

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



Dissertação

Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de trigo submetidas a períodos de alagamento e qualidade fisiológica de sementes

Samantha Rigo Segalin

Pelotas, 2015

Samantha Rigo Segalin

Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de trigo submetidas a períodos de alagamento e qualidade fisiológica de sementes

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel da Universidade Federal de Pelotas como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências.

Orientador: Prof. Dr. Tiago Zanatta Aumonde

Coorientador: Prof. Dr. Francisco Amaral Villela

Pelotas, 2015

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

S454a Segalin, Samantha Rigo

Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de trigo submetidas a períodos de alagamento e qualidade fisiológica de sementes / Samantha Rigo Segalin ; Tiago Zanatta Aumonde, orientador ; Francisco Amaral Villela, coorientador. — Pelotas, 2015.

52 f.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2015.

1. Triticum aestivum. 2. Estresse hídrico. 3. Estádio de desenvolvimento. 4. Hipoxia. I. Aumonde, Tiago Zanatta, orient. II. Villela, Francisco Amaral, coorient. III. Título.

CDD : 633.11

Samantha Rigo Segalin

Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de trigo submetidas a períodos de alagamento e qualidade fisiológica de sementes

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

Data da Defesa: 31/08/2015.

Banca examinadora:

Francisco Amaral Villela, Dr.
(Coorientador)

Caroline Leivas Moraes, Dra.

Andréia da Silva Almeida, Dra.

Vanessa Nogueira Soares, Dra.

Aos meus pais, Valdir e Vânia;
À minha irmã, Gabriele.

OFEREÇO E DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Pelotas e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, pela oportunidade de realização desse curso.

À Capes pela concessão da bolsa de estudo.

Ao Prof. Dr. Francisco Amaral Villela, pela coorientação, amizade, acolhimento, compreensão e atenção dispensada para comigo nesse período.

A todos os colegas do Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, em especial à Tuane Araldi da Silva, pela amizade e convivência.

Ao estagiário Daniel Ribeiro pelo auxílio, dedicação e comprometimento.

Às colegas e amigas da cidade de Santa Maria, Ana Paula Barbieri, Carolina Huth, Gerusa Conceição e Manoela Beche, muito obrigada pela amizade, momentos de descontração e apoio durante o curso.

Aos meus familiares que sempre me apoiaram. Aos meus pais, Valdir e Vânia, que me deram não somente a vida, mas principalmente a minha educação, condições de estudo e me fizeram compreender que tão importante quanto os conceitos técnicos, são os de cunho pessoal.

À minha irmã Gabriele quem sempre torceu por mim e em quem sempre encontrei amor e apoio.

Ao meu esposo e amigo Leonard Piveta, pelo seu amor, por estar sempre ao meu lado disposto a me ajudar em qualquer situação e, principalmente, pelo seu apoio para continuar mesmo quando isso parecia impossível, minha mais profunda e sincera gratidão.

A toda família Piveta, que me acolheu tão carinhosamente, pelo incentivo e torcida.

Aos amigos Natália Del Fabro e Fernando Goldstein que fazem parte do meu amadurecimento, pelo apoio e companheirismo durante esses anos.

A todos que de alguma forma contribuíram para concretização deste trabalho.

E finalmente a Deus por sempre me iluminar e me guiar...

RESUMO

SEGALIN, Samantha Rigo. **Análise de crescimento e partição de assimilados em plantas de trigo submetidas a períodos de alagamento e qualidade fisiológica de sementes**. 2015. 52f. Dissertação (Mestrado em Ciência e Tecnologia de Sementes) – Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS.

O estresse causado pelo alagamento interfere negativamente na fisiologia, crescimento e desenvolvimento das plantas, limitando, portanto, a produtividade das áreas tritícolas. As respostas das plantas de trigo (*Triticum aestivum* L.) submetidas ao alagamento ainda não são perfeitamente compreendidas. O melhor entendimento do mecanismo de crescimento em condições de privação de oxigênio pode contribuir para o adequado manejo das lavouras e detecção de possíveis problemas no desenvolvimento da cultura. Para testar a suscetibilidade ao encharcamento ao longo da ontogenia da cultura, os objetivos foram analisar o crescimento e a partição de assimilados das plantas de trigo submetidas a diferentes períodos de alagamento, bem como avaliar a expressão do vigor de sementes produzidas pelas plantas submetidas ao alagamento em pré e pós-antese. As plantas de trigo foram submetidas ao alagamento por três, quatro e cinco dias durante duas fases do ciclo de cultivo: alongamento do colmo e enchimento das sementes. Ao avaliar comparativamente o estresse negativo em condições de hipoxia nos estádios vegetativo e reprodutivo, utilizou-se o tempo médio de quatro dias de inundação para determinar a fase fenológica mais sensível ao alagamento. O alagamento afeta negativamente o crescimento de plantas de trigo, verificado pela redução da matéria seca total e da taxa de produção de matéria seca. A partição de matéria seca não mostra variações pronunciadas entre as estruturas da planta de trigo submetidas ao alagamento nos estádios vegetativo e na fase de enchimento da semente. O alagamento de plantas de trigo ocasiona redução no vigor de sementes. O estresse por alagamento no estágio vegetativo e reprodutivo em plantas de trigo causa redução de produtividade, pelo decréscimo do peso de mil sementes.

Palavras Chave: *Triticum aestivum*, estresse hídrico, estágio de desenvolvimento, hipoxia

ABSTRACT

SEGALIN, Samantha Rigo. **Growth analysis and assimilate partition in wheat plants subjected to flooding periods and physiological seed quality**. 2015. 52f. Dissertação (Mestrado em Ciência e Tecnologia de Sementes) – Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Sementes, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS.

Waterlogging stress adversely modifies physiology, plant growth and plants development, limiting therefore, the wheat areas productivity. The *Triticum aestivum* L. plants responses subjected to flooding are not completely understood. A better understanding of growth mechanism under oxygen depletion conditions may contribute to suitable crops management and detect possible problems in the culture development. To assay the flooding susceptibility along the culture ontogeny, the aims were analyze the wheat plants growth and assimilated partition into different flooding periods as well evaluate the seed vigor expression produced by plants subject to waterlogging in pre and post-anthesis. The wheat plants were subjected to flooding for three, four and five days during two stages of the crop cycle: the stem elongation and filling of the seed. To quantify the negative stress under hypoxic conditions in vegetative or reproductive stages, were used a four days waterlogged time to determine which phenological stage were more sensitive to flooding. Flooding negatively affects the wheat plants growth, as verified by the reduction of total dry matter and dry matter production rate. The dry matter partition does not show pronounced variations among the wheat plant structures subjected to flooding in vegetative and seed filling stage. The wheat plants waterlogged causes reduction in seed vigor. Flooding stress in vegetative and reproductive stage of wheat plants cause yield reduction by decreasing the thousand grains weight.

Key words: *Triticum aestivum*, water stress, developmental stage, hypoxia

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Matéria seca acumulada ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.....**22**
- Figura 2** - Taxa de produção de matéria seca acumulada ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.....**23**
- Figura 3** - Taxa de crescimento relativo ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento..... **24**
- Figura 4** - Índice de área foliar ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.....**25**
- Figura 5** - Partição de matéria seca entre diferentes estruturas das plantas de trigo (A) ausência de alagamento, (B) alagamento no período vegetativo, (C) alagamento no período reprodutivo e (D) alagamento nos períodos vegetativo e reprodutivo.....**26**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Qualidade fisiológica das sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas a quatro períodos de alagamento. Valores médios dos testes de primeira contagem da germinação (PC), germinação (G), índice de velocidade de germinação (IVG), emergência em areia (EA) e índice de velocidade de emergência (IVE).....**32**
- Tabela 2** - Qualidade fisiológica das sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas ou não ao alagamento. Valores médios dos testes de primeira contagem da germinação (PC), germinação (G), índice de velocidade de germinação (IVG), emergência em areia (EA) e índice de velocidade de emergência (IVE). **33**
- Tabela 3** - Peso de mil sementes (PMS) e teor de água na colheita de sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas a quatro períodos de alagamento..... **35**
- Tabela 4** - Peso de mil sementes (PMS) e teor de água na colheita de sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas ou não ao alagamento..... **35**

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2 CAPÍTULO I - Crescimento e partição de assimilados de plantas de trigo sob efeito de alagamento do solo.....	19
2.1 Introdução	19
2.2 Material e Métodos.....	20
2.3 Resultados e Discussão.....	22
2.4 Conclusões	27
3 CAPÍTULO II - Desempenho fisiológico de sementes oriundas de plantas de trigo submetidas ao alagamento	28
3.1 Introdução	28
3.2 Material e Métodos.....	29
3.3 Resultados e Discussão.....	31
3.4 Conclusões	36
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	38
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	39

1 INTRODUÇÃO GERAL

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é o cereal mais cultivado no mundo, com mais de 220 milhões ha cultivados (ASSENG et al., 2011; FAO, 2015), contribuindo com cerca de um quinto das calorias da dieta e proteínas disponíveis em todo o mundo (SHIFERAW et al., 2013). Do amplo grupo de espécies de trigo pertencentes à família Poaceae, o mais cultivado mundialmente é *Triticum aestivum* (SHEWRY, 2010).

O Brasil está entre os dez maiores importadores do cereal no mundo, assim como Egito e a Indonésia (USDA, 2015). Devido à insuficiência do abastecimento e da produção interna do trigo no país, a importação é necessária para atender ao consumo interno que segue crescendo a cada safra (CONAB, 2014).

A cultura é produzida principalmente na Região Sul do Brasil e concentra 90% da produção nacional de trigo. A área semeada com a cultura na safra 2014 reduziu 10,8% em relação à última estação de cultivo, a qual pode ser justificada pelas condições comerciais desfavoráveis, elevação dos custos de produção, além da possibilidade da safra de inverno atrasar a implantação das culturas de verão (CONAB, 2015).

No estado do Rio Grande do Sul, conforme estabelecido pelo Zoneamento Agrícola do Ministério da Agricultura, o período ideal para a semeadura do trigo ocorre entre maio e julho, o que varia conforme o ciclo da cultura e o teor de argila no solo (MAPA, 2015). As mudanças climáticas alteram não apenas a magnitude global das chuvas, mas também sua distribuição sazonal (EASTERLING, 2000; IPCC, 2014), atuando como fatores essenciais no controle de ciclos biogeoquímicos (AUSTIN et al., 2004), na fenologia do crescimento e reprodução das espécies (DIRZO et al., 2011), regulando, assim, a produção agrícola.

Áreas semeadas em maio, com cultivares de ciclo médio-longo, atingirão a maturação da semente em meados de setembro, época com alta probabilidade de ocorrência de chuvas prolongadas, ocasionando desta forma prejuízos na qualidade das sementes.

Maiores avanços na elucidação do comportamento de plantas de trigo sob estresse por encharcamento são necessários, uma vez que a produção de trigo tem uma importância fundamental na segurança alimentar e na economia mundial nas próximas décadas (SHIFERAW et al., 2013).

O encharcamento do solo é considerado uma das principais limitações abióticas no crescimento, desenvolvimento, distribuição e produtividade das culturas agrícolas (JACKSON; COLMER, 2005), especialmente em regiões com elevados índices de precipitação pluvial e solos mal drenados (EZIN et al., 2010; LI et al., 2010).

O estresse provocado pelo alagamento é limitante na produção de diversas culturas agrícolas, tais como milho (TANG et al., 2010; CHENG et al., 2010), canola (CHENG et al., 2010), trigo (ZHENG et al., 2009), algodão (MILROY et al., 2009) e girassol (GRASSINI et al., 2007).

Estima-se que, anualmente, 10% das áreas agrícolas mundiais estejam expostas às inundações (PRADHAN; MOHANTY, 2013). Na América Latina, em torno de 11,3% das terras cultiváveis apresentam drenagens insuficientes (WOOD et al., 2000). No Brasil, aproximadamente 33 milhões de hectares de solos estão propensos aos alagamentos (FERREIRA et al., 2008). As perdas na produção agrícola por excesso hídrico podem chegar a 40% em casos severos (EZIN et al., 2010) como resultado negativo nos distúrbios fisiológicos das plantas (GIBBS; GREENWAY, 2003).

O alagamento do solo provoca alterações nas propriedades físicas, químicas e biológicas do solo (PEZESHKI; DELAUNE, 2012) decorrentes, principalmente de processos que controlam os fluxos de solutos e gases (KIRK, 2004). Com o excesso de água ocorre a saturação dos poros, inibindo a difusão gasosa entre as raízes e a atmosfera (COLMER; FLOWERS, 2008; STRIKER, 2012). O desequilíbrio entre a difusão do oxigênio e a velocidade de consumo pelas raízes das plantas e microrganismos torna o solo encharcado desprovido de oxigênio em poucos dias (VISSER et al., 2003; BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008), levando à formação de um ambiente hipóxico (SAIRAM et al., 2009).

A diminuição do oxigênio no solo ativa o metabolismo anaeróbico das plantas, ocasionando decréscimo da produção de energia (SAIRAM et al., 2009; ZABALZA et al., 2009; TAIZ; ZEIGER, 2013). Como resultado desta via metabólica, também ocorre a produção de substâncias tóxicas como, Fe^{2+} , Mn^{2+} , e H_2S , além do acúmulo de CO_2 e ácidos orgânicos, ocasionando danos às plantas sob condições de alagamento (GREENWAY et al., 2006; SETTER et al., 2009).

O acúmulo de gás carbônico modifica o pH do solo (KIRK, 2004), provocando a redução do potencial de oxirredução (RYSER et al., 2011; ABBASPOUR, 2012). O

potencial redox é considerado um indicador do baixo nível de oxigênio presente, afetando a disponibilidade de nutrientes para as plantas (UNGER et al., 2009). Essas mudanças podem ser explicadas, parcialmente, pelas interações iônicas que ocorrem tanto no solo, quanto na planta e provocam efeitos negativos no crescimento e desenvolvimento vegetal.

Como resposta ao estresse por inundação, as plantas induzem sinais transduccionais, conduzindo ao desenvolvimento da rota metabólica fermentativa (TAIZ; ZEIGER, 2013). De acordo com a espécie, ocorrem mudanças morfológicas e anatômicas, como a formação de raízes adventícias (YIN et al., 2010). As mudanças bioquímicas nas plantas são, geralmente, induzidas por um curto período de inundação, enquanto que as alterações anatômicas e morfológicas estão envolvidas com maiores períodos de alagamento (CHEN et al., 2002).

A resposta das plantas ao encharcamento é atribuída à duração, intensidade, ao genótipo e à fase de desenvolvimento das plantas durante o estresse (COLMER; VOESENEK, 2009). As alterações bioquímicas, fisiológicas e morfoanatômicas em resposta ao alagamento, garantem a manutenção do crescimento e das funções vitais, sob condição de deficiência de oxigênio (COLMER; VOESENEK, 2009; YIN et al., 2009).

A principal alteração morfológica em condições de inundação é a formação de aerênquima no córtex radicular (EVANS, 2003; STRIKER et al., 2007). O tecido aerênquimático fornece um sistema contínuo de espaços aéreos interconectados de baixa resistência à difusão do oxigênio, da parte aérea às raízes submersas, permitindo o crescimento radicular e exploração do solo em condições anaeróbias (COLMER; VOESENEK, 2009). Esse tecido também permite a desintoxicação e eliminação de gases como, dióxido de carbono, etileno e metano produzido pelas raízes, ou por microrganismos do solo (COLMER, 2003), que se acumulam em quantidades tóxicas sob hipoxia.

A formação de aerênquima é específica para determinadas espécies e pode ser diferente entre os genótipos dentro de uma única espécie (COLMER, 2003). Os dois principais tipos de aerênquima são formados de maneira distinta. O aerênquima lisígeno é resultante da morte seletiva de células no córtex radicular, deixando espaços gasosos (KAWAI et al., 1998) e pode ser encontrado em culturas como o trigo (TROUGHT; DREW, 1980a), milho (DREW et al., 1979) e arroz (JUSTIN; ARMSTRONG, 1991). Já o aerênquima esquizógeno é resultante da separação das

células e dos espaços intercelulares devido ao arranjo diferencial das células que compõem os tecidos, e pode ser encontrado mesmo em plantas bem supridas com O₂ (EVANS, 2003; SEAGO et al., 2005).

Muitas espécies de cultivo irrigado como o arroz, formam aerênquima lisígeno constitutivamente em condições normóxicas, enquanto que nas culturas de sequeiro, como o trigo, normalmente, não há formação de aerênquima nessas condições (SHIONO et al., 2008). Nestas espécies, o tecido se desenvolve conforme o encharcamento do solo (COLMER et al., 2006). Sabe-se que o etileno está envolvido na formação desse tipo de aerênquima (VISSER; BÖGEMANN, 2006). Porém, maiores pesquisas são necessárias, pois os mecanismos detalhados ainda não foram perfeitamente compreendidos.

O excesso de água ocasiona alterações morfológicas nas raízes e na parte aérea, aumento na altura da planta e, conseqüentemente, na proporção de biomassa na parte aérea (GRIMOLDI et al., 1999). A formação de raízes adventícias é destacada como uma resposta frequente das espécies ao encharcamento, que auxiliam na absorção de água e nutrientes sob condições de alagamento (YIN et al., 2009). Raízes das plantas de trigo expostas a inundação tem de quatro a cinco vezes maior porosidade em comparação àquelas cultivadas em solos bem drenados (MALIK et al., 2001). Por outro lado, a redução de absorção de água em condições de alagamento é consequência da redução da condutividade hidráulica das raízes (ISLAM; MCDONALD, 2004) que pode estar associada com a acidificação do citoplasma celular pelo excesso de prótons (TOURNAIRE-ROUX et al., 2003).

Plantas expostas a condições de hipoxia podem induzir o metabolismo fermentativo como mecanismo de adaptação à falta de oxigênio (FUKAO et al., 2003; PEÑA-FRONTERRAS et al., 2008) e à manutenção da síntese de ATP (KENNEDY et al., 1992).

A exposição de raízes em condições de deficiência de oxigênio, aumenta substancialmente as atividades das enzimas da fermentação alcoólica e láctica em trigo (WATERS et al., 1991), milho (WIGNARAJAH; GREENWAY, 1976) e cevada (WIGNARAJAH et al., 1976). Com a acidificação do citoplasma, a síntese de proteínas é reduzida, a glicólise é restrita e ocorre um acentuado déficit de energia no vegetal (KULICHIKHIN et al., 2008).

A quantidade de ATP produzida durante a fermentação é menor em comparação à fosforilação oxidativa (ASCHI-SMITI, 2003). A baixa produção de

energia se deve ao fato de que com etanol ou lactato, a eficiência de fermentação é de aproximadamente 4%, uma vez que a energia disponível da sacarose é conservada no produto final (TAIZ; ZEIGER, 2013). Devido a essa baixa eficiência de geração de energia, é necessário um incremento na taxa de glicólise para produzir ATP que as células necessitam para sobreviver (TAIZ; ZEIGER, 2013).

O aumento da taxa glicolítica contribui para melhorar o estado energético da planta e o uso eficiente de carboidratos para a produção de energia (ASCHI-SMITI, 2003). A fermentação usa glicose como substrato, assim, o fornecimento adequado de açúcares fermentáveis, o aumento da degradação do amido ou o armazenamento de carboidratos como açúcares simples, pode ser um mecanismo importante de sobrevivência em condições de inundação (PEÑA-FRONTERRAS et al., 2008). A disponibilidade de carboidratos fermentáveis constitui-se em parâmetro bioquímico relacionado à tolerância ao encharcamento em cereais (GUGLIELMINETTI et al., 2001).

A inundação reduz a taxa fotossintética (JACKSON; DREW, 1984) como resultado da limitação da absorção de gás carbônico devido ao fechamento dos estômatos (MOLLARD et al., 2008). Trabalhos têm demonstrado correlação entre a condutância estomática e a fixação de carbono em plantas sob alagamento, indicando que a abertura dos estômatos pode ser um fator limitante para a fotossíntese (MIELKE et al., 2003). O fechamento dos estômatos sob inundação pode ocorrer em resposta à perda de água pelas folhas, pela perda de turgência nas células-guarda (BRADFORD; HSIAO, 1982; STRIKER et al., 2007).

A restrição da capacidade fotossintética pode ser atribuída à redução do teor de clorofila nas folhas (MANZUR et al., 2009), a atividade de enzimas de carboxilação, ou ainda, danos oxidativos no fotossistema II por espécies reativas de oxigênio (EROs) (YORDANOVA et al., 2004). As EROs são formas parcialmente reduzidas do oxigênio atmosférico e importantes indicadores celulares de estresse (LIN et al., 2008). Essas espécies podem ser geradas pela excitação de oxigênio à forma simples, ou por transferência de um, dois ou três elétrons, formando o radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e hidroxila ($OH^{\cdot}$), respectivamente (MITTLER, 2002; LIN et al., 2008).

A plasticidade fisiológica ou fenotípica é importante para a sobrevivência de plantas em áreas sujeitas a alagamentos periódicos, expostas à deficiência de oxigênio no solo. O crescimento e o desenvolvimento das plantas são funções dos

processos metabólicos que são afetadas por fatores genéticos e ambientais. Estudos do padrão de crescimento e sua compreensão permitem entender não somente como a planta acumula matéria seca, mas também revelam os eventos que fazem as plantas serem mais ou menos produtivas (ÖZALKAN et al., 2010).

De acordo com Colmer e Voesenek (2009), o alagamento do solo provoca uma crise energética na planta, em decorrência do fechamento estomático, refletindo no acúmulo de açúcares e amido nas sementes. Consequentemente, o crescimento das plantas é inibido durante o alagamento do solo e o acúmulo de matéria seca é reduzido (OSMAN et al., 2013; ZOU et al., 2014).

Assim, a análise de crescimento descreve as condições morfofisiológicas da planta em diferentes intervalos de tempo, permitindo acompanhar a dinâmica da produtividade, avaliada através de índices fisiológicos e bioquímicos (MAGALHÃES, 1986). A descrição do crescimento da planta por meio do acúmulo de matéria seca ao longo do tempo, como a adaptabilidade das espécies em ecossistemas adversos, é importante ferramenta para o manejo adequado e detecção de elementos que afetam o desenvolvimento da planta, como as práticas culturais.

Compreender as respostas de crescimento a inundações em plantas de trigo durante seu ciclo ontogênico auxilia a planejar estratégias de gestão de manejo. Além disso, a melhor compreensão dos processos fisiológicos associados a sensibilidade ao alagamento pode auxiliar no desenvolvimento de cultivares de trigo com maior tolerância a períodos de submersão. Os objetivos do presente trabalho foram analisar o crescimento e a partição de assimilados das plantas de trigo submetidas a diferentes períodos de alagamento, bem como avaliar a expressão do vigor de sementes produzidas pelas plantas sob alagamento em pré e pós-antese.

2 CAPÍTULO I - CRESCIMENTO E PARTIÇÃO DE ASSIMILADOS DE PLANTAS DE TRIGO SOB EFEITO DE ALAGAMENTO DO SOLO

2.1 Introdução

O trigo (*Triticum aestivum* L.) é uma cultura de importância global, representando aproximadamente 20% de toda a quantidade de energia consumida mundialmente (FAO, 2015). O crescimento e o desenvolvimento da cultura são dependentes da expressão da sua constituição genética, bem como de fatores ambientais.

Estresses abióticos são condições ambientais que afetam negativamente o potencial genético de crescimento e rendimento das plantas (MICKELBART et al., 2015). Cerca de 70% da produção global de trigo encontra-se em áreas irrigadas ou regiões de alta pluviosidade (REYNOLDS; BRAUN, 2013). O alagamento é restrição global em sistemas de cultivo devido ao aumento da frequência de eventos climáticos extremos (WOLLENWEBER et al., 2003).

Esse estresse é ocasionado pela redução da disponibilidade de oxigênio nas células vegetais (BAILEY SERRES; VOESENEK, 2008). Condições ambientais com deficiência de oxigênio levam as raízes das plantas a alterar de respiração aeróbica para anaeróbica, reduzindo a produção de energia (GIBBS; GREENWAY, 2003).

As respostas fisiológicas e bioquímicas do trigo durante o alagamento do solo (SETTER et al., 2009; HOSSAIN; UDDIN, 2011), ocasionam reduções nas taxas fotossintéticas (ZHENG et al., 2009), no metabolismo de carboidratos nas raízes e na parte aérea (XIE et al., 2003), na absorção de água e nutrientes (SAIRAM et al., 2008). A falta de oxigênio afeta a produção e a alocação de carboidratos, (MALIK et al., 2002) reduzindo a quantidade de matéria seca transferida para as sementes, sendo dependente do processo fotossintético (LONG et al., 2006).

A cultura do trigo é caracterizada pela acentuada capacidade adaptativa. Indubitavelmente, essa ampla capacidade de adaptação tem sido possível devido à natureza complexa do genoma da planta, o que proporciona elevada plasticidade para a cultura (ACEVEDO et al., 2009). Essa compensação conhecida como plasticidade é traduzida como a capacidade das plantas em se adaptarem às condições ambientais, durante o crescimento e desenvolvimento.

O crescimento das plantas de trigo sob alagamento do solo é de grande interesse, pois permite contribuir para o manejo adequado da lavoura e da detecção de possíveis problemas no desenvolvimento da cultura. Dessa forma, a utilização de metodologias que permitam acompanhar a dinâmica do desenvolvimento das plantas, avaliada por meio de índices fisiológicos ou bioquímicos constitui importante ferramenta de pesquisa.

A análise de crescimento é um método baseado no acúmulo de matéria seca pelas plantas, ao longo do tempo, resultante da atividade fotossintética e da absorção de minerais (BENINCASA, 2003). A adoção dessa metodologia permite estimar as causas do crescimento, inferindo sobre os prejuízos e contribuições dos processos no desenvolvimento vegetal.

Assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar o crescimento e a partição de assimilados das plantas de trigo submetidas ao alagamento do solo por períodos de tempo.

2.2 Material e Métodos

O experimento foi realizado em casa de vegetação, modelo capela, situada na latitude 31° 48' 15.12" S e longitude 52° 24' 55.1874" W na Universidade Federal de Pelotas. Sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, foram semeadas na profundidade de um cm em relação à superfície do solo em vasos de polietileno preto com capacidade de 14L. Após a emergência foi realizado desbaste das plântulas, deixando-se apenas três plântulas por vaso.

Os vasos foram preenchidos com solo classificado como Planossolo Hidromórfico Eutrófico Solódico (EMBRAPA, 2009) previamente submetido à correção e à adubação de acordo com análise do solo e conforme as recomendações do Manual de Adubação e Calagem para os Estados do RS e SC (CQFS RS/SC, 2004).

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com quatro tratamentos e cinco repetições. As plantas foram submetidas ao alagamento em dois estádios de desenvolvimento: 1) primeiro alagamento - no estádio anterior à antese, aos 46 dias após a emergência (DAE), durante a fase de alongamento do colmo; 2) segundo alagamento - no estádio pós-antese, estabelecido aos 92 dias após a emergência, durante a fase de enchimento das sementes.

Os tratamentos consistiram em: T1) ausência de alagamento - o solo foi mantido na capacidade de campo; T2) alagamento por três dias aos 46 DAE, seguido de alagamento por três dias, aos 92 DAE; T3) alagamento por quatro dias, aos 46 DAE, seguido de alagamento por quatro dias, aos 92 DAE; T4) alagamento por cinco dias, aos 46 DAE, seguido de alagamento por cinco dias, aos 92 DAE.

Os vasos de polietileno contendo solo foram perfurados na parte inferior e seus orifícios foram cobertos com silicone com o objetivo de evitar a troca gasosa e aeração do solo, mantendo uma camada de, aproximadamente, 20 mm de água na superfície do solo. Para drenar o solo encharcado, os orifícios dos vasos foram reativados, permitindo o escoamento da água e o retorno do solo à capacidade de campo. Vasos não perfurados foram utilizados para ausência de alagamento.

Foram realizadas coletas a intervalos regulares de 14 dias após a emergência (DAE) até final do ciclo de cultivo (120 DAE). Em cada coleta, as plantas foram separadas em órgãos (raiz, colmo, folha e espiga), sendo que as raízes foram lavadas sobre peneira de malha fina em água corrente. Após cada coleta, as plantas foram levadas para estufa de ventilação forçada mantida à temperatura de $70 \pm 2^\circ\text{C}$ por 72h. Após a secagem, o material foi pesado em balança analítica e os resultados expressos em gramas.

A área foliar (A_f) foi determinada com o medidor de área foliar marca Li-Cor, modelo Li-3100C e o índice de área foliar (L) calculado pela fórmula $L = A_f/S_t$, sendo S_t a superfície do solo determinado empregando a área do círculo correspondente ao diâmetro do balde. Os dados primários de matéria seca total acumulada (W_t) e de área foliar 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 emergência (RICHARDS, 1969). Enquanto, os dados primários de área foliar (A_f) foram ajustados com o emprego de polinômios ortogonais (RICHARDS, 1969). Os valores instantâneos da taxa de produção de matéria seca (C_t) foram obtidos por meio de derivadas das equações ajustadas da matéria seca total (W_t) e de área foliar (A_f) em relação ao tempo (RADFORD, 1967).

Para determinação dos valores instantâneos da taxa de crescimento relativo (R_w) e taxa de crescimento relativo de área foliar (R_a) foram empregadas as fórmulas $R_w = 1/W_t \cdot dW_t/dt$ e $R_a = 1/A_f \cdot dA_f/dt$. Os valores instantâneos da razão de área foliar (F_a) foram estimados por meio da equação $F_a = A_f/W_t$, conforme Radford (1967).

A fim de determinar a partição de assimilados entre as diferentes estruturas das plantas de trigo (raízes, colmo, folhas e espigas) determinada no decorrer do desenvolvimento das plantas, foi utilizado o tempo médio de quatro dias de alagamento, durante os estádios vegetativo, reprodutivo e em ambos estádios fenológicos. A massa seca de cada estrutura da planta foi transformada em dados percentuais.

Os dados de crescimento no decorrer do ciclo de desenvolvimento das plantas de trigo foram analisados por meio de curvas de tendência (BARREIRO et al., 2006).

2.3 Resultados e Discussão

A matéria seca total (W_t) das plantas de trigo submetidas a distintos períodos de alagamento (Figura 1) manteve tendência logística ao longo do ciclo de desenvolvimento com elevado coeficiente de determinação ($R^2 = 0,99$). Indiferentemente do tempo em que as plantas permaneceram sob alagamento, houve crescimento inicial lento até os 35 dias após a emergência (DAE), o qual pode ser relacionado à reduzida área foliar, baixa absorção de água e nutrientes (MONTEITH, 1969; CHEN et al., 2002).

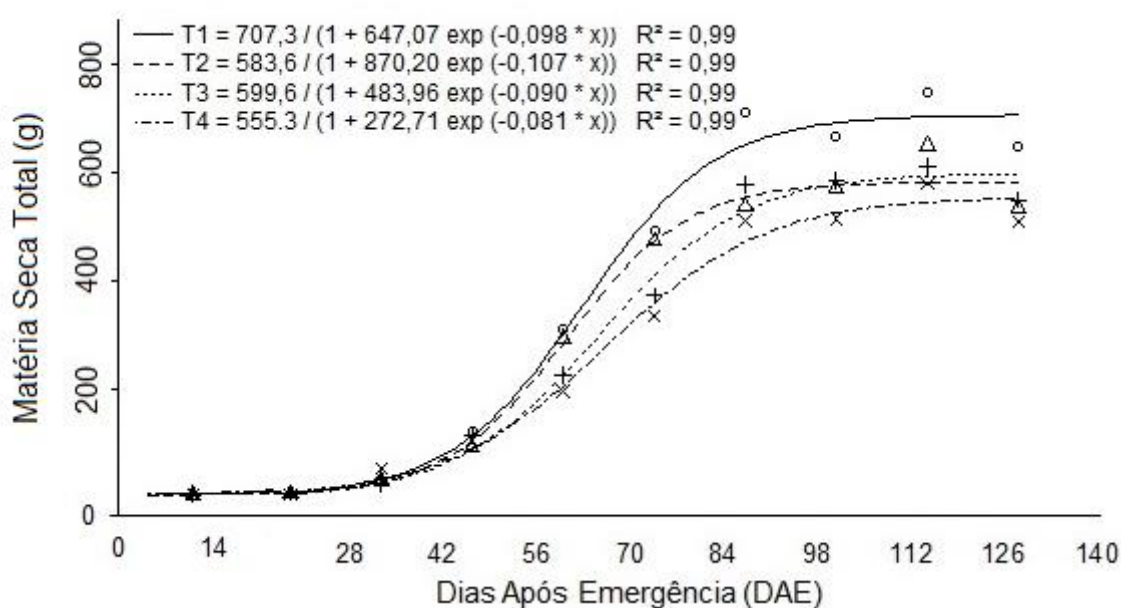


Figura 1 - Matéria seca acumulada ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.

A partir dos 40 DAE houve acelerado incremento de matéria seca até os 80 DAE. Plantas mantidas na capacidade de campo atingiram W_t máximo aos 120 DAE ($706,36 \text{ g m}^{-2}$). Com o aumento do tempo de alagamento, os acúmulos de matéria seca entre os tratamentos decresceram para os três dias ($583,20 \text{ g m}^{-2}$), para os quatro ($597,8 \text{ g m}^{-2}$) e aos cinco dias de alagamento ($552,05 \text{ g m}^{-2}$).

O crescimento é resultado da interceptação da energia solar e conversão em energia química por intermédio do processo fotossintético (TAIZ; ZEIGER, 2013). Sendo assim, o acúmulo de matéria seca pela planta durante o crescimento segue uma tendência sigmoideal ao longo do tempo (CHAPMAN; LEMAIRE, 1993). Esse modelo de curva decorre do balanço entre disponibilidade e demanda de carbono utilizado pela planta. Dados similares foram obtidos por Pedó et al. (2015) em trabalho conduzido com plantas de centeio submetidas a três dias de alagamento em diferentes estádios de desenvolvimento da cultura.

A taxa de produção de matéria seca (C_t) das plantas de trigo foi baixa no início do ciclo para todos os tempos de alagamento do solo. Os valores máximos foram atingidos aos 74 DAE na ausência de alagamento (Figura 2) decrescendo até o final do ciclo. Plantas de trigo mantidas na capacidade de campo apresentaram os maiores valores de C_t , seguidas pelos tratamentos três, quatro e cinco DAE.

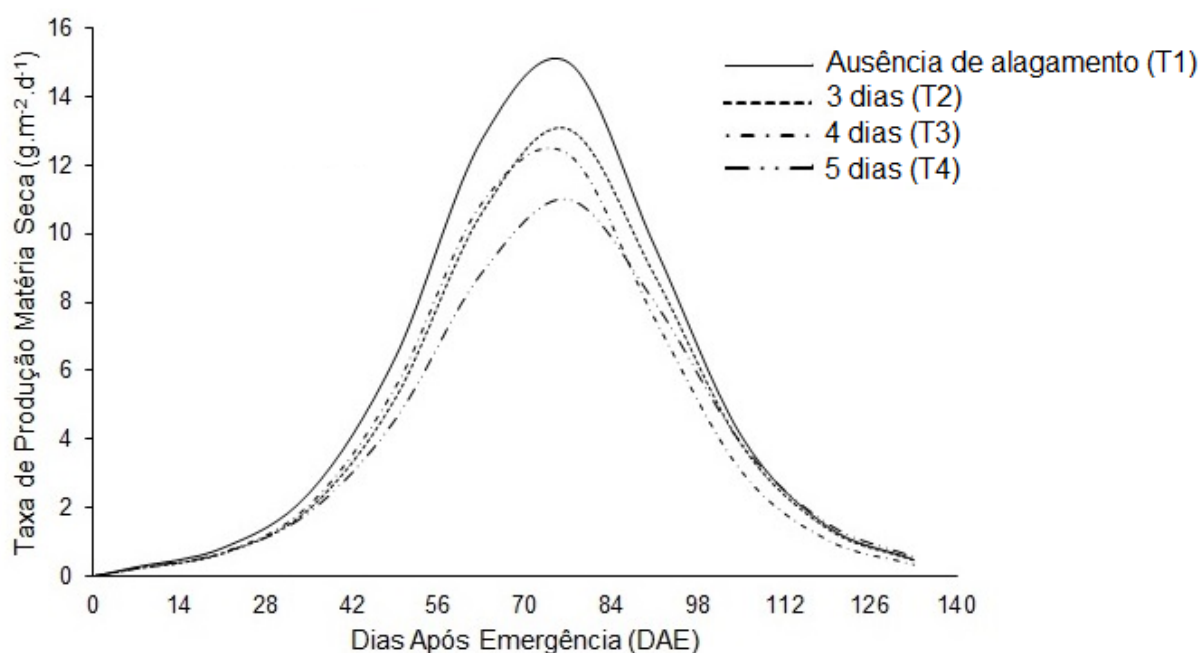


Figura 2 - Taxa de produção de matéria seca acumulada ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.

Para as plantas submetidas a três, quatro e cinco dias de alagamento, os valores máximos foram atingidos aos 75, 73 e 77 DAE, respectivamente, demonstrando que os períodos de alagamento modificaram de maneira temporal e quantitativa a obtenção das máximas taxas de produção de matéria seca. O encharcamento do solo, seja em pré ou pós-antese, não é uma perturbação transitória, pois apresenta consequências quantitativas nas taxas de produção de matéria seca das plantas de trigo. A baixa C_t inicial está relacionada à reduzida área foliar inicial (AUMONDE et al., 2011).

A taxa de crescimento relativo (R_w) é associada a estresses e perturbações ambientais (GALMÉS et al., 2005), fornecendo indicações da eficiência das plantas na conversão de matéria seca durante o crescimento vegetal (BRIGGS et al., 1920). A máxima R_w foi atingida no início do crescimento das plantas (Figura 3), devido à maioria das folhas apresentarem elevada capacidade fotossintética, favorecendo a produção de matéria seca no início do crescimento. A partir dos 28 DAE houve decréscimo sistemático de R_w até o final do período de desenvolvimento das plantas.

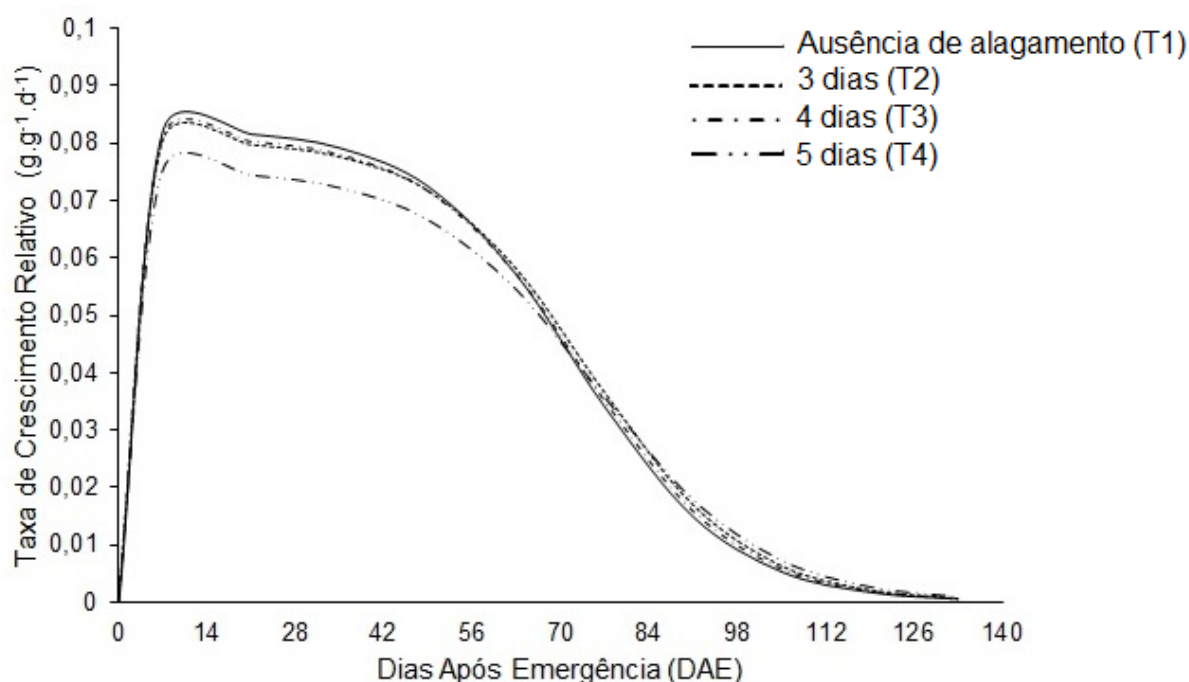


Figura 3 - Taxa de crescimento relativo ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.

Esse declínio pode ser explicado, em parte, pelo envelhecimento dos tecidos e alocação de componentes estruturais não assimilatórios (REES et al., 2010), pelo

aumento da atividade respiratória e o auto sombreamento das plantas (HUNT, 1982; METCALF et al., 2003). O declínio da R_w indica a aproximação da senescência das plantas conforme Cometti et al. (2008).

O índice de área foliar (L) é importante parâmetro em estudos de crescimento vegetal, definido como a razão entre a área da folha e a área da superfície do solo (ZHENG; MOSKAL, 2009). Os processos de crescimento das plantas podem ser negativamente afetados pelo alagamento, porque em plantas suscetíveis ao excesso hídrico a área foliar diminui (KUALI et al., 2015).

O índice apresentou comportamento semelhante em todos os tratamentos e foi obtido com elevado coeficiente de determinação ($R^2 \geq 0,97$). O crescimento foi reduzido até os 40 DAE e máximo aos 90 DAE (Figura 4) com posterior decréscimo, em virtude da taxa de senescência foliar ter ultrapassado a taxa de emissão de folhas novas.

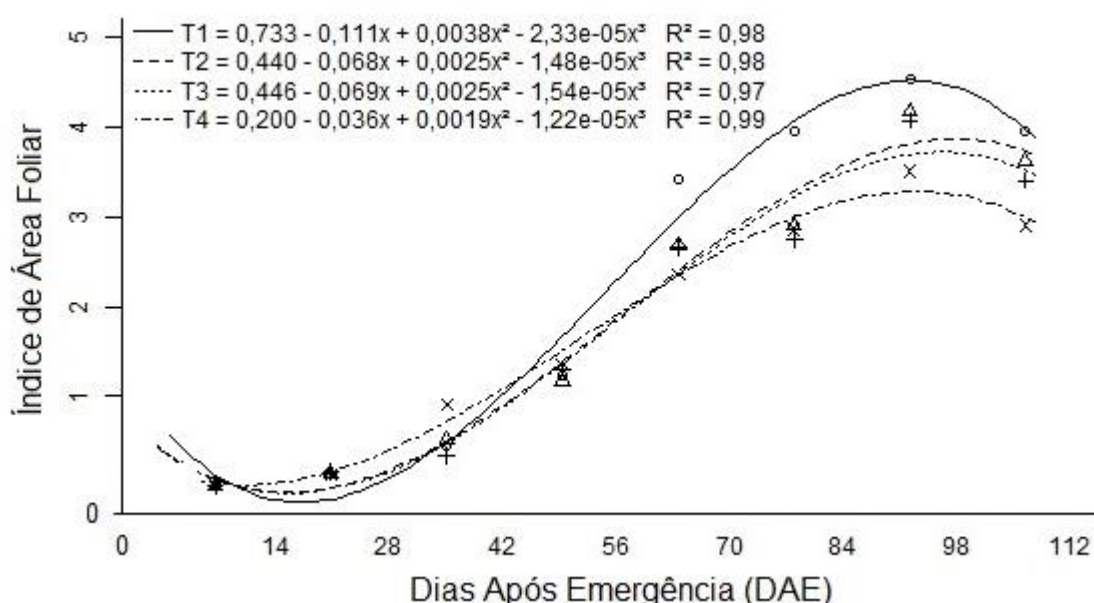


Figura 4 - Índice de área foliar ao longo da ontogenia de plantas de trigo submetidas a três períodos de alagamento, sendo T1: ausência de alagamento, T2: três dias de alagamento, T3: quatro dias de alagamento e T4: cinco dias de alagamento.

O encharcamento induz a senescência prematura das folhas em comparação às plantas mantidas na capacidade de campo, corroborando com trabalho de Hossain et al. (2011), ao atribuírem à inibição da expansão foliar, que está relacionada à redução da extensibilidade das paredes das células em condições de hipoxia. A senescência precoce causada pelo alagamento reduz a taxa fotossintética

e a produção de matéria seca total (JIANG et al., 2008). Da mesma forma, Araki et al. (2011) sugerem que lesões radiculares provocadas pela inundação, induzem a rápida senescência das folhas.

A partição de assimilados é a capacidade da planta em alocar matéria seca nos diversos órgãos (MARENCO; LOPES, 2009). A relação entre raiz e parte aérea pode fornecer informações sobre o comportamento da planta. A adequada proporção entre os parâmetros permite inferir que ocorreu eficiente captação luminosa e suficiente desenvolvimento radicular para absorção de nutrientes e suporte da planta (NAVARRETE, 2013).

A partição de matéria seca entre as diferentes estruturas das plantas de trigo foi sutilmente alterada nas plantas que estavam sob efeito do encharcamento do solo em relação às plantas que foram mantidas na capacidade de campo (Figura 5). Devido à baixa disponibilidade de oxigênio sob alagamento (PONNAMPERUMA, 1972), que afeta negativamente o crescimento do sistema radicular, bem como, o crescimento da parte aérea e o rendimento (COLMER; VOESENEK, 2009).

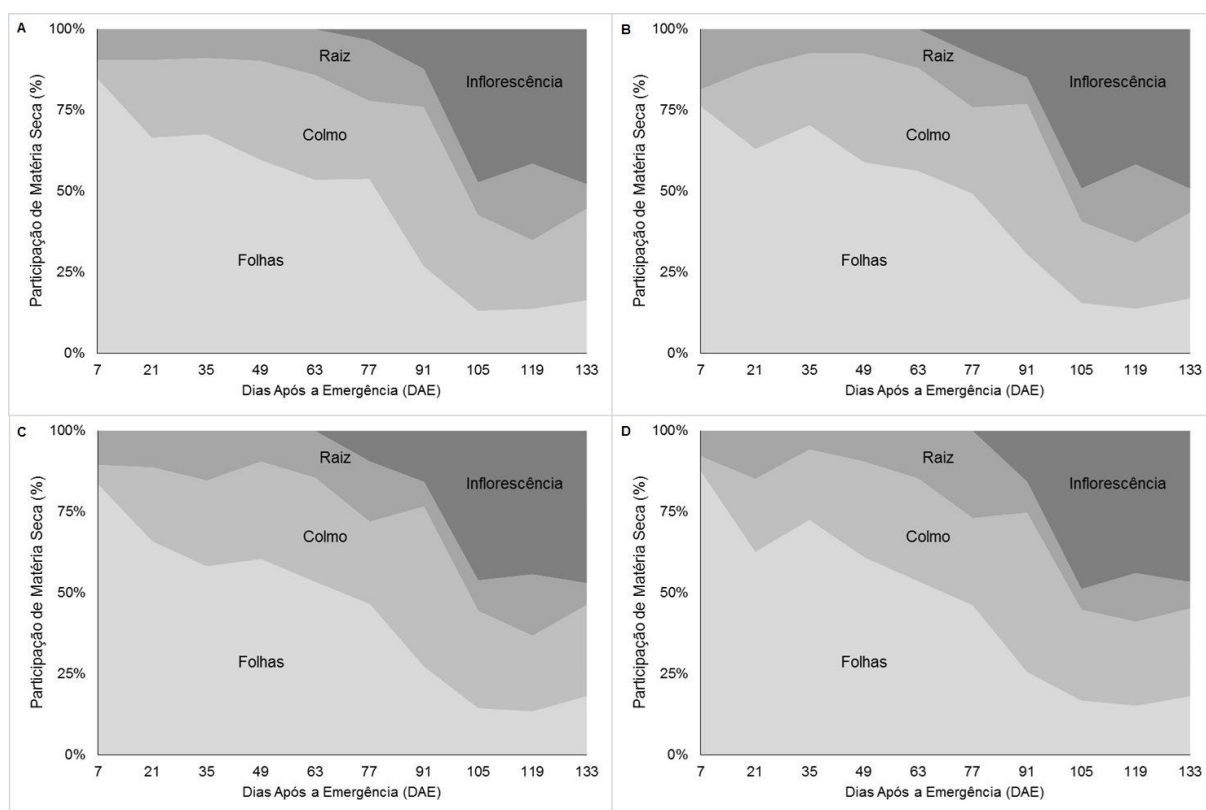


Figura 5 - Partição de matéria seca entre diferentes estruturas das plantas de trigo (A) ausência de alagamento, (B) alagamento no período vegetativo, (C) alagamento no período reprodutivo e (D) alagamento nos períodos vegetativo e reprodutivo.

A matéria seca da parte aérea das plantas de trigo também foi diminuída pelo alagamento, conforme observado por Hayashi et al. (2013). A massa seca total no alagamento pré e pós-antese de *T. aestivum* foi menor comparativamente às plantas não submetidas ao alagamento (HOSSAIN et al., 2011). A redução do crescimento das plantas sob alagamento pode ser atribuída à diminuição da assimilação do carbono no período reprodutivo e da remobilização das reservas do colmo para as sementes (JIANG et al, 2008; HOSSAIN et al, 2009), assim como à senescência precoce causada pelo alagamento (JIANG et al., 2008). Diferentemente dos resultados encontrados por Pedó et al. (2015) em trabalho com centeio, não é possível afirmar que o alagamento em pré ou pós-antese afetou de forma expressiva a alocação de carbono nas folhas.

Os resultados da matéria seca de raiz foram altamente variáveis ao longo do tempo. Pode-se observar diminuta alocação de fotoassimilados na parte subterrânea em todos os tratamentos, mantendo o acúmulo de biomassa acima do solo (Figura 5). Segundo Yamamoto et al. (1995), a redução na alocação de recursos nas raízes é uma resposta frequente das plantas ao alagamento transitório. Autores relatam que essa resposta é típica das gramíneas sob inundação (NAIDOO; NAIDOO, 1992; LORETI; OESTERHELD, 1996). De acordo com Naidoo e Mundree (1993), essa é uma estratégia metabólica eficaz para reduzir a demanda de oxigênio radicular e aumentar o potencial de transporte de oxigênio para a parte aérea.

2.4 Conclusões

O alagamento afeta negativamente o crescimento de plantas de trigo, verificado pela redução da matéria seca total e da taxa de produção de matéria seca.

A partição de matéria seca não mostra variações pronunciadas entre as estruturas da planta de trigo submetidas ao alagamento nos estádios vegetativo e na fase de enchimento da semente.

3 CAPÍTULO II - DESEMPENHO FISIOLÓGICO DE SEMENTES ORIUNDAS DE PLANTAS DE TRIGO SUBMETIDAS AO ALAGAMENTO

3.1 Introdução

O encharcamento do solo é um estresse abiótico que influencia a produtividade do trigo e da maioria das espécies cultivadas (JACKSON; COLMER, 2005; GITHIRI et al., 2006; SAIRAM et al., 2009; KOKUBUN, 2013) por constituir um impedimento ao crescimento de plantas e provocar perdas significativas especialmente em regiões de alta pluviosidade e com deficiente drenagem dos solos (EZIN et al., 2010; LI et al., 2010).

O solo está alagado se o excesso de água satura os poros inibindo a troca gasosa entre as raízes e a atmosfera (SETTER; WATERS, 2003; STRIKER, 2012). A diminuição do nível de oxigênio é o principal fator que provoca o estresse, podendo causar mudanças na transcrição gênica, na síntese de proteínas, no metabolismo celular (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008), nos níveis de carboidratos e no metabolismo energético (SOUSA; SODEK, 2002), em esforço para garantir a sobrevivência e o crescimento da planta expostas ao estresse (GEIGENBERGER, 2003), podendo reduzir, dessa forma, a qualidade e a produtividade de sementes.

As respostas das plantas ao excesso de água no solo dependem do genótipo, da fase de desenvolvimento da cultura e intensidade e duração do estresse (COLMER; VOESENEK, 2009). Neste sentido, a duração do alagamento é um fator importante que determinar a sobrevivência da planta após a privação de oxigênio (LENSSSEN et al., 2004), isto porque espécies em estádios de desenvolvimento similares e capazes de suportar o alagamento por curtos espaços de tempo, podem perecer ao serem expostas a longos períodos (CRAWFORD, 2003).

O trigo é uma das culturas mais suscetíveis ao alagamento do solo (THOMPSON et al., 1992) da semeadura ao estágio de plântula, durante a floração e na fase de enchimento de grãos (LUXMOORE et al., 1973), sendo a fase reprodutiva a mais afetada pelo excesso de água no solo (SÁ et al., 2004).

Estudos sobre o efeito do encharcamento do trigo têm focado em estádios específicos do ciclo da cultura, como nas plântulas (MUSGRAVE, 1994; HUANG; JOHNSON, 1995; ROBERTSON et al., 2009), nas fases iniciais do período

vegetativo (MALIK et al., 2001, 2002; COLLAKU; HARRISON, 2002) ou no enchimento de grãos (HOSSAIN et al., 2011; LI et al., 2011).

No entanto, poucos estudos testaram a suscetibilidade ao encharcamento ao longo das diferentes fases fenológicas da cultura analisando, conjuntamente, o efeito da duração do estresse por alagamento no desempenho fisiológico. Com isso, o objetivo desse trabalho foi avaliar a expressão do vigor de sementes produzidas por plantas de trigo submetidas a diferentes períodos de alagamento, em pré e pós-antese.

3.2 Material e Métodos

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação na Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel (FAEM) da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), no município de Capão do Leão - RS, na estação de cultivo 2013. As unidades experimentais foram compostas por vasos de polietileno com capacidade de 14L. Os vasos foram preenchidos com solo classificado como Planossolo Hidromórfico Eutrófico solódico (EMBRAPA, 2009), previamente submetido à correção e adubação, de acordo com análise do solo e conforme as recomendações do Manual de Adubação e Calagem para os Estados do RS e SC (CQFS RS/SC, 2004).

A semeadura ocorreu em 17 de junho de 2013, utilizando-se, inicialmente, dez sementes de trigo por vaso, cultivar Fundacep Bravo, semeadas na profundidade de um cm em relação à superfície do solo. Aos dez dias após a emergência foi realizado desbaste, deixando-se três plantas por vaso. As práticas de manejo para plantas daninhas, pragas e doenças seguiram as recomendações da Reunião da Comissão Brasileira de Pesquisa de Trigo e Triticale, 2014 (RCBPT, 2014).

Um primeiro experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com cinco repetições. As plantas foram submetidas ao alagamento em dois estádios de desenvolvimento das plantas: 1) primeiro alagamento - no estágio anterior à antese, aos 46 dias após a emergência (DAE), durante a fase de alongamento do colmo; 2) segundo alagamento - no estágio pós-antese, estabelecido aos 92 dias após a emergência, durante a fase de enchimento das sementes.

Os tratamentos consistiram em: a) ausência de alagamento - o solo foi mantido na capacidade de campo; b) alagamento por três dias aos 46 DAE, seguido de alagamento por três dias, aos 92 DAE; c) alagamento por quatro dias, aos 46 DAE, seguido de alagamento por quatro dias, aos 92 DAE; d) alagamento por cinco dias, aos 46 DAE, seguido de alagamento por cinco dias, aos 92 DAE.

Um segundo experimento foi conduzido paralelamente, buscando-se avaliar o estresse das plantas e a produção de sementes em condições de alagamento nos estádios vegetativo, reprodutivo e em ambos estádios fenológicos. Para isso, o delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com sete repetições e quatro tratamentos que consistiram em: a) ausência de alagamento - as plantas foram irrigadas, diariamente, permanecendo o solo na capacidade de campo; b) alagamento no período vegetativo – as plantas permaneceram sob inundação por quatro dias (tempo médio) durante a fase de alongamento do colmo; c) alagamento no período reprodutivo – inundação das plantas durante a fase de enchimento da semente, por quatro dias; d) alagamento no período vegetativo e no período reprodutivo – as plantas permaneceram em condição de alagamento nas fases de alongamento do colmo e na fase de enchimento dos grãos, respectivamente durante quatro dias.

A colheita foi realizada manualmente após a maturidade fisiológica das sementes (11/11/2013), coletando-se as espigas das plantas. As amostras foram secas à temperatura de 30°C, durante cinco dias, em silo secador. Posteriormente, as amostras foram levadas ao laboratório, para avaliação da qualidade fisiológica das sementes por meio dos seguintes testes:

(i) Germinação: foram utilizados quatro repetições com quatro subamostras de 50 sementes cada, semeadas em rolos de papel umedecido na proporção de 2,5 vezes a massa do papel seco e mantida em germinador regulado a 20 °C. As avaliações foram realizadas aos quatro (primeira contagem) e sete dias após a implantação do teste, conforme as Regras para Análise de Sementes - RAS (BRASIL, 2009), sendo os resultados expressos em porcentagem de plântulas normais.

(ii) Índice de velocidade de germinação (IVG): utilizaram-se quatro repetições com quatro subamostras de 50 sementes por tratamento, sendo as avaliações feitas diariamente a partir da protrusão da radícula, até o dia da última

contagem estabelecido pelas RAS (KRZYZANOWSKI et al., 1999). O IVG foi calculado de acordo com Maguirre (1962).

(iii) Massa de 1000 sementes: conduzido com quatro repetições com quatro subamostras de 100 sementes, conforme as RAS (BRASIL, 2009).

(iv) Emergência em leito de areia: realizado conforme metodologia descrita por Nakagawa (1999) com quatro repetições de 50 sementes para cada lote. A areia utilizada foi previamente lavada e esterilizada em estufa a 105 °C e colocada em bandejas de plástico, procedendo-se a irrigação para a acomodação do leito. Para a semeadura, foram abertos sulcos longitudinais em cada bandeja, com 2 cm de profundidade, espaçados 3 cm entre si, utilizando 50 sementes por sulco. O teste foi realizado em condições de casa de vegetação, sendo a umidade do substrato mantida por meio de irrigações frequentes. A avaliação foi realizada aos 21 dias após a semeadura.

(v) Índice de velocidade de emergência (IVE): realizado juntamente com o teste de emergência em leito de areia, sendo feitas contagens diárias a partir da constatação da primeira plântula normal. Esse procedimento foi adotado até a obtenção de um número constante de plântulas e em seguida foi calculado o IVE, conforme Maguirre (1962).

Foram verificadas a normalidade da distribuição dos erros através do teste de Kolmogorov-Smirnov e homogeneidade das variâncias dos erros através do teste de Bartlett para todas as variáveis. Sendo atendidos estes pressupostos, procedeu-se a análise de variância ($p \leq 0,05$). No caso de os dados não atenderem aos pressupostos, foram transformados pelo procedimento Box-Cox utilizando o programa Action (ESTATCAMP, 2015). Os efeitos do alagamento na qualidade das sementes de trigo foram analisados pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

3.3 Resultados e Discussão

Pela caracterização da qualidade fisiológica das sementes (Tabela 1), pode-se observar que independentemente do período de tempo em que as plantas foram expostas ao estresse por alagamento, não houve interferência negativa nas sementes oriundas dessas plantas e no desenvolvimento inicial das plântulas, nos parâmetros de primeira contagem da germinação, germinação, emergência em areia e índice de velocidade de emergência. Com relação ao índice de velocidade de

germinação, observaram-se diferenças entre os períodos de alagamento, sendo os menores índices verificados conforme a maior permanência das plantas às condições de alagamento, cinco, quatro e três dias, respectivamente.

A redução na velocidade de germinação pode estar associada ao estresse proporcionado pela inundação, uma vez que há diminuição e/ou falta de oxigênio e, conseqüentemente, acúmulo de substâncias tóxicas e diminuição da absorção de nutrientes (CHEN et al., 2002), que são transportados da planta mãe para a semente, até que a mesma atinja a maturidade fisiológica e cesse a translocação de nutrientes.

Respostas ao déficit de oxigênio têm sido estudadas em trigo, soja e milho (HOSSAIN; UDDIN, 2011). O baixo nível de oxigênio provoca mudanças na transcrição gênica, na síntese e degradação de proteínas e no metabolismo celular (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; KOMATSU et al., 2009). A sobrevivência das plantas nestas condições depende quase que exclusivamente do metabolismo anaeróbico (SOUSA; SODEK, 2002).

As plantas ao serem submetidas ao metabolismo anaeróbico, produzem acetaldeído (ZABALZA et al., 2009) e etanol (ROCHA et al., 2010), substâncias essas que são tóxicas às sementes e que podem contribuir para a sua morte. (VAN TOAI et al., 1988; MARTIN et al., 1991). Algumas enzimas, no entanto, podem estar relacionadas à inibição da germinação e/ou protrusão da radícula em situações de anoxia e hipoxia como invertase, sucrose sintase (ZENG et al., 1999) e álcool desidrogenase (CHUNG; FERL, 1999).

Tabela 1 - Qualidade fisiológica das sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas a quatro períodos de alagamento. Valores médios dos testes de primeira contagem da germinação (PC), germinação (G), índice de velocidade de germinação (IVG), emergência em areia (EA) e índice de velocidade de emergência (IVE). UFPel, Capão do Leão, RS, 2014.

Período (Dia)	PC (%)	G (%)	IVG	EA (%)	IVE
zero	92 ^{ns}	96 ^{ns}	60,7a*	96 ^{ns}	74,7 ^{ns}
3	90	95	61,9 ^a	94	73,7
4	92	96	51,2 ^b	94	72,5
5	92	95	50,7 ^b	93	65,7
Média	92	96	56,1	95	71,6
C.V.(%)	4,19	3,26	5,87	1,69	6,77

^{ns} não significativo (p<0,05).

* médias seguidas de mesma letra na coluna, não diferem entre si (p<0,05) pelo teste de Tukey.

Apesar do IVG detectar diferenças sutis entre os períodos de alagamento, os testes de PC, EA e IVE não apresentaram diferença significativa tendo em vista a similaridade da germinação entre os tratamentos.

Os dados dos testes de primeira contagem da germinação (PC), germinação (G) e índice de velocidade de germinação (IVG) mostraram diferenças significativas nas sementes, para as plantas de trigo expostas à condição de alagamento durante diferentes fases do ciclo da cultura. Nesses três parâmetros, efeitos prejudiciais à qualidade das sementes e plântulas foram constatados.

Na Tabela 2 são apresentados os resultados da primeira contagem do teste de germinação, os quais, apesar de inferiores, mostraram-se semelhantes aos obtidos no teste de germinação (Tabela 2). Segundo Franco e Petrini (2002), a primeira contagem do teste de germinação pode ser utilizada como teste de vigor.

As plantas que foram submetidas ao alagamento nos períodos vegetativo e reprodutivo apresentaram o maior número de plântulas anormais ou mortas no teste de germinação e do índice de velocidade de germinação, em comparação àquelas mantidas na capacidade de campo, demonstrando o efeito negativo do estresse provocado pela deficiência de oxigênio para o vigor e a viabilidade dessas sementes. Conforme Munizzi et al. (2010), sementes de soja de superior qualidade fisiológica possuem maior velocidade nos processos metabólicos, propiciando germinação mais rápida e uniforme de plântulas.

Tabela 2 - Qualidade fisiológica das sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas ou não ao alagamento. Valores médios dos testes de primeira contagem da germinação (PC), germinação (G), índice de velocidade de germinação (IVG), emergência em areia (EA) e índice de velocidade de emergência (IVE). UFPel, 2014.

Tratamento	PC (%)	G (%)	IVG	EA (%)	IVE
Sem alagamento	94a*	95a	84,9a	90 ^{ns}	70,84 ^{ns}
Vegetativo (V)	91b	95a	85,6a	93	70,61
Reprodutivo (R)	88c	90b	83,4ab	90	70,47
V+R	85d	88c	81,2b	91	64,32
Média	90	92	83,8	92	69,06
C.V.(%)	5,57	4,05	6,67	4,68	8,64

^{ns} não significativo ($p \leq 0,05$).

* médias seguidas de mesma letra na coluna, não diferem entre si ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey.

Apesar de os dados apresentarem diferença significativa entre os tratamentos para o teste de germinação (Tabela 2), esses resultados devem ser interpretados com cautela, uma vez que a porcentagem de germinação permaneceu superior ao

padrão estabelecido para comercialização de sementes de trigo, segundo o MAPA (2013). De acordo com Peske et al. (2012), mesmo em condições desfavoráveis que afetam o desenvolvimento das matrizes e suas sementes, o vigor é mantido a fim de garantir o funcionamento das estruturas celulares formadas durante a deposição das reservas na constituição da semente.

Estudos recentes têm centralizado as pesquisas no efeito que determinado evento de estresse prévio tem sob a tolerância aos eventos de estresse subsequentes (BILICHAK et al., 2015). Segundo, Conrath et al. (2006), as plantas que sofreram estresse prévio respondem mais rápido e/ou mais vigorosamente a um estresse subsequente seja biótico ou abiótico.

As plantas são capazes de manter a informação da exposição ao estresse durante a ontogenia e transmitir para a próxima geração (BILICHAK et al., 2015). Essas respostas das plantas diante a um evento de estresse são controladas em nível molecular por mudanças na expressão de genes (BRUCE et al., 2007).

O efeito materno apresenta potencial para influenciar parâmetros básicos da genética quantitativa da germinação das sementes (DONOHUE et al., 2005). O genótipo materno pode exercer controle sobre a germinação, e consequentemente sobre a dormência, por meio do pericarpo (DONOHUE, 2009).

O pericarpo impõe restrições mecânicas na germinação e atua como filtro ambiental (DONOHUE, 2009). Além do revestimento da semente, a planta matriz influencia a germinação da progênie pela transcrição e fornecimento de proteínas durante o desenvolvimento das sementes (ALMOGUERA; JORDANO, 1992). Assim sendo, há oportunidade para o genoma materno influenciar a germinação das sementes através de compostos armazenados (RAJJOU et al., 2004).

As plantas sob alagamento por cinco dias apresentaram uma redução no peso de mil sementes de 20% em comparação às plantas mantidas na capacidade de campo (Tabela 3). Funções radiculares danificadas causadas por encharcamento de solo podem ser a causa da inadequada absorção de água e de nutrientes e, consequentemente, do ineficiente enchimento de sementes.

O alagamento nos estádios vegetativo e reprodutivo causou redução de 25% no peso de mil sementes quando comparadas às plantas não submetidas ao alagamento do solo (Tabela 4).

Tabela 3 - Peso de mil sementes (PMS) e teor de água na colheita de sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas a quatro períodos de alagamento. UFPel, 2014.

Período (dia)	PMS (g)	Umidade Colheita (%)
Zero	35,5 a*	22,6
3	30,8 b	18,5
4	32,1 b	15,8
5	28,7 c	12,1
Média	31,8	17,2
C.V(%)	10,89	--

* médias seguidas de mesma letra na coluna, não diferem entre si ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey.

Tabela 4 - Peso de mil sementes (PMS) e teor de água na colheita de sementes de trigo, cultivar Fundacep Bravo, oriundas de plantas submetidas ou não ao alagamento. UFPel, 2014

Tratamento	PMS (g)	Umidade Colheita (%)
Sem alagamento	35,5 a*	19,3
Vegetativo (V)	35,1 a	18,7
Reprodutivo (R)	33,7 a	17,0
V+R	26,8 b	15,8
Média	32,7	17,7
C.V(%)	11,52	-

^{ns} não significativo ($p \geq 0,05$).

* médias seguidas de mesma letra na coluna, não diferem entre si ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey.

O peso de mil sementes é um importante atributo que pode auxiliar no cálculo da densidade de semeadura. Apesar de ser medida que apresenta forte controle genético, pode ser afetado por fatores abióticos, como temperatura, luminosidade e umidade durante a fase de maturação (PESKE et al., 2012). O peso de mil sementes é, conforme Vieira et al. (2007), um dos principais fatores que determinam o rendimento de sementes de trigo. Em trabalhos conduzidos por Hossain et al. (2011), a redução no rendimento de sementes devido ao encharcamento foi, principalmente, atribuída à diminuição do peso de mil sementes, uma vez que era o único componente que reduziu drasticamente por alagamento pós-antese entre os demais componentes de rendimento.

Reduções menos pronunciadas no peso individual de sementes também estão envolvidas na diminuição da produtividade devido ao encharcamento, indicando a redução de funções radiculares induzidas pelo estresse em trigo (TROUGHT; DREW, 1980b; BELFORD, 1981) causando o incompleto enchimento de grãos de trigo (HOSSAIN et al., 2011).

Na maturidade, o peso de mil sementes é determinado pela duração do período de enchimento das sementes de trigo (SHARMA, 1994), que se inicia com um aumento no número de células do endosperma, seguido pelo aumento do volume na célula pela acumulação de fotoassimilados (SINGH; JENNER, 1984), provenientes do processo de fotossíntese e da remobilização de carboidratos armazenados no colmo (EHDAIE et al., 2008; BINGHAM et al., 2009; SERRAGO et al., 2011).

A remobilização de fotoassimilados do colmo sofreu redução durante o encharcamento pós-antese e a taxa de redução dos carboidratos do colmo tornou-se baixa durante a última parte do enchimento de sementes em resposta ao estresse, ocorrendo maior quantidade de fotoassimilados residuais no colmo na maturação (HOSSAIN et al., 2011).

A condição de alagamento estabelecida também alterou o ciclo da cultura. As plantas que permaneceram alagadas por maior período de tempo (cinco dias) ou que foram submetidas ao alagamento em dois momentos (vegetativo e reprodutivo), tiveram seu período de maturação encurtado (Tabelas 3 e 4).

O alagamento induz a senescência foliar e encurta a duração do período de maturação do trigo (STIEGER; FELLER, 1994; SAMAD et al., 2001; DICKIN; WRIGHT, 2008). Assim sendo, o processo resulta em menor enchimento de grãos e pode ser semelhante ao distúrbio fisiológico conhecido como maturação precoce anormal, que ocorre em sementes de trigo e cevada, comumente encontradas em áreas alagadas do Japão (HOSSAIN et al., 2011).

O alagamento pré-antese não afetou a duração do período de enchimento de grãos. O alagamento após o florescimento reduziu o enchimento de grãos mais acentuadamente (Tabela 4). O encharcamento pós-antese encurtou o período de enchimento de sementes em 3 a 7 dias. Da mesma forma, Jiang et al. (2008) relataram atraso na formação de grãos durante a última parte do período de enchimento de grãos em cultivares de trigo em resposta ao encharcamento pós-antese.

3.4 Conclusões

O alagamento de plantas de trigo no estágio reprodutivo ocasiona redução no vigor de sementes.

O estresse por alagamento nos estádios vegetativo e reprodutivo em plantas de trigo pode causar redução de produtividade, pelo decréscimo do peso de mil sementes.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A investigação dos mecanismos de tolerância a estresses hídricos por alagamento nas plantas tornou-se importante objetivo na agricultura, devido aos recentes episódios de instabilidade climática.

Compreender como a planta responde à deficiência de oxigênio é essencial aos programas de melhoramento que buscam o desenvolvimento de plantas capazes de tolerar certos períodos de encharcamento, bem como para definir melhores decisões de gestão para o manejo de culturas em áreas propensas a períodos com excesso de água.

Os experimentos realizados no presente estudo demonstram que a habilidade das plantas de trigo em tolerar estresses abióticos afetaram tanto sua morfologia, quanto sua fisiologia.

As plantas de trigo que foram mantidas em capacidade de campo apresentaram maiores taxas de matéria seca total (W_t) e taxa de produção de matéria seca (C_t) quando comparadas às plantas submetidas ao encharcamento do solo, indicando que o alagamento afeta negativamente o crescimento e desenvolvimento.

A partição de assimilados não mostrou acentuada discrepância entre as estruturas da planta de trigo submetidas ao alagamento nos estádios vegetativo e na fase de enchimento da semente.

As condições de alagamento estabelecidas após a antese das plantas de trigo ocasionaram redução no vigor de sementes. O estresse por alagamento nos estádios vegetativo e reprodutivo em plantas de trigo causou redução de produtividade, pelo decréscimo do peso de mil sementes.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBASPOUR, A. Fractionation of copper in soils as influenced by waterlogging and application of crop residues. **Iranian Journal of Soil and Waters Sciences**, v.25, p. 295-306, 2012.
- ACEVEDO, E.; SILVA, P.; SILVA, H. **Wheat Growth and Physiology**. F.A.O. Corporate Repository, 2009, p. 1-24.
- ALMOGUERA, C.; JORDANO, J. Developmental and environmental concurrent expression of sunflower dry seed-stored low-molecular-weight heat-shock protein and Lea mRNAs. **Plant Molecular Biology**, v.19, p.781–792, 1992.
- ARAKI, H.; TAKAHASHI, T.; ZHANG, L.; NAKATSUKASA, M.; KIMURA, K., KURASHIGE, H.; HIRATA, T.; ARIYOSHI, M.; HOSSAIN, M.A. Poor ripening of wheat due to abnormally early ripening in Natajima region of Yamaguchi prefecture in relation to grain growth and sugar content of shoot. **Japanese Journal of Crop Science**, v.80, p.284-291, 2011.
- ASCHI-SMITI, S.; ChAÏBI, W.; BROUQUISSE, R.; RICARD, B.; SAGLIO, P. Assessment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum* 'Park'. **Annals of Botany**, v.91, p.195-204, 2003.
- ASSENG, S.; FOSTER, I.; TURNER, N.C. The impact of temperature variability on wheat yields. **Global Change Biology**, v.17, p.997-1012, 2011.
- 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, p.677-681, 2011.
- AUSTIN, A.T.; YAHDJIAN, M.L.; STARK, J.M.; BELNAP, J.; PORPORATO, A.; NORTON, U.; RAVETTA, D.; SHAEFFER, S.M. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. **Oecologia**, v.141, p.221-235, 2004.
- BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, A. C. J. Flooding Stress: acclimations and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology**, v.59, p.313-339, 2008.
- BARREIRO, A. P.; ZUCARELI, V.; ONO, E.O.; RODRIGUES, J.D. Análise de crescimento de plantas de manjeriço tratadas com reguladores vegetais. **Bragantia**, v.65, p.563-567, 2006.
- BELFORD, R.K. Response of winter wheat to prolonged waterlogging under outdoor conditions. **Journal of Agricultural Science**, v.97, p.557–568, 1981.
- BENINCASA, M. M. P. **Análise de crescimento de plantas: noções básicas**. Jaboticabal: FUNEP, 2003. 42 p.

BILICHAK, A.; ILNYTSKYI, Y.; WÓYCICKI, R.; KEPESHCHUK, N.; FOGEN, D.; KOVALCHUK, I. The elucidation of stress memory inheritance in *Brassica rapa* plants. **Frontiers in plant Science**, v.6, p.1-17, 2015.

BINGHAM, I.J.; WALTERS, D.R.; FOULKES, M.J.; PAVELEY, N.D. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. **Annals of Applied Biology**, v.154, p.159-173, 2009.

BRADFORD, K.J.; HSIAO, T.C. Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. **Plant Physiology**, v.70, p.1508-1513, 1982.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. Brasília, DF: Mapa/ACS, 2009. 399 p.

BRIGGS, G.E.; KIDD, E.; WEST, C. A quantitative analysis of plant growth. **Annals of Applied Biology**, v.7, n.1, p.103-23, 1920.

BRUCE, T.J.A.; MATTHES, M.C.; NAPIER, J.A.; PICKETT, J.A. Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. **Plant Science**, v.173, p.603-608, 2007.

CHAPMAN, D. F.; LEMAIRE, G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS, 17., 1993, Palmerston North. **Proceedings...** Palmerston North: New Zealand Grassland Association, 1993. p. 95-104.

CHEN, H.; QUALLS, R. G.; MILLER, G.C. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Environmental and Experimental Botany**, v.48, p.119-128, 2002.

CHENG, Y.; GU, M.; CONG, Y.; ZOU, C.S.; ZHANG, X.K.; WANG, H.Z. Combining ability and genetic effects of germination traits of *Brassica napus* L. under waterlogging stress condition. *Agricultural Sciences in China*, v.9, p.951-957, 2010.

CHUNG, H.; FERL, R. J. Arabidopsis alcohol dehydrogenase expression in both shoots and roots is conditioned by root growth environment. **Plant Physiology**, v.121, p.429-436, 1999.

COLLAKU, A.; HARRISON, S. A. Losses in wheat due to waterlogging. **Crop Science**, v.42, p.444-450, 2002.

COLMER, T.D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots, **Plant, Cell and Environment**, v.26, p.17-36. 2003.

COLMER, T.D.; COX, M.C.H.; VOESENEK, L.A.C.J. Root aeration in rice (*Oryza sativa*): evaluation of oxygen, carbon dioxide, and ethylene as possible regulators of root acclimatizations. **New Phytologist**, v.170, p.767-778, 2006.

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

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

COMETTI, N.N.; MATIAS, G.C.S.; ZONTA, E.; MARY, W.; FERNANDES, M.S. Efeito da concentração da solução nutritiva no crescimento da alface em cultivo hidropônico-sistema NFT. **Horticultura Brasileira**, v.26, p.262-267, 2008.

CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira**: grãos, décimo segundo levantamento da safra 2013/14. Brasília, 2014. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/14_09_10_14_35_09_boletim_graos_setembro_2014.pdf>. Acesso em: 20 jun. 2015.

CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira**: grãos, décimo levantamento da safra 2014/15. Brasília, 2015. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/15_07_09_08_59_32_boletim_graos_julho_2015.pdf>. Acesso em: 2 jun. 2015.

CONRATH, U.; BECKERS, G.J.M.; FLORS, V.; GARCÍA-AGUSTÍN, P.; JAKAB, G.; MAUCH, F.; NEWMAN, M.A.; PIETERSE, C.M.J.; POINSSOT, B.; POZO, M.J.; PUGIN, A.; SCHAFFRATH, U.; TON, J.; WENDEHENNE, D.; ZIMMERLI, L.; MAUCH-MANI, B. Priming: getting ready for battle. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.19, p. 1062-1071, 2006.

CQFS (Comissão de Química e Fertilidade do Solo). **Manual de adubação e calagem para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina**. 10 ed. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2004. 400p.

CRAWFORD, R.M.M. Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. **Canadian Journal of Botany**, v.81, p.1224-1246, 2003.

DICKIN, E.; WRIGHT, D. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). **European Journal of Agronomy**, v.28, p.234-244, 2008.

DIRZO, R.; YOUNG, H.S.; MOONEY, H.A.; Ceballos, G. (Eds). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Island Press, 2011.

DONOHUE, K.; DORN, L.; GRIFFITH, C.; KIM, E.; AGUILERA, A.; POLISETTY, C.R.; SCHMITT, J. Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. **Evolution**, v.59, p.740-757, 2005.

DONOHUE, K. Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v.364, p.1059-1074, 2009.

DREW, M.C.; JACKSON, M.B.; GIFFARD, S. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L., **Planta**, v.147, p.83-88, 1979.

EASTERLING, D. R. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. **Science**, v. 289, p.2068-2074, 2000.

EHDAIE, B., ALLOUSH, G.A., WAINES, J.G. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. **Field Crops Research**, v.106, p.34-43, 2008.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2009. 412p.

ESTATCAMP. **Portal do Action**. Disponível em: <<http://www.portalaction.com.br>>. Acesso em: 18 jun. 2015.

EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v.161, p.35-49, 2003.

EZIN, V.; DE LA PENA, R.; AHANCHEDE, A. Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.22, p.131-142, 2010.

FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. **FAOSTAT** (Database). Disponível em: <<http://www.faostat.fao.org>>, Acesso em 18 jun. 2015.

FERREIRA, J.L.; MAGALHÃES, P.C.; BOREM, A. Avaliação de três características fisiológicas em 4 ciclos de seleção no cultivar de milho BRS-4154 sob o solo encharcado. **Ciência e Agrotecnologia**, v.32, p.1719-1723, 2008.

FUKAO, T.; KENNEDY, R.A.; YAMASUE, Y.; RUMPHO, M.E. Genetic and biochemical analysis of anaerobically induced enzymes during seed germination of *Echinochloa crus-galli* varieties tolerant and intolerant of anoxia. **Journal of Experimental Botany**, v.54, p.1421-1429, 2003.

FRANCO, D. F.; PETRINI, J. A. Testes de vigor em sementes de arroz. **Brasília**. Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento, 2002. (Comunicado Técnico, 68).

GALMÉS, J. CIFRE, J.; MEDRANO, H.; FLEXAS, J. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. **Oecologia**, v.145, p.21-31, 2005.

GEIGENBERGER, P. Response of plant metabolism to too little oxygen. **Current Opinions in Plant Biology**, v.6, p.247-256, 2003.

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

GITHIRI, S. M.; WATANABE, S.; HARADA, K.; TAKAHASHI, R. QTL analysis of flooding tolerance in soybean at an early vegetative growth stage. **Plant Breeding**, v.125, p.613-618, 2006.

GRASSINI, P.; INDACO, G.V.; PEREIRA, M.L.; HALL, A.J.; TRÁPANI, N. Responses to short-term waterlogging during grain filling in sunflower. **Field Crops Research**, v.101, p.352-363, 2007.

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

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

GUGLIELMINETTI, L.; BUSILACCHI, H.A.; PERATA, P.; ALPI, A. Carbohydrate–ethanol transition in cereal grains under anoxia. **New Phytologist**, v.151, p.607-612, 2001.

HAYASHI, T.; YOSHIDA, T.; FUJII, K.; MITSUYA, S.; TSUJI, T.; OKADA, Y.; HAYASHI, E.; YAMAUCHI, A. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). **Field Crops Research**, v.152, 27-35, 2013.

HOSSAIN, Z.; LOPEZ-CLIMENT, M.F.; ARBONA, V.; PEREZ-CLEMENTE, R.M.; GOMEZ-CADENAS, A. Modulation of the antioxidant system in citrus under waterlogging and subsequent drainage. **Journal of Plant Physiology**, v.166, p.1391-1404, 2009.

HOSSAIN, M. A.; ARAKI, H.; TAKAHASHI, T. Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening in wheat in Western Japan. **Field Crops Research**, v.123, p.100-108, 2011.

HOSSAIN, M.A.; UDDIN, S.N. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat: Morphological and metabolic adaptations under hypoxia or anoxia. **Australian Journal of Crop Science**, v.5, p.1094-1101, 2011.

HUANG, B.; JOHNSON, J. W. Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. **Annals of Botany**, v.75, p.427-432, 1995

HUNT, R. **Plant growth curves: a functional approach to plant growth analysis**. London, 1982. 248 p.

IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change. **Climate change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability**. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2014.

ISLAM, M.A.; MACDONALD, S.E. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. **Trees**, v.18, p.35-42, 2004.

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

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

JIANG, D.; FAN, X.; DAI, T.; CAO, W. Nitrogen fertiliser rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat. **Plant and Soil**, v.304, p.301-314, 2008.

JUSTIN, S.H.F.W.; ARMSTRONG, W. Evidence for the involvement of ethylene in aerenchyma formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.). **New Phytologist**, v.118, p.49-62, 1991.

KAWAI, M.; SAMARAJEEWA, R.A.; BARRERO, M.; NISHIGUCHI, H.; UCHIMIYA, H. Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. **Planta**, v.204, p.277-287, 1998.

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

KIRK, G. **The Biogeochemistry of Submerged Soils**. John Wiley & Sons, Chichester, 2004.

KOMATSU, S.; YAMAMOTO, R.; NANJO, Y.; MIKAMI, Y.; YONUKAWA, H.; SAKATA, K. A comprehensive analysis of the soybean genes and proteins expressed under flooding stress using transcriptome and proteome techniques. **Journal of Proteome Research**, v.8, p.4766-4778, 2009.

KOKUBUN, M. Genetic and cultural improvement of soybean for waterlogged conditions in Asia. **Field Crops Research**, v.152, p.3-7, 2013.

KRZYZANOWSKI, F.; FRANCA NETO, J.; VIEIRA R. D. **Vigor de sementes: conceitos e testes**. Londrina: ABRATES, v.1, cap.2, item 3, 1999.

KUAI, J.; Zhou, Z.; Wanga, Y.; Meng, Y.; Chen, B.; Zhao, W. The effects of short-term waterlogging on the lint yield and yield components of cotton with respect to boll position. **European Journal of Agronomy**, v.67, p.61-74, 2015.

KULICHIKHIN, K.Y.; CHIRKOVA, T.V.; FAGERSTEDT, K. Intracellular pH in rice and wheat root tips under hypoxic and anoxic conditions. **Plant Signaling and Behavior**, v.3, p.240-242, 2008.

LENSSEN, J.P.M.; VAN de STEEG, H.M.; de KROON, H. Does disturbance favour weak competitors? Mechanisms of altered plant abundance after flooding. **Journal of Vegetation Science**, v.15, p.305-314, 2004.

LI, C.; BAI, T.; MA, F.; HAN, M. Hypoxia tolerance and adaptation of anaerobic to hypoxia stress in two *Malus* species. **Scientia Horticulturae**, v.124, p.274-279, 2010.

LI, C.; JIANG, D.; WOLLENWEBER, B.; LI, Y.; DAI, T.; CAO, W. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. **Plant Science**, v.180, p.672-678, 2011.

LIN, K.H.; CHIOU, Y.K.; HWANG, S.Y.; CHEN, L.F.O.; LO, H.F.; CHANG, T.R. Calcium chloride enhances the antioxidative system of sweet potato (*Ipomoea batatas*) under flooding stress. **Annals of Applied Biology**, v.152, p.157-168, 2008.

LONG, S.P.; ZHU, X.G.; NAIDU, S.L.; ORT, D.R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? **Plant Cell and Environment**, v.29, p.315-330, 2006.

LORETI, J.; OESTERHELD, M. Intraspecific variation in the resistance to flooding and drought in populations of *Paspalum dilatatum* from different topographic positions. **Oecologia**, v.108, p.279-284, 1996.

LUXMOORE, R.J.; FISCHER, R.A.; STOLZY, L.H. Flooding and soil temperature effects on wheat during grain filling. **Agronomy Journal**, v.65, p.361-364, 1973.

MAGALHÃES, A.C.N. Análise quantitativa de crescimento. In: FERRI, M.G. **Fisiologia vegetal**. São Paulo: EDUSP, v.1, p.331-350, 1986.

MAGUIRRE, J.D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, Madison, v. 2, p.176-177, 1962.

MALIK, A.I.; COLMER, T.D.; LAMBERS, H.; SCHORTEMEYER, M. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.28, p.1121-1131, 2001.

MALIK, A.I.; COLMER, T.D.; LAMBERS, H.; SETTER, T.L.; SCHORTEMEYER, M. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. **New Phytologist**, v.153, p.225-236, 2002.

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

MAPA. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Padrões para produção e comercialização de sementes de trigo e de trigo duro**. Brasília, DF, 17/09/2013, nº 45, Seção 1. Disponível em: <<http://apasem.com.br/site/wp-content/uploads/padroesim0452013.pdf>>. Acesso em: 18 de jun. 2015.

MAPA. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Zoneamento Agrícola de Risco Climático**. Brasília. Disponível em: <<http://www.agricultura.gov.br/politicaagricola/zoneamentoagricola>>. Acesso em: 16 jun. 2015.

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

MARTIN, B.A.; CERWICK, S.F.; REDING, L.D. Physiological basis for inhibition of maize seed germination by flooding. **Crop Science**, v.31, p.152-1057, 1991.

METCALF, J.C.; ROSE, K.E.; REES, M. Evolutionary demography of monocarpic perennials. **Trends in Ecology and Evolution**, v.18, p.471-480, 2003.

MICKELBART, M.V.; HASEGAWA, P.M.; BAILEY-SERRES, J. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. **Nature Reviews Genetics**, v.16, p.237-251, 2015.

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, 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.

MILROY, S.P.; BANGE, M.P.; THONGBAI, P. Cotton leaf nutrient concentrations in response to waterlogging under field conditions. **Field Crops Research**, v.113, p. 246-255, 2009.

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

MOLLARD, F.P.O.; STRIKER, G.G.; PLOCHUK, E.L.; VEGA, A.S.; INSAUSTI, P. Flooding tolerance of *Paspalum dilatatum* (Poaceae: Paniceae) from upland and lowland positions in a natural grassland. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v.203, p.548-556, 2008.

MONTEITH, J. L. Light interception and radiative exchange in crop stands. In: EASTIN, J. D. et al. (Eds.). *Physiological aspects of crop yield*. Madison: 1969. p.89-111.

MUNIZZI, A.; BRACCINI, A.L.; RANGEL, M.A.S.; SCAPIM, C.A.; ALBRECHT, L.P. Qualidade de sementes de quatro cultivares de soja, colhidas em dois locais no estado de Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Sementes**, v.32, p.176-185, 2010.

MUSGRAVE, M. E. Waterlogging effects on yield and photosynthesis in eight winter wheat cultivars. **Crop Science**, v.34, p.1314-1318, 1994.

NAIDOO, G.; MUNDREE, S.G. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. **Oecologia**, v.93, p.360-366, 1993.

NAIDOO, G.; NAIDOO, S. Waterlogging responses of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. **Oecologia**, v.90, p.445-450, 1992.

NAKAGAWA, J. Testes de vigor baseados no desempenho das plântulas. In: KRZYŻANOWSKI, F. C.; VIEIRA, R. D.; FRANÇA NETO, J. B. (Ed.). **Vigor de sementes: conceitos e testes**. Londrina: ABRATES, 1999. cap. 2, p.02-24.

NAVARRETE, A.V. **Evaluación fisiológica de plantas de uchuva (*Physalis peruviana* L.), en la respuesta al estrés por anegamiento e infección de *Fusarium oxysporum***. 2013. 123f. Dissertação (Mestrado em Ciências Agrárias). Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

OSMAN, K.A.; TANG, B.; WANG, Y.; CHEN, J.; YU, F.; LI, L.; HAN, X.; ZHANG, Z.; YAN, J.; ZHENG, Y.; YUE, B.; QIU, F. Dynamic QTL analysis and candidate gene mapping for waterlogging tolerance at maize seedling stage. **Plos One**, v.8, p.1-10, 2013.

ÖZALKAN, C.; SEPETOGLU, H.T.; DAUR, I.; SEN, O.F. Relationship between some plant growth parameters and grain yield of chickpea (*Cicer arietinum* L.) during different growth stages. **Turkish Journal of Field Crops**, v.15, p.79-83, 2010.

PEDÓ, T.; MARTINAZZO, E.G.; AUMONDE, T.Z.; VILLELA, F.A. Plant growth analysis and seed vigor expression: effects of soil waterlogging during rye plant development. **Acta Botanica Brasilica**, v. 29, n.1, p.01-07, 2015.

PEÑA-FRONTERRAS, J.T.; VILLALOBOS, M.C.; BALTAZAR, A.M.; MERCA, F.E.; ISMAIL, A. M.; JOHNSON, D.E. Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology and carbohydrate metabolism. **Annals of Botany**, v.103, p.295-302, 2008.

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

PEZESHKI, S.R.; DELAUNE, R.D. Soil Oxidation-Reduction in Wetlands and Its Impact on Plant Functioning. **Biology**, v.1, p.196-221, 2012.

PRADHAN, C.; MOHANTY, M. **Submergence Stress**: Responses and adaptations in crop plants. pp. 331-357. In: Rout, G.R. y Das, A.D. *Molecular Stress Physiology of Plants*. Springer, India. 2013. 440p.

PONNAMPERUMA, F.N. The chemistry of submerged soil. **Advances in Agronomy**, v.24, p.29-96, 1972.

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

RAJJOU, L.; GALLARDO, K.; DEBEAUJON, I.; VANDEKERCKHOVE, J.; JOB, C.; JOB, D. The effect of alpha-amanitin on the Arabidopsis seed proteome highlights the distinct roles of stored and neosynthesized mRNAs during germination. **Plant Physiology**, v.134, p.1598-1613, 2004.

REES, M.; OSBORNE, C.P.; WOODWARD, F.I.; HULME, S.P.; TURNBULL, L.A.; TAYLOR, S.H. Partitioning the Components of Relative Growth Rate: How Important Is Plant Size Variation? **The American Naturalist**, v.176, p.152-161, 2010.

REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE TRIGO E TRITICALE. **Informações técnicas para Trigo e Triticale - safra 2011**. Cascavel, 2011. 171p.

REYNOLDS, M.; BRAUN, H. Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. **Proceedings...** CENEB: CIMMYT, 2013, p.56-57.

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

ROBERTSON, D.; ZHANG, H.; PALTA, J.A.; COLMER, T.; TURNER, N.C. Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. **Crop and Pasture Science**, v.60, p.578-586, 2009.

ROCHA, M.; LICAUSI, L.; ARAÚJO, W.L.; NUNES-NESE, A.; SODEK, L.; FERNIE, A.R.; DONGEN, J.T. van. Glycolysis and the tricarboxylic acid cycle are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *Lotus japonicus*. **Plant Physiology**, v.152, p.1501-1513, 2010.

RYSER, P.; HARNEET, K.G.; COLLIN, J.B. Constraints of root response to waterlogging in *Alisma triviale*. **Plant Soil**, v.343, p.247-260, 2011.

SÁ, J. S.; CRUCIANI, D. E.; MINAMI, K. Efeitos de inundações temporárias do solo em plantas de ervilha. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v.22, p.50-54, 2004.

SAIRAM, R.K.; KUMUTHA, D.; EZHILMATHI, K.; DESHMUKH, P.S.; SRIVASTAVA, G.C. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum**, v.52, p.401-412, 2008.

SAIRAM, R.K.; KUMUTHA, D.; VISWANATHAN, C.; RAMESH, C.M. 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.

SAMAD, A.; MEISNER, C.A.; SAIFUZZAMAN, M.; van GINKEL, M. Waterlogging tolerance. In: REYNOLDS, M.P.; ORTIZ-MONASTERIO, J.I.; MCNAB, A. (Eds.), **Application of Physiology in Wheat Breeding**. México: CIMMYT, 2001. p.136-144.

SEAGO, J.L.; MARSH, L.C.; STEVENS, K.J.; SOUKUP, A.; VORTUBOVÁ, O.; ENSTONE, D.E. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. **Annals of Botany**, v.96, p.565-579, 2005.

SERRAGO, R.A.; CARRETERO, R.; BANCAL, M.O.; MIRALLES, D.J. Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Field Crops Research**, v.120, p.352-359, 2011.

SETTER, T.L.; WATERS, I. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. **Plant and Soil**, v.253, p.1-34, 2003.

SETTER, T.L.; WATERS, I.; SHARMA, S.K.; SINGH, K.N.; KULSHRESHTHA, N.; YADUVANSHI, N.P.S.; RAM, P.C.; SINGH, B.N.; RANE, J.; MCDONALD, G.; KHABAZ-SABERI, H.; BIDDULPH, T.B.; WILSON, R.; BARCLAY, I.; MCLEAN, R.; CAKIR, M. Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. **Annals of Botany**, v.103, p.221-235, 2009.

SHARMA, R.C. Early generation selection for grain-filling period in wheat. **Crop Science**, v.34, p.945-948, 1994.

SHEWRY, P.R.; PIIRONEN, V.; LAMPI, A.M.; EDELMANN, M.; KARILUOTO, S.; NURMI, T.; FERNANDEZ-OROZCO, R.; RAVEL, C.; CHARMET, G.; ANDERSSON, A.A.M.; ÅMAN, P.; BOROS, D.; GEBRUERS, K.; DORNEZ, E.; COURTIN, C.M.; DELCOUR, J.A.; RAKSZEGI, M.; BEDO, Z.; WARD, J.L. The health grain wheat diversity screen: effects of genotype and environment on phytochemicals and dietary fiber components. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.58, p.9292-9298, 2010.

SHIFERAW, B.; SMALE, M.; BRAUN, H.J.; DUVEILLER, E.; REYNOLDS, M.; MURICHO, G. Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. **Food Security**, v.5, p.291-317, 2013.

SHIONO, K.; TAKAHASHI, H.; COLMER, T.D.; NAKAZONO, M. Role of ethylene in acclimations to promote oxygen transport in roots of plants in waterlogged soils. **Plant Science**, vol.175, p.52-58, 2008.

SINGH, B.K.; JENNER, C.F. Factors controlling endosperm cell number and grain dry weight in wheat: effects of shading on intact plants and of variation in nutritional supply to detached, cultured ears. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.11, p.151-163, 1984.

SOUSA, C.A.F.; SODEK, L. Metabolic changes in soybean plants in response to waterlogging in the presence of nitrate. **Physiology Molecular Biology of Plants**, v.8, p.97-104, 2002.

STIEGER, P.A., FELLER, U. Senescence and protein remobilization in leaves of maturing wheat plants grown on waterlogged soil. **Plant and Soil**, v.166, p.173-179, 1994.

STRIKER, G.G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A.A. Effects of flooding at early summer on plant water relations of *Lotus tenuis*. **Lotus Newsletter**, v.37, p.1-7, 2007.

STRIKER, G.G. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. In: MWORIA, J.K (Ed.) **Botany**. InTech, p.3-28, 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.

TANG, B.; XU, S.Z.; ZOU, X.L.; ZHENG, Y.L.; QIU, F.Z. Changes of antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of waterlogging-tolerant and waterlogging-sensitive maize genotypes at seedling stage. **Agricultural Sciences in China**, v.9, p.651-661, 2010.

THOMPSON, C.J.; COLMER, T.D.; WATKIN, E.L.J.; GREENWAY, H. Tolerance of wheat (*Triticum aestivum* cvs. Gamenya and Kite) and triticale (*Triticosecale* cv. Muir) to waterlogging. **New Phytologist**, v.120, p.335-344, 1992.

TOURNAIRE-ROUX et al. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. **Nature**, v.425, p.393-397, 2003.

TROUGHT, M.C.T.; DREW, M.C. The development of waterlogging damage in young wheat plants in anaerobic solution cultures. **Journal of Experimental Botany**, v.31, p.1573-1585, 1980a.

TROUGHT, M.C.T.; DREW, M.C. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). II. Accumulation and redistribution of nutrients by the shoot. **Plant and Soil**, v.56, p.187-199, 1980b.

UNGER, I.M.; MOTAVALLI, P.P.; MUZIKA, R.M. Changes in soil chemical properties with flooding: A field laboratory approach. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v.131, p.105-110, 2009.

USDA. United States Department of Agriculture. **World Agricultural Supply and Demand Estimates Report (WASDE)**. Disponível em: <<http://www.usda.gov/wps/portal/usda/usdahome>> Acesso em: 12 jun. 2015

VAN TOAI, T.T.; FAUSEY, N.R.; McDONALD Jr., M.B. Oxygen requirements for germination and growth of flood-susceptible and flood-tolerant corn lines. **Crop Science**, v.28, p.79-83, 1988.

VIEIRA, E.A.; CARVALHO, F.I.F.; OLIVEIRA, A.C.; MARTINS, L.F.; BENIN, G.; SILVA, J.A.G.; COIMBRA, J.; MARTINS, A.F.; CARVALHO, M.F.; RIBEIRO, G. Análise de trilha entre os componentes primários e secundários do rendimento de grãos em trigo. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.13, p.169-174, 2007.

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

VISSER, E.J.W.; BÖGEMANN, G.M. Aerenchyma formation in the wetland plant *Juncus effusus* independent of ethylene. **New Phytologist**, v.171, p.305-314, 2006.

WATERS, I.; MORRELL, S.; GREENWAY, H.; COLMER, T.D. Effects of anoxia on wheat seedlings II. Influence of O₂ supply prior to anoxia on tolerance to anoxia, alcoholic fermentation, and sugar levels. **Journal of Experimental Botany**, v.42, p.1437-1447, 1991.

WIGNARAJAH, K.; GREENWAY, H. Effect of anaerobiosis on activities of alcohol dehydrogenase and pyruvate decarboxylase in roots of *Zea mays*, **New Phytologist**, v.77, p.575-584, 1976.

WIGNARAJAH, K.; GREENWAY, H.; JOHN, C.D. Effect of waterlogging on growth and activity of alcohol dehydrogenase in barley and rice. **New Phytologist**, v.77, p.585-592, 1976.

WOLLENWEBER, B.; PORTER, J.R.; SCHELLBERG, J. Lack of interaction between extreme high-temperature events at vegetative and reproductive growth stages in Wheat. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v.189, p.142-150, 2003.

WOOD, S.; SEBASTIAN, K.; SCHERR, S. **Soil resource condition**. En: Pilot analysis of global ecosystems: Agroecosystems. International Food Policy Research Institute and the World Resources Institute, Washington D.C. 2000.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, T.; TERAZAWA, K. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. **Tree Physiology**, v.15, p.713-719, 1995.

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

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

YORDANOVA, R.; CHRISTOV, K.; POPOVA, L. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v.51, p.93-101, 2004.

XIE, Z.; JIANG, D.; CAO, W.; DAI, T.; JING, Q. Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses, **Plant Growth Regulation**, v.41, p.117-127, 2003.

ZABALZA, A.; DONGEN, J.T. van; 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.

ZHENG, C.; JIANG, D.; LIU, F.; DAI, T.; JING, Q.; CAO, W. Effects of salt and waterlogging stresses and their combination on leaf photosynthesis, chloroplast ATP synthesis, and antioxidant capacity in wheat, **Plant Science**, v.176, p.575-582, 2009.

ZHENG, G.; MOSKAL, L.M. Retrieving Leaf Area Index (LAI) Using Remote Sensing: Theories, Methods and Sensors. **Sensors**, v.9, p.2719-2745, 2009.

ZENG, Y.; WU, Y.; AVIGNE, W. T.; KOCH, K. E. Rapid repression of maize invertases by low oxygen: invertase/sucrose synthase balance, sugar signalling potential, and seedling survival. **Plant Physiology**, v.121, n.2, p.599-608, 1999.

ZOU, X.; HU, C.; ZENG, L.; CHENG, Y.; XU, M.; ZHANG, X. A comparison of screening methods to identify waterlogging tolerance in the field in *Brassica napus* L. during plant ontogeny. **Plos One**, v.9, p.1-9, 2014.