cortadas rente ao solo, separadas em órgãos (folhas, caule, raízes e vagens se presentes) e acondicionados em envelopes de papel pardo separadamente. Para a obtenção da matéria seca, o material foi transferido para estufa de ventilação forçada, a temperatura de 70 ± 2 °C, por 72 horas.

A área foliar (A_f) foi determinada com medidor de área Licor modelo LI-3100 e o índice de área foliar (L) calculado pela fórmula: $L = A_f/S_t$, sendo S_t a área superficial do vaso ocupada pela planta. Os dados primários de matéria seca total acumulada (W_t) foram ajustados pela equação logística simples, $W_t = W_m/(1+A e^{-Bt})$, sendo W_m a estimativa assintótica do crescimento máximo, A e B constantes de ajustamento, e a base natural de logaritmo neperiano e t o tempo em dias após a semeadura (RICHARDS, 1969). Os dados primários de área foliar (A_f) foram ajustados por meio de polinômios ortogonais (RICHARDS, 1969). O valor

instantâneo da taxa de produção de matéria seca (C_t) foi obtido por meio da derivada da equação ajustada da matéria seca total (RADFORD, 1967). Para determinação do valor instantâneo da taxa de crescimento relativo (R_w) e assimilatória líquida (E_a) foram empregadas às equações: $R_w=1/W_t.d_W/d_t$ e $E_a=1/A_f.d_W/d_t$, conforme Radford (1967).

A eficiência de conversão da energia solar (ξ) foi determinada pela equação ξ (%) = $(100.C_t.\delta)/R_a$, sendo o R_a o valor médio da radiação solar incidente ($\text{cal m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) quatorze dias anteriores ao C_t correspondente, e δ valor calorífico de 3800 cal g^{-1} citado por Cuesta et al. (1995).

A partição de matéria seca entre os diferentes órgãos (raízes, caule, folhas e vagens) ao longo do desenvolvimento das plantas foram determinados, separadamente, a partir da aferição da massa alocada em cada estrutura vegetal seguida pela transformação dos dados primários de alocação de massa seca de cada órgão para porcentagem. O índice de colheita (H_i) determinado pela equação $H_i = W_{fv}/W_t$, sendo W_{fv} corresponde à massa seca de vagem e o W_t a matéria seca total da planta.

Ao final do ciclo de desenvolvimento, procedeu-se a coleta das sementes e sendo estas utilizadas para o teste de emergência de plântulas. O referido teste foi conduzido por meio da utilização de oito subamostras de 50 sementes de cada tratamento, as quais foram dispostas para germinar em bandejas de polietileno preto contendo solo acima caracterizado, mantido na capacidade de campo e em casa de vegetação. Aos 21 dias após a semeadura foram avaliadas: (a) emergência de plântulas e (b) índice de velocidade de emergência de plântulas, determinado a partir da contagem diária do número de plântulas emergidas do substrato (NAKAGAWA, 1994). Ao final do teste de emergência foram avaliados, separadamente, a área foliar e a matéria seca de folhas, caule e raízes pela aferição da massa de oito amostras de 10 plântulas.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizados com três repetições, distribuídos num fatorial 4 x 10 (condições de alagamento e épocas de coleta), sendo efetuada aleatorização semanal. Os dados referentes ao índice de colheita, à emergência e índice de velocidade de emergência de plântulas, área foliar e matéria de órgãos foram submetidos à análise de variância, e sendo os valores de F significativos, aplicou-se teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Dados primários de matéria seca total, área foliar, matéria seca de parte folhas, raízes,

caule e vagens foram submetidos à análise de variância, sendo dados referentes à análise de crescimento, analisados pela equação logística simples (RADFORD, 1967).

5.3 Resultados e Discussão

A produção de matéria seca total (W_t) das plantas de feijão nos diferentes períodos de alagamento ajustou-se a tendência logística com coeficiente de determinação superior a 80% (Figura 1a). O crescimento foi lento até os 21 dias após semeadura (DAS) e apresentou crescimento máximo ao final do ciclo de cultivo aos 70 DAS.

As plantas cultivadas em condições de capacidade de campo e sob alagamento por período de oito horas, apresentaram aumento no crescimento até os 70 DAS. Contudo, o máximo acúmulo de matéria seca ocorreu aos 42 DAS para plantas submetidas a 16 e 24 horas de alagamento do solo, que apresentaram perda de vitalidade a partir deste período. A diferença na alocação de W_t para as plantas expostas aos períodos 16 e 24 comparativamente aos demais períodos de alagamento do solo, pode estar relacionada às elevadas temperaturas ocorridas durante o ciclo de cultivo, culminando na paralização do crescimento e na morte prematura das plantas (Figura 1a). Valores de temperatura acima de 27 °C são prejudiciais às plantas sob efeito do alagamento do solo (LIZASO et al., 2001).

A taxa de produção de matéria seca (C_t) máxima foi atingida aos 42, 63, 27 e 28 DAS para as plantas mantidas na capacidade de campo e sob alagamento por oito, 16 e 24, respectivamente (Figura 1b). As plantas submetidas a oito horas de alagamento apresentaram maior C_t , o que corrobora com o maior W_t (Figura 1a), demonstrando que plantas submetidas ao alagamento reduzem o metabolismo durante e após o estresse, aumentando o ciclo vegetativo das plantas.

A taxa de crescimento relativo (R_w) apresentou valores máximos no início do desenvolvimento (7 DAS), com posterior decréscimo sistemático até o final de ciclo de cultivo das plantas de feijão (Figura 1c). O elevado R_w inicial pode ser atribuído à elevada capacidade fotossintética das folhas jovens (AUMONDE et al., 2011) e posterior decréscimo, devido ao autosombreamento, ocasionado pelo desenvolvimento de novas folhas (LOPES et al., 1986).

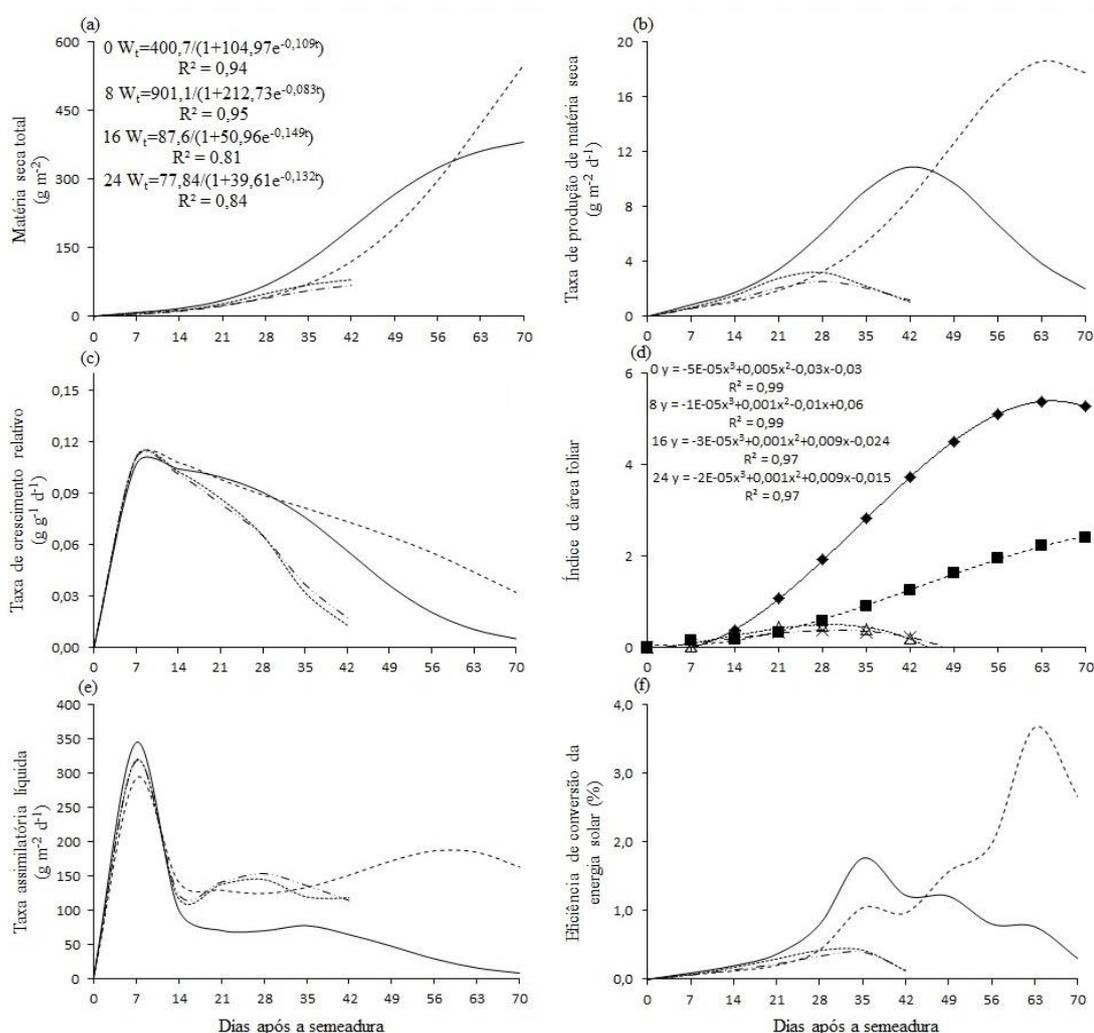


Figura 1. Matéria seca total (a), taxa de produção de matéria seca (b), de crescimento relativo (c), índice de área foliar (d), taxa assimilatória líquida (e) e eficiência de conversão da energia solar (f) de plantas de feijão submetidas a períodos de alagamento no estágio vegetativo. Plantas mantidas sob capacidade de campo (—), 8 (---), 16 (-----) e 24 (----) horas de alagamento do solo.

Ao longo do ciclo, maiores valores de R_w foram encontrados em plantas submetidas a oito horas de alagamento, seguido por plantas mantidas na capacidade de campo (Figura 1c). Todavia, em plantas que foram submetidas aos maiores períodos de alagamento do solo (16 e 24 horas), os valores de R_w decresceram de forma mais rápida e precocemente. Sob alagamento temporário, três cultivares e quatro acessos de *Panicum maximum* Jacq. apresentam redução na taxa de crescimento relativo (SILVA et al., 2009), similarmente ao observado neste trabalho.

O índice de área foliar (L) apresentou elevado coeficiente de determinação ($R^2 \geq 0,97$) e, aos 63 e 70 DAS, o valor máximo L foi atingido em plantas mantidas na capacidade de campo e sob efeito de oito horas de alagamento do solo, respectivamente (Figura 1d). Entretanto, para plantas que permaneceram por 16 e 24 horas sob alagamento do solo, o máximo L foi observado aos 28 DAS (Figura 1d). O decréscimo no L, após um pico máximo, é resultado do aumento da senescência foliar (AUMONDE et al., 2011) e das alterações no equilíbrio hormonal (MOURA et al., 2008)

Os valores máximos de taxa assimilatória líquida (E_a) foram obtidos no início do crescimento vegetativo (7 DAS) com picos secundários aos 35 e 56 DAS para as plantas mantidas sob capacidade de campo e sob efeito de oito horas de alagamento do solo, respectivamente (Figura 1e). E_a tende a ser maior no início do ciclo de desenvolvimento (GONDIM et al., 2008), sendo o decréscimo associado ao autosombreamento e o segundo pico, resultado do início da fase reprodutiva das plantas (LOPES et al., 1986).

A diminuta taxa fotossintética das plantas, redução da condutância estomática e da absorção de água pelas raízes (FOLZER et al., 2006) pode resultar na baixa produção e translocação de fotoassimilados das folhas para o restante da planta (PARENT et al., 2008). Tais aspectos podem ter sido afetados pela associação entre alagamento do solo e alta temperatura, resultando em primeiro momento na paralização da fixação de carbono e do crescimento, resultando na morte prematura das plantas de feijão.

As curvas de eficiência de conversão da energia solar (ξ) apresentaram tendências diferenciada entre plantas dos diferentes tratamentos (Figura 1f). Os valores máximos de ξ foram de 1,75% para plantas mantidas na capacidade de campo, de 0,43 % e 0,40% para plantas sob efeito de 16 e 24 horas de alagamento do solo, aos 35 DAS. Contudo, para plantas submetidas a oito horas de alagamento do solo, a máxima ξ foi de 3,70 %, aos 63 DAS.

Até os 42 DAS os valores máximos foram obtidos nos períodos zero e oito horas de alagamento do solo, respectivamente. Houve aumento da ξ conjuntamente ao máximo obtido para C_t (Figura 1d) e para radiação solar. Resultados similares foram encontrados para plantas de soja (MARENCO & LOPES, 1998) e de feijão submetido a fontes de adubação nitrogenada (CUESTA et al., 1995).

A partição de matéria seca foi modificada ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas de feijão (Figura 2). Quando sob capacidade de campo, a maior alocação de matéria seca foi observada em folhas até os 42 DAS, seguidas por colmos e raízes (Figura 2a). A partir dos 49 DAS ocorreu o início do acúmulo de matéria seca em vagens, alterando o dreno metabólico preferencial e reduzindo a alocação em folhas e raízes. Todavia, o período de oito horas de alagamento estende o período de acúmulo de matéria seca em folhas até os 49 DAS. A partir deste período, houve o acúmulo em vagens, resultando na diminuição de massa seca em folhas e raízes (Figura 2b).

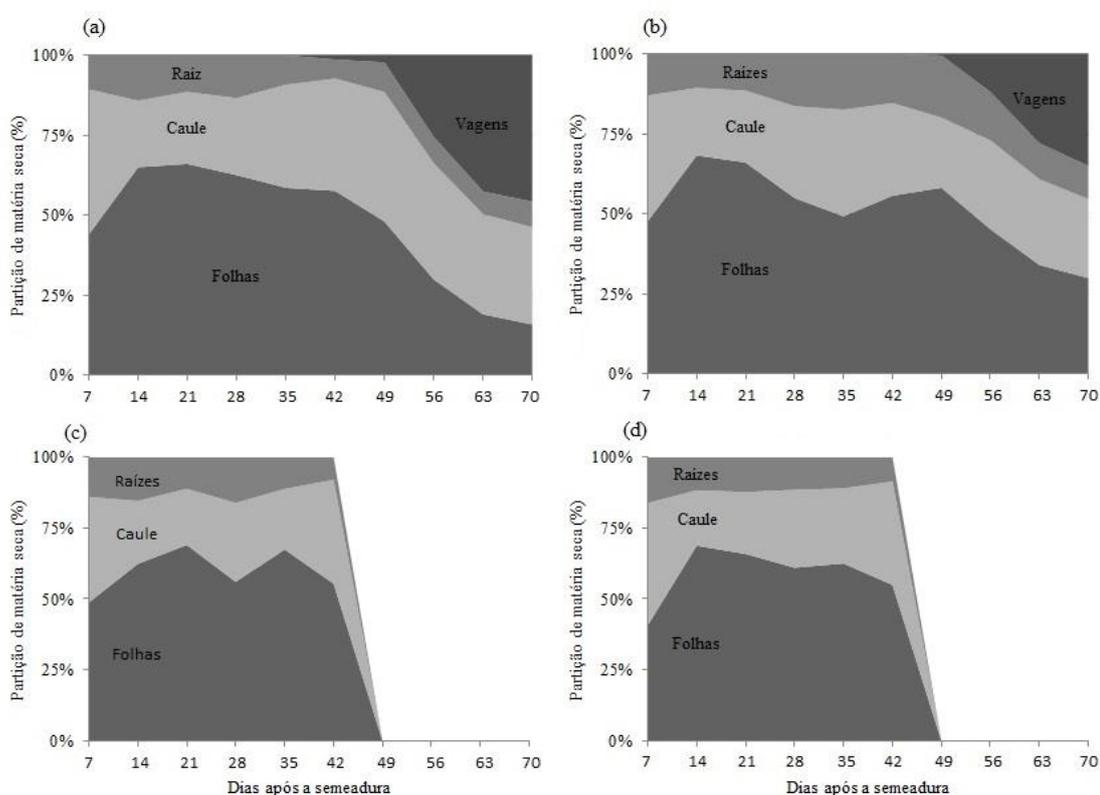


Figura 2. Partição de matéria seca para períodos de alagamento no estágio vegetativo de zero (a), 8 (b), 16 (c) e 24 (d) horas, em plantas de feijão.

Ocorreu similaridade na partição de matéria seca entre diferentes órgãos de plantas sob efeito de 16 e 24 horas de alagamento do solo (Figura 2c e 2d) cessando o acúmulo de matéria seca aos 42 DAS, não apresentando formação de vagens. Desse modo, os resultados obtidos neste trabalho evidenciam que a associação do aumento dos períodos de alagamento e altas temperaturas ocasionam paralização do crescimento e morte prematura das plantas de feijão.

As diferenças encontradas na alocação de matéria seca entre os órgãos da planta, nos períodos zero e oito horas de alagamento, pode manter relação ao fato do alagamento do solo reduzir a produção e translocação de fotoassimilados das folhas para as raízes (YORDANOVA et al., 2004). Entretanto, a falta de oxigênio para a redução de açúcares nas raízes pela via glicolítica, pode ter sido o fator limitante para a sobrevivência sob condições de alagamento nos períodos de 16 e 24 horas (PARENT et al., 2008a).

O aumento dos períodos de alagamento do solo tende reduzir o acúmulo de matéria seca de raízes e de parte aérea em plantas da família Poaceae, sendo a redução, dependente do genótipo (SILVA et al., 2009). Em condições de cultivo sob temperatura do ar elevada, ocorre à diminuição do número de vagens por planta, número de grãos por vagem e da massa de grãos, o que afeta negativamente a produtividade (AIDAR et al., 2002).

O índice de colheita (H_i) foi superior nas plantas mantidas na capacidade de campo, quando comparadas a oito horas de alagamento do solo (Tabela 1). Os resultados de emergência de plântulas (E), índice (IVE), área foliar (A_f), matéria seca de folhas (W_f), caule (W_c) e raízes (W_r) são apresentados na Tabela 1. Plantas submetidas ao alagamento por períodos de 16 e 24 horas, não desenvolveram vagens. Desde modo, o teste de emergência, representado pelas variáveis emergência e índice de velocidade de emergência, foram realizados somente com sementes originadas de plantas submetidas aos às condições de capacidade de campo e oito horas de alagamento do solo.

A emergência das plântulas foi influenciada pelo alagamento do solo, condição na qual a planta matriz foi mantida, resultando em sementes com menor porcentagem de emergência e índice de velocidade de emergência. O mesmo foi observado para a área foliar (A_f), matéria seca de folhas (W_f), de caule (W_c) e de raízes (W_r).

Tabela 1. Índice de colheita (H_i), emergência (E), índice de velocidade de emergência de plântulas (IVE), área foliar (A_f), matéria seca de folhas (W_f), de caule (W_c) e de raízes (W_r) de plantas de feijão originadas de sementes oriundas de plantas submetidas às condições capacidade de campo e oito horas de alagamento. UFPel, Pelotas, 2014

Períodos (horas)	H_i	E (%)	IVE	A_f (mm²)	W_f (g)	W_c (g)	W_r (g)
Zero	0,46a ¹	94a	7,57a	4325a	0,12a	0,05a	0,08a
Oito	0,35b	88b	6,09b	3537b	0,09b	0,04b	0,05b
CV (%)	2,35	2,35	10,39	4,06	5,49	4,78	8,31

¹Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey ($\leq 5\%$).

Menores valores de emergência e índice de velocidade de emergência de plântulas demonstram a redução da expressão do vigor de sementes de feijão, as plantas matrizes submetidas ao alagamento do solo. A redução do vigor está relacionada ao estresse ambiental imposto, afetando a biossíntese de compostos de reserva, a formação de membranas celulares e muito provavelmente, mecanismos enzimáticos envolvidos na hidrólise e translocação de reservas dos cotilédones para o embrião, durante o processo de retomada do crescimento (PESKE et al., 2012). Neste sentido, a redução do vigor de sementes, imposta pelo alagamento do solo, refletiu no menor desempenho de plântulas, reduzindo a matéria seca de raízes, folhas e caule, além disso, da área foliar.

Ao ocorrer redução na área foliar, menor área de captação de energia radiante é imposta à planta, podendo afetar o processo fotossintético devido a redução de radiação absorvida (AUMONDE et al., 2011; PEDÓ et al., 2013). Em condições de hipoxia no solo, a baixa produção de energia ocasionada pela redução na fotossíntese (ALAOUI-SOSSÉ et al., 2005), ocasiona a diminuição das reservas de carboidratos e da síntese de proteínas totais (PARENT et al., 2008).

5.4 Conclusões

O aumento do período de alagamento do solo associado à alta temperatura, no cultivo de feijão na safrinha, provoca alteração no crescimento e na partição de assimilados em plantas de feijão.

O alagamento do solo e a alta temperatura causam redução da eficiência de conversão de energia solar e da expressão do vigor de sementes da referida espécie.

6 Considerações finais

O alagamento do solo afeta negativamente plantas de trigo, centeio e feijão, que apresentam redução mais drástica da matéria seca de raízes comparativamente à matéria seca de parte aérea. Contudo, ocorre alteração distinta na atividade das enzimas superóxido-dismutase, catalase e ascorbato-peroxidase, conforme a espécie e o período de alagamento do solo.

Nas três as espécies estudadas, a atividade da enzima superóxido-dismutase, em raízes, é superior plantas submetidas aos maiores períodos de alagamento do solo.

Plantas de centeio submetidas à ação de três períodos de alagamento do solo apresentam alteração acentuada no crescimento e na partição de assimilados ao longo do ciclo de desenvolvimento, havendo redução do índice de colheita. Além disso, a expressão do vigor de sementes é afetada negativamente em plantas submetidas ao alagamento do solo.

O crescimento de plantas de trigo é alterado negativamente pelo alagamento do solo, sendo maior o efeito estressor, com o incremento do período do estresse abiótico. Por outro lado, a expressão do vigor de sementes de trigo, originadas de plantas não submetidas ao alagamento do solo, apresenta similaridade com o de sementes provenientes de plantas sob efeito do alagamento do solo.

A associação entre aumento do período de alagamento do solo e alta temperatura, no cultivo de safrinha, provoca efeito prejudicial no crescimento e na partição de assimilados em plantas de feijão. Adicionalmente, causa a redução da eficiência de conversão de energia solar e da expressão do vigor de sementes.

O alagamento do solo afeta o crescimento, a partição de assimilados e a expressão do vigor de sementes de centeio, trigo e feijão, sendo a magnitude dependente do estágio e do momento de ocorrência. Todavia, estas espécies toleram baixos níveis de alagamento do solo, devido à ação enzimática antioxidante.

7 Literatura citada

ABREU, G.T.; SCHUCH, L.O. B.; MAIA, M.S.; ROSENTHAL, M.D.; BACCHI, S.; CANTARELLI, L.D.; NUNES, E.P. Análise de crescimento de aveia branca (*Avena sativa* L.) em cultivo companheiro com leguminosas forrageiras. **Agronomia**, v.38, n.1, p.16-21, 2004.

AHMED, C.B.; ROUINA, B.; SENSOY, S.; BOUKHRIS, M.; ABDALLAH F.B. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and Experimental Botany**, v.67, p.345-352. 2009.

AHMED, S.; NAWATA, E.; HOSOKAWA, M.; DOMAE, Y.; SAKURATANI, T. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. **Plant Science**, v.163, n.2, p.117-123, 2002.

AIDAR, H.; SILVIA, S.C.; KLUTHCOUSKI, J.; THUNG, M. **Sistema de produção do feijoeiro comum em várzeas tropicais: época de plantio**. Santo Antonio de Goiás, Embrapa, 2002. 4p. (Circular Técnica, 55).

ALAOUI-SOSSÉ, B.; GÉRARD, B.; TOUSSAINT, M.; BADOT, P. Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). **Annals of Forest Science**, v.62, n.6, p.593-600, 2005.

ALBRECHT, L.P.; BRACCINI, A.L.; ÁVILA, M.R.; SCAPIM, C.A.; BARBOSA, M.B.; STÜLP, M. Sementes de soja produzidas em época de safrinha na região oeste do Estado do Paraná. **Acta Scientiarum Agronomy**, v.31, n.1, p.121-127, 2009.

AMARANTE, L.; COLARES, D.S.; OLIVEIRA, M.L.; ZENZEN, I.L.; BADINELLI, P.G.; BERNARDI, E. Teores de clorofilas em soja associada simbioticamente com diferentes estirpes de *Bradyrhizobium* sob alagamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p.906-908, 2007.

ASHRAF, M. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. **Biotechnology Advances**, v.27, n.1, p.84-93, 2009.

ASSUNÇÃO, H.F.; ESCOBEDO, J.F.; CARNEIRO, M.A.C. Eficiência de uso da radiação e propriedades óticas da cultura do amendoim. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v.38, n.3, p.215-222, 2008.

AUMONDE, T.Z.; PEDÓ, T.; MARTINAZZO, E.G.; MORAES, D.M.; VILLELA, F.A.; LOPES, N.F. Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de maria-pretinha submetidas a níveis de sombreamento. **Planta Daninha**, v. 31, p. 99-108, 2013.

AUMONDE, T.Z.; LOPES, N.F.; MORAES, D.M.; PEIL, R.M.N.; PEDÓ, T. Análise de crescimento do híbrido de mini melancia Smile[®] enxertada e não enxertada. **Interciencia**, v.36, n.9, p.677-681, 2011.

AZEVEDO NETO, A.D.; PRISCO, J.T.; ENEAS FILHO, J.; ABREU, C.E.B.; GOMES FILHO, E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. **Environmental and Experimental Botany**, v.56, p.87-94, 2006.

BIUDES, G.B.; CAMARGO, C.E.O.; FERREIRA FILHO, A.W.P.; PETTINELLI JÚNIOR, A.; FOLTRAN, D.E.; CASTRO, J.L.; AZEVEDO FILHO, J.A. Adaptabilidade e estabilidade de linhagens diplóides de trigo. **Bragantia**, v.68, p.63-74, 2009.

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

BALAKHNINA, T.; BENNICELLI, R.; STÊPNIEWSKA, Z.; STÊPNIEWSKI, W.; BORKOWSKA, A.; FOMINA, I. Stress responses of spring rape plants to soil flooding. **International Agrophysics**, v.26, p.347-353, 2012.

BALAKHNINA, T.; BENNICELLI, R.; STÊPNIEWSKA, Z.; STÊPNIEWSKI, W.; FOMINA, I. Oxidative damage and antioxidant defense system in leaves of *Vicia faba major* L. cv. Bartom during soil flooding and subsequent drainage. **Plant Soil**, v.327, p.293-301, 2010.

BALAKHNINA, T.I.; GAVRILOV, A.B.; WODARCZYK, T.M.; BORKOWSKA, A.; NOSALEWICZ, M.; FOMINA, I.R. Dihydroquercetin protects barley seeds against mould and increases seedling adaptive potential under soil flooding. **Plant Growth Regulation**, v.57, p.127-135, 2009.

BANSAL, R.; SRIVASTAVA, J.P. Antioxidative defense system in pigeonpea roots under waterlogging stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.34, p.515-522, 2012.

BATISTA, C.U.N.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J.A. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* (Trec. Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica**, v.22, n.1, p.91-98, 2008.

BAMBERG, A.L.; PAULETO, E.A.; GOMES, A.S.G.; TIMM, L.C.; PINTO, L.F.S.; LIMA, A.C.R.; SILVA, T.R. Densidade de um Planossolo sob sistemas de cultivo avaliada por meio da tomografia computadorizada de raios gama. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.33, p.1079-1086. 2009.

BARBANO, M.T.; BRUNINI, O.; WUTKE, E.B.; CASTRO, J.L.; GALLO, P.B.; KANTHACK, R.A.D.; MARTINS, A.L.M.; PEREIRA, J.C.V.N.A.; BORTOLETTO, N.; PAULO, E.M.; SAKAI, M.; SAES, L.A.; AMBROSANO, E.J.; CARBONELL, S.A.M.; SILVEIRA, L.C.P.; AZEVEDO FILHO, J.A.; DUARTE, A.P.; MIELE JÚNIOR, C.; TAKEDA, R.T.; ARAÚJO, A.P. Comparação entre valores observados e estimados

de duração dos diferentes subperíodos de desenvolvimento da cultura do feijão. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.9, p.103-110, 2001.

BARREIRO, A.P.; ZUCARELI, A.; ONO, E.O.; RODRIGUES, J.D. Análise de crescimento de plantas de manjeriço tratadas com reguladores vegetais. **Bragantia**, v.65, n.4, p.563-567, 2006.

BELAN, L.L.; ALVES, F.R.; JESUS JUNIOR, W.C. Redução da taxa de expansão foliar de tomateiros parasitados por *Meloidogyne javanica*. **Nucleus**, v.8, n.2, p.105-114, 2011.

BENICASA, M.M.P. **Análise de Crescimento de Plantas (noções básicas)**. Jaboticabal: Funep, 2003. 41p.

BIUDES, G.B.; CAMARGO, C.E.O.; FERREIRA FILHO, A.W.P.; PETTINELLI JÚNIOR, A.; FOLTRAN, D.E.; CASTRO, J.L.; AZEVEDO FILHO, J.A. Adaptabilidade e estabilidade de linhagens diplóides de trigo. **Bragantia**, v.68, p.63-74, 2009.

BOWLER, C.; MONTAGU, M.V.; INZÉ, D. Superoxide dismutases and stress tolerance. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.43, p.83-116, 1992.

BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v.72, p.248-254, 1976.

BRIGHENTI, A.M.; SILVA, J.F.; LOPES, N.F.; CARDOSO, A.A.; FERREIRA, L.R. Crescimento e partição de assimilados em losna. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.1, n.5, p.41-45, 1993.

CARDOSO, G.D.; ALVES, P.L.C.A.; BELTRÃO, N.E.M.; BARRETO, A.F. Uso da análise de crescimento não destrutiva como ferramenta para avaliação de cultivares. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v.6, n.2, p.79-84, 2006.

CARLESSO, R.; PEITER, M.X.; CHRISTOFARI, C.P.; WOLSCHICK, D.; PETRY, M.T. Manejo da irrigação do milho a partir da evapotranspiração máxima da cultura. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola**, v.5, p.15-23, 2000.

CHEN, H.; QUALLS, R.; BLANK, R. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. **Aquatic Botany**, v.82, p.250-268, 2005.

CHUGH, V.; KAUR, N.; GUPTA, A.K. Role of antioxidante and anaerobic metabolism enzymes in providing tolerance to maize (*Zea mays* L.) seedlings against waterlogging. **Indian Journal of Biochemistry & Biophysics**, v.48, p.346-352, 2011.

CHRISTIANSON, J.A.; LLEWELLYN, D.J.; DENNIS, E.S.; WILSON, I.W. Global gene expression responses to waterlogging in roots and leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Plant Cell Physiology**, v.51, p.21-37, 2010.

CQFS-RS/SC. Comissão de química e fertilidade do solo RS/SC. **Manual de adubação e de calagem para o Estado do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. Porto Alegre, SBCS/Núcleo Regional Sul, UFRGS, 2004. 400p.

COBUCCI, T.; BIAVA, M. **Cultivo do feijão irrigado na região noroeste de Minas Gerais**. Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, 2005. p.1-3. (Sistemas de Produção, 5)

COELHO, C.C.R.; NEVES, M.G.; OLIVEIRA, L.M.; CONCEIÇÃO, A.G.C.; OKUMURA, R.S.; OLIVEIRA NETO, C.F. Biometria em plantas de milho submetidas ao alagamento. **Agroecossistemas**, v.5, n.1, p.32-38, 2013.

CONAB. **Acompanhamento de safra brasileira de grãos**, v.1, n.2, 2013. Companhia Nacional de Abastecimento. Brasília: Conab, 2013. <http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/13_11_08_09_29_24_boletim_graos_novembro_2013.pdf>. Acesso: 21/03/2014.

CONAB. **Acompanhamento de safra brasileira de grãos**, safra 2013/14, v.1, n.8, 2014. Companhia Nacional de Abastecimento. Brasília: Conab, 2014. <http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/14_05_08_10_11_00_boletim_graos_maio_2014.pdf>. Acesso: 12/05/2014.

COSTA, N.P.; PEREIRA, L.A.G.; FRANÇA-NETO, J.B.; HENNING, A.A.; KRZYZANOWSKI, F.C. Zoneamento ecológico do Estado do Paraná para produção de sementes de cultivares precoces de soja. **Revista Brasileira de Sementes**, v.16, n.1, p.12-19, 1994.

CRUSCIOL, C.A.C.; ARF, O.; ZUCARELI, C.; SÁ, M.E.; NAKAGAWA, J. Produção e qualidade fisiológica de sementes de arroz de terras altas em função da disponibilidade hídrica. **Revista Brasileira de Sementes**, v.23, n.2, p.287-293, 2001.

CTSBF. Comissão Técnica Sul-Brasileira de Feijão. **Informações técnicas para o cultivo de feijão na Região Sul brasileira**. 2.ed. Florianópolis: Epagri, 2012. 157p.

CUESTA, R.R.; LOPES, N.F.; OLIVA, M.A.; FRANCO, A.A. Crescimento e conversão da energia solar em *Phaseolus vulgaris* L. em função da fonte de nitrogênio. **Revista Ceres**, v.42, n.242, p.405-422, 1995.

DAMATTA, F.M.; CHAVES, A.R.M.; PINHEIRO, H.A.; DUCATTI, C.; LOUREIRO, M.E. Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. **Plant Science**, v.164, p.111-117, 2003.

DAN, L.G.M.; DAN, H.A.; BRACCINI, A.L.; ALBRECHT, L.P.; RICCI, T.T.; PICCININ, G.G. Desempenho de sementes de soja tratadas com inseticidas e submetidas a

diferentes períodos de armazenamento. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.6, n.2, p.215-222, 2011.

DEL DUCA, L.J.A.; GUARIENTI, E.M.; FONTANELI, R.S.; ZANOTTO, D.L. Influência de cortes simulando pastejo na composição química de grãos de cereais de inverno. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.34, n.9, p.1607-1614, 1999.

DEMIREVSKA-KEPOVA, K.; SIMOVA-STOILOVA, L.; STOYANOVA, Z.; HÖLZER, R.; FELLER, U. Biochemical changes in barley plants after excessive supply of copper and manganese. **Environmental and Experimental Botany**, v.52, n.3, p.253-266, 2004.

DIAS, L.A.S.; BARROS, W.S. **Biometria Experimental**. 1. ed. Viçosa: Suprema Gráfica e Editora Ltda, 2009. 408p.

DIDONET, A.D. **Caracterização das respostas da cultivar de feijão comum BRS Valente ao choque térmico com altas temperaturas**. Comunicado Técnico Embrapa Arroz e Feijão, 2002. 4p.

DIDONET, A.D.; SILVA, S.C. Elementos climáticos e produtividade do feijão. **Informe Agropecuário**, v.25, p.13-19, 2004.

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

DUTRA, L.F.; TAVARES, S.W.; SARTORETTO, L.M.; VAHL, L.C. Resposta do feijoeiro ao fósforo em dois níveis de umidade no solo. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.1, n.2, p.91-96, 1995.

EMBRAPA. **Cultivo do Arroz Irrigado no Brasil**. Embrapa Clima Temperado, Pelotas-RS. 2005. (Sistemas de Produção, 3).

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. 2 ed. Ver. Atual. Rio de Janeiro: EMBRAPA/CNPS, 1997. 212p.

FAGERIA, N.K.; BARBOSA FILHO, M.P.; ZIMMERMANN, F.J.P. Caracterização química e granulométrica de solos de várzea de alguns estados brasileiros. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.29, n.2, p.267-274, 1994.

FORSTHOFER, E.L.; STRIDER, M.L.; MINETTO, T.; RAMBO, L.; ARGENTA, G.; SANGOI, L.; SUHRE, E.; SILVA, A.A. Desempenho agrônômico e econômico do milho em diferentes níveis de manejo e épocas de semeadura. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.41, p.399-407, 2006.

FOLZER, H.; DAT, J.; CAPELLI, N.; RIEFFEL, D.; BADOT, P.M. Response to flooding of sessile oak: An integrative study. **Tree Physiology**, v.26, p.759-766, 2006.

FONTES, P.C.R.; DIAS, E.N.; SILVA, D.J.H. Dinâmica do crescimento, distribuição de matéria seca na planta e produção de pimentão em ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, v.23, n.1, p.94-99, 2005.

FREIRE, M.L.F.; BELTRÃO, N.E.M.; RAO, T.V.R.; MENEZES, H.E.A. Análise de crescimento não-destrutiva do amendoim submetido a doses de CaSO_4 e P_2O_5 . **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v.2, n.3, p.193-199, 2007.

FREIRE, A.L.O.; RODRIGUES, T.J.D. A salinidade do solo e seus reflexos no crescimento, nodulação e teores de N, K e Na em leucena (*Leucaena leucocephala* (Lam.) De Vit.). **Engenharia Ambiental**, v.6, n.2, p.163-173, 2009.

FRIES, D.D.; ALVES, J.D.; FILHO, N.D.; MAGALHÃES, P.C.; GOULART, P.F.P.; MAGALHÃES, M.M. Crescimento de plântulas do milho saracura e atividade da alfa-amilase e invertases associadas ao aumento da tolerância ao alagamento exercido pelo cálcio exógeno. **Bragantia**, v.66, n.1, p.1-9, 2007.

FUKAO, T.; BAILEY-SERRES, J. Plant responses to hypoxia. Is survival a balancing act?. **Trends Plant Science**, v.9, p.1403-1409, 2004.

GAZOLA, D.; ZUCARELI, C.; CAMARGO, M.C. Comportamento germinativo de sementes de cultivares de milho sob condições de hipoxia. **Científica**, v.42, n.3, p.224-232, 2014.

GALBIATTI, J.A.; BORGES, M.J.; BUENO, L.F.; GARCIA, A.; VIEIRA, R.D. Efeito de diferentes períodos de irrigação no desenvolvimento, produção e qualidade de sementes na cultura do milho (*Zea mays* L.). **Engenharia Agrícola**, v.24, n.2, p.301-308, 2004.

GAZOLLA NETO, A.; AUMONDE, T.Z.; PEDÓ, T.; OLSEN, D.; VILLELA, F.A. Níveis de umidade do solo de várzea e seus efeitos sobre a emergência e crescimento inicial de plântulas de soja. **Informativo Abrates**, v.22, n.2, p.28-31, 2012.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.48, p.909-930, 2010.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutase: I occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v.59, n.2, p.309-314, 1977.

GONDIM, A.R.O.; PUIATTI, M.; VENTRELLA, M.C.; CECON, P.R. Plasticidade anatômica da folha de taro cultivado sob diferentes condições de sombreamento. **Bragantia**, v.67, n.4, p.1037-1045, 2008.

GONG, H.; ZHU, X.; CHEN, K.; WANG, S.; ZHANG, C. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. **Plant Science**, v.169, n.2, p.313-321, 2005.

GRATÃO, P.L.; POLLE, A.; LEA, P.J.; AZEVEDO, R.A. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional Plant Biology**, v.32, n.6, p.481-494, 2005.

GUIMARÃES, V.F.; ECHER, M.M.; MINAMI, K. Métodos de produção de mudas, distribuição de matéria seca e produtividade de plantas beterraba. **Horticultura Brasileira**, v.20, n.3, p.505-509, 2002.

HAJDUCH, M.; GANAPATHY, A.; STEIN, J.W.; THELEN, J.J. A Systematic proteomic study of seed filling in soybean. Establishment of high-resolution twodimensional reference maps, expression profiles, and an interactive proteome database. **Plant Physiology**, v.137, p.1397-1419, 2005.

HAVIR, E.A.; MCHALE, N.A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v.84, n.2, p.450-455, 1987.

HOFFMANN JUNIOR, L.; RIBEIRO, N.D.; ROSA, S.S.; JOST, E.; POERSCH, N.L.; MEDEIROS, S.L.P. Resposta de cultivares de feijão à alta temperatura do ar no período reprodutivo. **Ciência Rural**, v.37, p.1543-1548, 2007.

JACKSON, M.B.; COLMER, T.D. Response and adaptation byplants to flooding stress. **Annals of Botany**, v.96, p.501-505, 2005.

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

JUNGES, A.H.; ALVES, G.; FONTANA, D.C. Estudo indicativo do comportamento do NDVI e EVI em lavouras de cereais de inverno da região norte do Estado do Rio Grande do Sul, através de imagens MODIS. **Anais... XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**, Florianópolis, 2007. p.241-248.

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

KOLB, R.M.; JOLY, C.A. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: Metabolic, morphological and growth responses. **Flora**, v.204, p.528–535, 2009.

KUK, Y.I.; SHIN, J.S.; BURGOS, N.L.; HWANG, T.E.; HAN, O.; CHO, B.H.; JUNG, S.; GUH, J.O. Antioxidative enzymes offer protection from chilling damage in rice plants. **Crop Science**, v.43, p.2109-2117, 2003.

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, p.706-716, 2008.

LARGE, E.C. Growth stages in cereals illustration of the Feeks scales. **Plant Pathology**, v.4, n.1, p.22-24, 1954.

LAUXEN, L.R.; VILLELA, F.A.; SOARES, R.C. Desempenho fisiológico de sementes de algodoeiro tratadas com Tiametoxam. **Revista Brasileira de Sementes**, v.32, n.3, p.061-068, 2010.

LEAL-COSTA, M.V.; ARAGÃO, F.J.L.; REINERT, F.; TAVARES, E.S. Anatomia foliar de plantas transgênicas e não transgênicas de *Glycine max* (L.) Merrill (Fabaceae). **Revista Biociências**, v.14, n.1, p.23-31, 2008.

LIZASO, J.I.; MELENDEZ, L.M.; RAMIREZ, R. Early flooding of two cultivars of tropical maize. I. Shoot and root growth. **Journal of Plant Nutrition**, v.24, p.979-995, 2001.

LONDERO, P.M.G.; RIBEIRO, N.D.; CARGENLUTTI FILHO, A. Teores de fibra e rendimento de grãos em populações de feijão. **Ciência e Agrotecnologia**, v.32, n.1, p.167-173, 2008.

LOUZADA, J.A.; CAICEDO, N.; HELFER, F. Condições de drenagem relacionadas ao trânsito de máquinas em solo de várzea (RS-Brasil). **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.12, n.1, p.98-105, 2008.

LOPES, N.F.; OLIVA, M.A.; MELGES, E.; FURTADO, M.H.; FREITAS, J.G. Crescimento, morfologia, partição de assimilados e produção de matéria seca do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) submetido a três níveis de densidade do fluxo radiante. **Revista Ceres**, v.30, n.172, p.451-462, 1983.

LOPES, N.F.; OLIVA, M.A.; CARDOSO, M.J.; GOMES, M.M.S.; SOUZA, V.F. Crescimento e conversão da energia solar em *Phaseolus vulgaris* L. submetido a três densidades de fluxo radiante e dois regimes hídricos. **Revista Ceres**, v.33, n.183, p.142-164, 1986.

LOPES, N.F.; MAESTRI, M. Análise de crescimento e conversão de energia solar em populações de milho (*Zea mays* L.) em Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres**, v.20, n.109, p.189-201, 1973.

LUCCHESI, A.A. Utilização prática da análise de crescimento vegetal. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, v.41, p.181-202, 1984.

MAGALHÃES, P.C.; COELHO, C.H.M.; GAMA, E.E.G.; BORÉM, A. **Avaliação dos ciclos de seleção da variedade BRS 4154 – Saracura para tolerância ao encharcamento do solo**. Embrapa Milho e Sorgo, Sete Lagoas, 2005. 4p. (Circular Técnica 67).

MANFRON, P.A.; BACCHI, O.O.S.; DOURADO NETO, D.; PEREIRA, A.R.; MEDEIROS, S.L.P.; PILAU, F.G. Modelo do índice de área foliar da cultura do milho. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v.11, p.333-342, 2003.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. 3. ed. Viçosa: UFV, 2007. 451p.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. 3. ed. Viçosa: UFV, 2009. 468p.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. Solar radiation conversion efficiency and growth of soybean plants treated with herbicides. **Revista Ceres**, v.45, n.259, p.265-275, 1998.

MATÉS, J.M. Effects of antioxidant enzymes in the molecular control of reactive oxygen species toxicology. **Toxicology**, v.153, p.83-104, 2000.

MELGES, E.; LOPES, N.F.; OLIVA, M.A. Crescimento e conversão da energia solar em soja cultivada sob quatro níveis de radiação solar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.24, n.9, p.1065-1072, 1989.

MARCHEZAN, E.; VIZZOTTO, V.R.; ROCHA, M.G.; MOOJEN, E.L.; SILVA, J.H.S. Produção animal em várzea sistematizada cultivada com forrageiras de estação fria submetidas a diferentes níveis de adubação. **Ciência Rural**, v.32, n.2, p.303-308, 2002.

MARCOS FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: FEALQ, 2005. 495p.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.G.; MANGABEIRA, P.A.O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v.50, p.221-231, 2003.

MIELKE, M.S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, v.68, n.2, p.113-121, 2010.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Sciences**, v.7, p.405-410, 2002.

MORI, C.; IGNACZAK, J.C.; GARAGORRY, F.L.; CHAIB FILHO, H. **Dinâmica da produção de centeio no Brasil no período de 1975 a 2003**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2007. 37p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 39).

MONTEITH, J.L. **Light interception and radiative exchange in crop stands**. In: EASTIN, J.D.; HASKINS, F.A.; SULLIVAN, C.T.; VAN BAVEL, C.H.M. (eds.). Physiological aspects of crop yield. Madison: American society of Agronomy, 1969. p.89-111.

MOURA, E.G.; ALBUQUERQUE, J.M.; AGUIAR, A.C.F. Growth and productivity of corn as affected by mulching and tillage in alley cropping systems. **Scientia Agricola**, v.65, p.204-208, 2008.

MOMMER, L.; PONS, T.L.; WOLTERS-ARTS, M.; VENEMA, J.H.; VISSER, E.J.W. Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a

terrestrial species affects gas diffusion resistance and photosynthetic performance. **Plant Physiology**, v.139, p.497-508, 2005.

MOMMER, L.; VISSER, E.J.W. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. **Annals of Botany**, v.96, p.581-89, 2005.

MOREIRA, M.A.; ANGULO FILHO, R.; RUDORFF, B.F.T. Eficiência do uso da radiação e índice de colheita em trigo submetido a estresse hídrico em diferentes estádios de desenvolvimento. **Scientia Agricola**, v.56, n.3, p.597-603, 1999.

NAKAGAWA, J. **Testes de vigor baseados na avaliação de plântulas**. In: VIEIRA R.D.; CARVALHO M. (Eds.). Testes de vigor em sementes. Jaboticabal, FUNEP, 1994. p.49-85.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and Cell Physiology**, v.22, p.867-880, 1981.

OLIVEIRA, R.A.; DAROS, E.; ZAMBON, J.L.C.; WEBER, H.; IDO, O.T.; BESPALHOK-FILHO, J.C.; ZUFFELLATO-RIBAS, K.C.; SILVA, D.K.T. Área foliar em três cultivares de cana-de-açúcar e sua correlação com a produção de biomassa. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v.37, n.2, p.71-76, 2007.

OTUBO, S.T. Genetic control of low temperature tolerance in germination of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, v.89, p.313-317, 1996.

OYA, T.; NEPOMUCENO, A.L.; NEUMAIER, N.; FARIAS, J.R.B.; TOBITA, S.; ITO, O. Drought tolerance characteristics of Brazilian soybean cultivars. **Plant Production Science**, v.7, n.2, p.129-137, 2004.

PANDA, D.; RAO, D.N.; SHARMA, S.G.; STRASSER, R.J.; SARKAR, R.K. Submergence effects on rice genotypes during seedling stage: probing of submergence driven changes of photosystem 2 by chlorophyll a fluorescence induction O-J-I-P transients. **Photosynthetica**, v.44, p.69-75, 2006.

PAPADOPOULOS, A.P.; HAO, X. Effects of three greenhouse cover materials on tomato growth, productivity, and energy use. **Scientia Horticulturae**, v.70, n.2-3, p.165-178, 1997.

PARENT, C.; BERGER, A.; FOLZER, H.; DAT, J.; CRÈVECOEUR, M.; BADOT, P.M.; CAPELLI, N. A novel nonsymbiotic hemoglobin from oak: Cellular and tissue specificity of gene expression. **New Phytologist**, v.177, p.142-154, 2008a.

PARENT, C.; CAPELLI, N.; BERGER, A.; CRÈVECOEUR, M.; DAT, J. F. An overview of plant responses to soil waterlogging. **Plant Stress**, v.2, p.20-27, 2008.

PAULETTO, E.A.; GOMES, A.S.; PINTO, L.F.S. **Física de solos de várzea cultivados com arroz irrigado**. In: GOMES, A.S.; MAGALHÃES JR., A.M., eds. Arroz irrigado no sul do Brasil. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, 2004. p.119-142.

PEDÓ, T.; MARTINAZZO, E.G.; AUMONDE, T.Z.; VILLELA, F.A. **Princípios fisiológicos na produção de sementes**. In: SCHUCH, L.O.B.; VIEIRA, J.F.V.; RUFINO, C.A.; ABREU JÚNIOR, J. Sementes: Produção, qualidade e inovações tecnológicas. Pelotas, Editora e Gráfica Universitária, 2013b. 571p.

PEDÓ, T.; AUMONDE, T.Z.; LOPES, N.F.; VILLELA, F.A. MAUCH, C.R. Análise comparativa de crescimento entre genótipos de pimenta cultivados em casa de vegetação. **Bioscience Journal**, v.29, n.1, p.125-131, 2013a.

PESKE, S.T.; VILLELA, F.A.; MENEGUELLO, G.E. **Sementes: Fundamentos Científicos e Tecnológicos**, 3 ed, 2012. 573p.

PEIXOTO, C.P.; PEIXOTO, M.F.S.P. **Dinâmica do crescimento vegetal: princípios básicos**. In: CARVALHO, C.A.L.; DANTAS, A.C.V.L.; PEREIRA, F.A.C.; SOARES, A.C.F.; MELO FILHO, J.F. (Org.). Tópicos em Ciências Agrárias. 1 ed. Cruz das Almas - BA: Editora Nova Civilização, v. 1, 2009, p. 37-53.

PEZESHKI, S.R. Wetland plant responses to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v.46, p.299-312, 2001.

PINTO, L.F.S.; LAUS NETO, J.A.; PAULETTO, E.A. **Solos de Várzea do Sul do Brasil cultivados com arroz irrigado**. In: GOMES, A.S.; MAGALHÃES, A.M. Arroz irrigado no Sul do Brasil. Brasília: Embrapa, 2004. p.45-95.

PIRES, J.L.F.; SOPRANO, E.; CASSOL, B. Adaptações morfofisiológicas da soja em solo inundado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.37, n.1, p.41-50, 2002.

PORCEL, R.; BAREA, J.M.; RUIZ-LOZANO, J.M. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. **New Phytologist**, v.157, n.1, p.135-143, 2003.

POCIECHA, E.; KOSCIELNIAK, J.; FILEK, W. Effects of root flooding and stage of development on the growth and photosynthesis of field bean (*Vicia faba* L. Minor). **Acta Physiologiae Plantarum**, v.30, n.4, p.529-535, 2008.

PORTO, B.N.; ALVES, J.D.; MAGALHÃES, P.C.; CASTRO, E.M.; CAMPOS, N.A.; SOUZA, K.R.D.; MAGALHÃES, M.M.; ANDRADE, C.A.; SANTOS, M.O. Calcium-dependent tolerant response of cell wall in maize mesocotyl under flooding stress. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.199, p.134-143, 2013.

PRASAD, T.K.; ANDERSON, M.D.; MARTIN, B.A.; STEWART, C.R. Evidence for chilling-Induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. **The Plant Cell**, v.6, n.1, p.65-74, 1994.

RADFORD, P.J. Growth analysis formulae: their use and abuse. **Crop Science**, v.7, n.3, p.171-175, 1967.

REYNA, N.; CORNELIOUS, B.; SHANNON, J. G.; SNELLER, C. H. Evaluation of a QTL for waterlogging tolerance in southern soybean germplasm. **Crop Science**, v.43, p.2077-2082, 2003.

RICHARDS, F.J. **The quantitative analysis of growth**. In: STEWWARD, F.C. (ed). *Plant Physiology. A treatise*. New York: Academic press, 1969. p.3-76.

RIBEIRO, N.D.; ANTUNES, I.F.; SOUZA, J.F.; POERSCH, N.L. Adaptação e estabilidade de produção de cultivares e linhagens-elite de feijão no Estado do Rio Grande do Sul. **Ciência Rural**, v.38, p.2434-2440, 2008.

ROMERO-PUERTAS, R.C.; CORPAS, F.J.; RODRÍGUEZ-SERRANO, M.; GÓMEZ, M.; RÍO, L.A.; SANDALIO, L.M. Differential expression and regulation of antioxidative enzymes by cadmium in pea plants. **Journal of Plant Physiology**, v.164, n.10, p.1346-1357, 2007.

ROSO, C.; RESTLE, J.; SOARES, A.B.; ANDREATTA, E. Aveia preta, triticales e centeio em mistura com azevém. 1. Dinâmica, produção e qualidade de forragem. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.29, n.1, p.75-84, 2000.

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, p.602-616, 2009.

SACHS, M.; VARTAPETIAN, B. Plant anaerobic stress I. Metabolic adaptation to oxygen deficiency. **Plant Stress**, v.1, p.123-135, 2007.

SCHMILDT, E.R.; NASCIMENTO, A.L.; CRUZ, C.D.; OLIVEIRA, J.A.R. Avaliação de metodologias de adaptabilidade e estabilidade de cultivares de milho. **Acta Scientiarum Agronomy**, v.33, n.1, p.51-58, 2011.

SCHÖFFEL, E.R.; SACCOL, A.V.; MANFRON, P.A.; MEDEIROS, S.L.P. Excesso hídrico sobre os componentes do rendimento da cultura da soja. **Ciência Rural**, v.31, n.1, p.7-12, 2001.

SENA, J.O.A.; ZAIDAN, H.A.; CASTRO, P.R.C. Transpiration and stomatal resistance variations of perennial tropical crops under soil water availability conditions and water deficit. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.50, n.2, p.225-230, 2007.

SHAO, H.B.; CHU, L.Y.; JALEEL, C.A.; ZHAO, C.X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, v.331, p.215-225, 2008.

SHALATA, A.; TAL, M. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*. **Physiologia Plantarum**, v.104, n.2, p.169-174, 1998.

SHINGAKI-WELLS, R.N.; HUANG, S.; TAYLOR, N.L.; CARROLL, A.J.; ZHOU, W.; MILLAR, A.H. Differential molecular responses of rice and wheat coleoptiles to anoxia reveal novel metabolic adaptations in amino acid metabolism for tissue tolerance. **Plant Physiology**, v.156, p.1706-1724, 2011.

SINHA, S.; SAXENA, R. Effect of iron on lipid peroxidation, and enzymatic and nonenzymatic antioxidants and bacoside-a content in medicinal plant *Bacopa monnieri* L. **Chemosphere**, v.62, n.8, p.1340-1350, 2006.

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, p.1341-1348, 2009.

SILVA, V.R.; REICHERT, J.M.; REINERT, D.J. Variação na temperatura do solo em três sistemas de manejo na cultura do feijão. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.30, p.391-399, 2006.

SILVA, J.B.; LAZARINI, E.; SÁ, M.E.; VIEIRA, R.D. Efeito da irrigação sobre o potencial fisiológico de sementes de soja em semeadura de inverno. **Revista Brasileira de Sementes**, v.32, n.2, p.73-82, 2010.

SILVA, L.C.; BELTERÃO, N.E.M.; AMORIM NETO, M.S. **Análise do crescimento de comunidades vegetais**. Embrapa Algodão, Campina Grande, 2000. 17p. (Circular Técnica, 34).

SILVA, L.S.; RANNO, S.K. Calagem em solos de várzea e a disponibilidade de nutrientes na solução do solo após o alagamento. **Ciência Rural**, v.35, n.5, p.1054-1061, 2005.

STRECK, E.V.; KÄMPF, N.; DALMOLIN, R.S.D.; KLAMT, E.; NASCIMENTO, P.C.; SCHNEIDER, P.; GIASSON, E.; PINTO, L.F.S. **Solos do Rio Grande do Sul**. 2 ed. Porto Alegre: EMATER/RS; UFRGS, 2008, 222p.

SULLIVAN, M.; VANTOAI, T.; FAUSEY, N.; BEUERLEIN, J.; PARKINSON, R.; SOBOYEJO, A. Evaluating on-farm flooding impacts on soybean. **Crop Science**, v.41, p.93-100, 2001.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5 ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 954p.

TANAKA, R.T.; MASCARENHAS, H.A.A.; MIRANDA, M.A.C. Effect of liming on soybean protein and oil yield. **Better Crops International**, v.7, n.2, p.1-9, 1991.

TEXEIRA, L.R.; BRACCINI, A.L.; SPERANDIO, D.; SCAPIM, C.A.; SCHUSTER, I.; VIGANÓ, J. Avaliação de cultivares de soja quanto à tolerância ao estresse hídrico em substrato contendo polietileno glicol. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v.30, n.2, p.217-223, 2008.

THEISEN, G.; VERNETTI JR, F.J.; ANDRES, A.; SILVA, J.J.C. **Manejo da cultura da soja em terras baixas em safras com El-Niño**. Pelotas: Embrapa Clima

Temperado, 2009. (Circular Técnica, 82)

THOMAS, A.L.; GUERREIRO, S.M.C.; SODEK, L. Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean. **Annals of Botany**, v.96, n.4, p.1191-1198, 2005.

URCHEI, M.A.; RODRIGUES, J.D.; STONE, L.F. Análise de crescimento de duas cultivares de feijoeiro sob irrigação, em plantio direto e preparo convencional. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.3, p.497-506, 2000.

VEIGA, A.D.; VON PINHO, É.V.R.; VEIGA, A.D.; PEREIRA, P.H.A.R.; OLIVEIRA, K.C.; VON PINHO, R.G. Influência do potássio e da calagem na composição química, qualidade fisiológica e na atividade enzimática de sementes de soja. **Ciência e Agrotecnologia**, v.34, n.4, p.953-960, 2010.

VERNETTI JUNIOR, F.J. **Soja: resultados de pesquisa na Embrapa Clima Temperado – 2009**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2009. 78 p. (Embrapa Clima Temperado. Documentos, 273).

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.

WANG, X.; LIU, T.; LI, C.; CHEN, H. Effects of soil flooding on photosynthesis and growth of *Zea mays* L. seedlings under different light intensities. **African Journal of Biotechnology**, v.11, n.30, p.7676-7685, 2012.

WILLEKENS, H.; CHAMNONGPOL, S.; DAVEY, M.; SCHRAUDNER, M.; LANGEBARTELS, C.; MONTAGU M.V.; INZÉ, D.; CAMP, W.V. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C3 plants. **The EMBO Journal**, v.16, p.4806-4816, 1997.

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, p.122-130, 2010.

YORDANOVA, R.Y.; POPOVA, L.P. Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. **Acta Physiology Plant**, v.29, n.6, p.535-541, 2007.

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.

ZABALZA, A.; VAN DONGEN, J.T.; FROEHLICH, A.; OLIVER, S.N.; FAIX, B.; GUPTA, K.J.; SCHMÄZLIN, E.; IGAL, M.; ORCARAY, L.; ROYUELA, M.; GEIGENBERGER, P. Regulation of respiration and fermentation to control the plant internal oxygen concentration. **Plant Physiology**, v.149, p.1087-1098, 2009.