

Crescimento de Espécies do Gênero *Brachiaria* sob Alagamento em Casa de Vegetação¹

Jorge Luiz Schirmer de Mattos², José Alberto Gomide³, Carlos Alberto Martinez y Huaman⁴

RESUMO - Objetivou-se avaliar a tolerância ao alagamento de quatro espécies de *Brachiaria* (*B. decumbens*, *B. brizantha*, *B. humidicola* e *B. mutica*), a partir de suas características morfológicas, fisiológicas e produtivas. Os tratamentos foram arranjos segundo esquema fatorial 4 x 3 – quatro espécies de *Brachiaria* e três níveis de disponibilidade de água no solo (capacidade de campo, lâmina d'água de 1 e 10 cm acima do solo). O delineamento experimental foi de blocos completos ao acaso, com três repetições. O experimento foi instalado em casa de vegetação, utilizando-se colunas de PVC com 60 cm de altura x 30 cm de diâmetro. Os níveis de alagamento foram impostos a partir do 22º dia de rebrota após corte de uniformização. O acréscimo de água aos vasos, necessário para satisfazer a lâmina d'água a 1 e 10 cm do nível do solo nos respectivos vasos, foi controlado com o auxílio de furos presentes nas paredes dos vasos a 1 e 10 cm acima do nível do solo, respectivamente. O alagamento comprometeu a taxa de alongamento e acentuou a taxa de senescência das lâminas foliares, independentemente da espécie. Observou-se controle estomático das trocas gasosas em folhas de todas as espécies. O alagamento reduziu a fotossíntese líquida das espécies de *Brachiaria*, exceto de *B. mutica*, que superou as demais espécies sob a lâmina d'água de 10 cm acima do solo. Também diminuiu significativamente a área e o peso das lâminas foliares verdes, exceto em *B. mutica*, que apresentou apenas ligeira tendência de queda. A *B. mutica* apresentou numerosas raízes adventícias, que, possivelmente, lhe conferiram superior tolerância ao alagamento.

Palavras-chave: biomassa, condutância estomática, fotossíntese, índices morfológicos

Effect of Flooding on the Growth of *Brachiaria* Species in Greenhouse

ABSTRACT - This study aimed to evaluate the tolerance of four *Brachiaria* species (*B. decumbens*, *B. brizantha*, *B. humidicola* and *B. mutica*) to flooding with regard to their morphogenetical, physiological and production characteristics. The experimental treatments resulted from a 4 x 3 factorial arrangement of four *Brachiaria* species and three flooding conditions (water field capacity, 1 and 10 cm water lamina above the soil surface) distributed in a completely randomized block design, with three replications. The experiment was carried out in greenhouse, in PVC column pot 60 cm high and 30 cm in diameter. The flooding was imposed during 18 days from the 22nd days of regrowth, after uniformization clipping. Small holes made 1 and 10 cm above soil level allowed to control the desired water lamina level in the pots. Flooding hindered leaf blade elongation rate and increased leaf blade senescence rate, regardless of species. Stomatal control of gas exchanges was observed in all species. Flooding reduced the photosynthesis rate in all species, except *B. mutica*, which out-yielded the others species under the 10 cm water level. Flooding significantly reduced the area and weight of green leaf blade, except in *B. mutica* which showed only a slight decrease tendency. The numerous adventitious roots of *B. mutica* would have played an important role in its tolerance to flooding.

Key Words: biomass, morphogenetical indices, photosynthesis rate, stomatal conductance

Introdução

Grande parte da produção pecuária brasileira concentra-se na região dos Cerrados, cuja área apresenta cerca de 10% de solos mal drenados (Adalmoli et al., 1986). Estas áreas podem se constituir em alternativas úteis para o cultivo de pastagens durante o período da seca, quando a produção de forragem é baixa nas áreas bem drenadas. Entretanto, pouco se conhece sobre as espécies mais adaptadas aos solos alagados,

a viabilidade de seu uso e os possíveis impactos ecológicos (Penteado et al., 1996).

Em geral, os danos causados pelo alagamento às plantas variam com a frequência, a duração (Anderson, 1972), a altura da lâmina d'água (Anderson, 1974), a temperatura da água (Beard & Martin, 1970) e o tipo de sedimento (Armstrong et al., 1994). O excesso de água no solo acarreta diminuição da difusão do oxigênio, necessário à respiração radicular, causando hipoxia (baixa con-

¹ Parte da tese do primeiro autor.

² Estudante de doutorado, Departamento Zootecnia, UFV, bolsista do CNPq.

³ Bolsista do CNPq, Departamento de Zootecnia, UFV (jagomide@ufv.br).

⁴ Professor de Fisiologia Vegetal da USP, Ribeirão Preto- SP(carlosamh@ffclrp.usp.br).

centração de oxigênio) ou anoxia (ausência de oxigênio) no solo (Thomson & Greenway, 1991).

O alagamento afeta também a condutância estomática (Huang et al., 1994a) e reduz as taxas de fotossíntese e de crescimento (Baruch, 1994a), resultando em queda da produção da parte aérea (Baruch, 1994b) e de raízes (Flaresso & Saibro, 1991).

A tolerância à anaerobiose resulta de vários fatores, interagindo em níveis molecular, bioquímico e anatômico (Perata & Alpi, 1993). Assim, as plantas desenvolvem certos mecanismos de adaptação metabólica (respiração anaeróbica, que resulta no malato), anatômica (desenvolvimento de aerênquimas) e morfológica (formação de raízes adventícias) (Saab & Sachs, 1996).

Diferenças quanto à tolerância ao alagamento entre espécies de gramíneas forrageiras foram reportadas por Flaresso & Saibro (1991) e Penteadó et al. (1996). Entretanto, poucos são os relatos sobre a tolerância ao alagamento das espécies de *Brachiaria*.

A *B. mutica* e *B. arrecta* (Th. Dur & Schinz) têm sido promissoras na revegetação de áreas de depleção de reservatórios hidroelétricos e em áreas submetidas à lâmina d'água de 30 cm acima do solo, a 40°C (Oliveira, 1994; Molas et al., 1982). A *B. mutica* não persistiu após o segundo período chuvoso, em solos de várzea, periodicamente inundados, ao passo que a *B. arrecta* persistiu até o terceiro período chuvoso (Drudi & Braga, 1990). A *B. humidicola* (Rendle) Schuweickerdt, no entanto, reúne condições de estabelecimento e de sobrevivência sob alagamento por até 30 dias (Platzeck, 1989). Os estudos de natureza morfofisiológica que avaliam a tolerância ao alagamento das espécies gênero *Brachiaria* são em menor número ou inexistentes.

Objetivou-se avaliar quatro espécies do gênero *Brachiaria* sob alagamento (*B. mutica* (Forsk) Stapf, *B. humidicola* (Rendle) Schuweickerdt, *B. decumbens* Stapf e *B. brizantha* (Hochst. ex A. Rich) Stapf), a partir de atributos morfogênicos, fisiológicos e produtivos.

Material e Métodos

Avaliou-se o comportamento de quatro espécies do gênero *Brachiaria* (*B. mutica*, *B. humidicola*, *B. decumbens* cv. Basilisk e *B. brizantha* cv. Marandu) durante o período de alagamento.

Os tratamentos foram arranjados em esquema fatorial 4 x 3, envolvendo quatro espécies de *Brachiaria* e três níveis de *status* hídrico do solo (solo na capacidade de campo e lâmina d'água de 1 cm e 10 cm acima do solo). O delineamento experimental foi de blocos completos ao acaso, com três repetições.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação aberta lateralmente, em vasos de colunas de PVC, com 60 cm de comprimento e 30 cm de diâmetro, com fundo vedado, contendo amostras de argilosolo, retiradas às profundidades de 0-20 e 20-40 cm. O solo utilizado apresentava (em kg/kg) areia grossa (0,14), areia fina (0,08), silte (0,22) e argila (0,57), além da seguinte composição química: pH em água (1:2,5) = 5,4; Ca²⁺, Mg²⁺ e Al³⁺ 2,6 0,5 e 0,05 cmol_c/dm³; P e K 2,9 e 19 mg/dm³, respectivamente e saturação de bases de 46%, valores médios das amostras retiradas às profundidades de 0-20 e de 20-40 cm. As amostras de solo foram destorroadas, passadas em peneira com malhas de 7 mm de abertura e submetidas à secagem ao ar, durante 30 dias.

A capacidade de campo, estimada em 0,48 kg/kg (equivalente a -0,01MPa), foi estimada pela curva característica de retenção de água no solo, segundo a equação: $\hat{Y} = 0,27372 - 0,103807 \log |\Psi_{\text{solo}}|$ (Richards, 1949).

O solo da camada de 0-20 cm de profundidade recebeu 722 mg/dm³ de calcário dolomítico, 3.770 mg/dm³ de superfosfato simples, 351 mg/dm³ de cloreto de potássio e 111 mg/dm³ de sulfato de amônio.

A terça parte inferior do vaso foi preenchida com solo das amostras retiradas a 20-40 cm de profundidade e a terça parte imediatamente superior, com solo da camada a 0-20 cm de profundidade, compreendendo um volume total de 28,78 dm³/vaso.

Dois dias antes da semeadura/plantio, foram adicionados, parceladamente, em torno de 12 L de água em cada vaso até o solo atingir umidade próxima à sua capacidade de campo, condição que foi monitorada e mantida até o início da imposição do alagamento.

As quatro espécies de gramíneas foram cultivadas, cada uma em 9 vasos, perfazendo um total de 36 vasos. A *B. decumbens*, *B. brizantha* e *B. humidicola* foram estabelecidas por meio de sementes e a *B. mutica*, por mudas.

Após a emergência das plântulas, foram aplicados, semanalmente em cobertura, 139 mg/dm³ de sulfato de amônio, via solução aquosa. Após o desbaste, foram deixadas cinco plantas em cada vaso.

O corte de uniformização foi realizado a 10 cm acima do nível do solo, em todos os vasos, exceto naqueles de *B. mutica*, que foi realizado a 15 cm do solo. A cada nível de disponibilidade de água no solo, correspondeu um grupo de 12 vasos, três para cada espécie. A imposição do alagamento ocorreu com a adição de água aos vasos submetidos às duas lâminas d'água no solo. Os vasos com o solo na capacidade de campo continuaram a ser irrigados normalmente, com complementação de água feita a partir de duas/três pesagens diárias dos vasos. O acréscimo de água aos vasos, necessário para satisfazer as condições de lâmina d'água a 1 e 10 cm acima do nível do solo e também para sua manutenção, foi controlado por meio de furos nas paredes dos vasos, a 1 e 10 cm acima do nível do solo, respectivamente.

O período de alagamento foi suspenso quando as folhas mais baixas das plantas submetidas ao alagamento apresentaram acentuada senescência.

Durante o período das avaliações (12/03 a 02/05/1998), a temperatura e a umidade relativa do ar foram monitoradas dentro da casa de vegetação, com auxílio de um termohigrógrafo. Os valores médios \pm desvio-padrão da temperatura máxima e mínima foram da ordem de $29,9 \pm 3,0^\circ\text{C}$ e $21,0 \pm 2,4^\circ\text{C}$, respectivamente. Os valores médios \pm desvio-padrão da umidade relativa máxima e mínima foram de $66,7 \pm 6,1\%$ e $47,5 \pm 10,1\%$, respectivamente.

Com vistas ao estudo das características morfogênicas, identificaram-se, por meio de anéis coloridos, os dois perfilhos mais vigorosos de cada vaso. Avaliaram-se as características morfogênicas destes perfilhos, durante 18 dias de alagamento (04 a 21/04/1998), procedendo-se à determinação das taxas de aparecimento, alongamento e senescência de lâminas foliares, conforme Davies (1993).

As medições das características fisiológicas e da radiação fotossinteticamente ativa ocorreram de 06 a 07/04 e de 19 a 20/04/1998. O potencial hídrico das lâminas foliares foi avaliado das 6 às 7 h (antemanhã) e a radiação fotossinteticamente ativa (400-700 nm), fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração, de 9h às 11h30.

Ao final do período de alagamento, realizou-se a colheita da parte aérea das plantas e recuperação das raízes, para se estimar as características relacionadas à produção de biomassa.

Para a estimativa do sistema radicular, foram colhidas amostras de solo, usando-se um tubo de PVC

(de 50 mm de diâmetro, fina espessura e 1,20 m de comprimento), que foi introduzido, graças às condições úmidas do solo, até atingir o fundo do vaso, e retirado após uma série de movimentos circulares necessários para desprender a amostra de interesse.

As características produtivas avaliadas foram: matéria verde seca de lâminas foliares e de colmos, área de lâminas foliares verdes, relação lâmina/colmo e matéria seca do sistema radicular.

Informações complementares concernentes aos métodos e equipamentos utilizados neste experimento encontram-se em Mattos (2001).

A análise de variância dos dados considerou as fontes de variação: bloco, espécie, condição de alagamento, espécie x condição de alagamento e erro experimental. Os valores médios dos dados experimentais foram comparados pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade. Utilizou-se o módulo do potencial hídrico do solo $|\Psi_{\text{solo}}|$ para o ajuste do modelo matemático mais adequado na obtenção da curva característica de retenção de água no solo.

Os dados da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) são apresentados em valores médios \pm desvio-padrão, em decorrência da ausência de luz artificial e constante na ocasião das medições. Os dados de fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração foram corrigidos, por meio de regra de três simples, usando-se os valores médios da RFA. Os valores da fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração são médias de seis medições (unidades observacionais), de três unidades experimentais e duas avaliações no tempo. Os valores de potencial hídrico de lâminas foliares são médias de seis observações realizadas em três unidades experimentais e duas avaliações no tempo. Testes de correlações lineares foram realizados até 5% de probabilidade entre as características: potencial hídrico de lâminas foliares x condutância estomática, fotossíntese x condutância estomática e transpiração x condutância estomática.

Resultados e Discussão

As taxas de aparecimento de lâminas foliares de *B. mutica* e *B. humidicola* se igualaram e superaram ($P < 0,05$) as da *B. decumbens* e *B. brizantha*, que não diferiram entre si (Tabela 1). Não se observou efeito dos níveis de alagamento sobre a taxa de aparecimento de lâminas foliares em nenhuma das quatro espécies de *Brachiaria*.

Tabela 1 - Taxas de aparecimento (TApl), alongamento (TAL) e senescência (TSL) de lâminas foliares de espécies de *Brachiaria*Table 1 - Blade leaf appearance (LAR), elongation (LER) and senescence (LSR) rates of *Brachiaria* species

Característica Trait	Espécie Specie			
	<i>B. decumbens</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>B. humidicola</i>	<i>B. mutica</i>
TApl (lâmina/dia.perfilho) LAR (leaf/day.tiller)	0,12b	0,08b	0,30a	0,38a
TAL (mm/dia.perfilho) LER (mm/day.tiller)	24,33bc	33,33b	16,61c	53,92a
TSL (mm/dia.perfilho) LSR (mm/day.tiller)	30,64a	21,07ab	9,70b	23,06ab

a > b > c (P<0,05).

Entre as espécies estudadas, *B. mutica* apresentou as maiores (P<0,05) taxas de alongamento e aparecimento de lâminas foliares (Tabela 1).

O alagamento comprometeu a taxa de alongamento de lâminas foliares de todas as espécies (Tabela 2), contrariando relatos de Dias-Filho & Carvalho (2000), que registraram o comprometimento do alongamento foliar apenas em *B. brizantha* cv. Marandu. A redução nas taxas de alongamento das lâminas foliares pode ter como causas desbalanço hormonal (Armstrong et al., 1994), diminuição da extensibilidade da parede celular (Zhang & Davies, 1986), deficiência de nutrientes (Baruch, 1994a) e absorção de íons tóxicos (Ashraf & Mehmood, 1990).

A queda na taxa de alongamento foliar pode ser atribuída aos efeitos negativos do alagamento sobre a fotossíntese líquida, em *B. decumbens*, *B. humidicola* e *B. brizantha*, e ao baixo potencial hídrico das lâminas foliares, em *B. mutica*.

A senescência foliar foi mais intensa (P<0,05) sob a lâmina d'água de 10 cm (Tabela 2), como em espécies forrageiras perenes de estação fria (Flaresso & Saibro, 1991) e gramíneas forrageiras tropicais (Baruch, 1994a).

O alagamento ocasiona rápida perda do conteúdo de clorofila (Ashraf & Mehmood, 1990; Ashraf & Chishti, 1993), danos à membrana, peroxidação de lipídios e aumento da produção de superóxidos e peróxidos de hidrogênio no tecido foliar (Yan et al. 1996). Essa senescência prematura induzida pelo alagamento também está associada à redistribuição de nutrientes das folhas mais velhas para as mais jovens (Trought & Drew, 1980).

Uma vez que a adição de nitrogênio pode reverter os efeitos do alagamento (Wenkert et al., 1981), é possível

Tabela 2 - Taxa de alongamento (TAL) e de senescência (TSL) de lâminas foliares, em função das condições de alagamento

Table 2 - Leaf blade elongation (LER) and senescence (LSR) rates, as a function soil flooding

Característica Trait	Condição de alagamento Flooding condition*		
	CC (FC)*	1 cm	10 cm
	mm/dia.perfilho (mm/day.tiller)		
TAL / LER	37,19a	30,20ab	28,67b
TSL / LSR	12,13b	17,75b	33,30a

a > b (P<0,05).

*FC stands for soil field capacity.

que a aplicação semanal de 139 mg/dm³ de sulfato de amônio tenha contribuído para atenuar o processo de senescência nas lâminas foliares mais jovens.

Os resultados obtidos sugerem que, do ponto de vista morfogênico, nenhuma espécie se sobressaiu quanto à tolerância ao alagamento. De qualquer forma, é notória a sensibilidade ao alagamento das espécies de *Brachiaria* em termos de taxa de alongamento e, sobretudo, de senescência de lâminas foliares, também registrada em *B. decumbens* e *B. brizantha* cv Marandu (Dias-Filho & Carvalho, 2000). Cabe salientar que a variação nessas taxas, decorrentes do excesso de água no solo, foi mais pronunciada em *B. brizantha* e, sobretudo, em *B. decumbens*, embora sem significância estatística. Portanto, conforme os resultados, estas espécies não seriam recomendáveis para cultivo em áreas propensas ao alagamento.

O potencial hídrico das lâminas foliares (Ψ_p) revelou a interação condição de alagamento x espécies, com menores valores para a *B. mutica* sob lâminas d'água de 1 e 10 cm acima do solo (Tabela 3).

Tabela 3 - Potencial hídrico (Ψ_p) de lâminas foliares de espécies de *Brachiaria*, em função das condições de alagamentoTable 3 - Leaf water potential (Ψ_p) in *Brachiaria* species, as a function of flooding condition

Alagamento Flooding	Espécie Specie			
	<i>B. decumbens</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>B. humidicola</i>	<i>B. mutica</i>
	-Mpa			
CC (FC)*	0,13Aa	0,17Aa	0,12Aa	0,14Aa
1 cm	0,22Aa	0,11Aa	0,19Aa	0,39Bb
10cm	0,21Aa	0,19Aa	0,16Aa	0,44Bb

A>B compara espécies (compares species).

a>b compara condições de alagamento (compares flooding [$P<0.05$]).

FC stands for soil field capacity.

Estes resultados contrastam com aqueles observados em genótipos de *Triticum aestivum* (Huang et al., 1994b) e gramíneas forrageiras tropicais (Baruch, 1994b), em que pouca variação do Ψ_p foi detectada em resposta à hipoxia ou ao alagamento.

Para condutância estomática e transpiração, *B. mutica* e *B. humidicola* superaram ($P<0,05$) *B. brizantha* e *B. decumbens*, embora estas características não tenham variado com o nível de alagamento (Tabela 4).

Em *B. decumbens* e *B. brizantha*, a condutância estomática alcançou valores de 0,12 mol/m².s e, em *B. humidicola* e *B. mutica*, de 0,22 mol/m².s, com diferença significativa ($P<0,05$). Igualmente, a transpiração alcançou valores de 3,1 mol/m².s em *B. decumbens* e *B. brizantha* e 5,1 mol/m².s, em *B. humidicola* e *B. mutica*.

Estes resultados contrariam os observados em *Triticum aestivum* (Huang et al., 1994a,b), em que os estômatos se mostraram sensíveis à hipoxia já na primeira semana. Respostas distintas da condutância estomática ao alagamento também foram verificadas entre gramíneas tropicais (Baruch, 1994b). Em *Zea mays L.*, a transpiração decresceu significativamente entre o quinto e sétimo dia sob alagamento, mas recuperou-se a partir de então, no decorrer do período de estresse (Wenkert et al., 1981).

Os sintomas de emurchecimento nas folhas do topo do dossel das *Brachiaris* não foram tão acentuados quanto nas folhas mais baixas. Talvez, por isso, não se observou efeito do alagamento sobre a condutância estomática. Não obstante, vale ressaltar que o potencial hídrico das lâminas foliares, em *B. mutica*, atingiu níveis substancialmente baixos, sem, contudo, afetar a condutância estomática, a

Tabela 4 - Condutância estomática (g_s) e transpiração (E), em função das condições de alagamentoTable 4 - Stomatal conductance (g_s) and leaf transpiration (E), as a function of soil flooding

Característica Trait	Condição de alagamento Soil flooding		
	CC (FC)*	1 cm	10cm
g_s (mol/m ² .s)	0,18a	0,17a	0,18a
E (mmol/m ² .s)	4,17a	4,18a	3,91a

Radiação fotossinteticamente ativa (Photosynthetically active radiation): 481 ± 67 mmol/m².s.a>b Compara condições de alagamento (Compares flooding conditions [$P<0.05$]).

* FC stands for soil water field capacity.

transpiração e a fotossíntese líquida, o que pode ser resultante do ajustamento osmótico de suas células-guarda (Ashraf & Chisti, 1993). Por isso, a *B. mutica* caracterizou-se como uma espécie resistente a baixos potenciais hídricos nos seus tecidos foliares. A fotossíntese líquida em *B. mutica* e *B. brizantha* não variou com os níveis de alagamento e as espécies diferiram apenas sob condições de alagamento, em que a *B. mutica* se mostrou superior, sobretudo em relação à *B. decumbens* (Tabela 5). Estes resultados divergem daqueles de Dias-Filho & Carvalho (2000), em que apenas a *B. brizantha* cv Marandu teve sua fotossíntese líquida comprometida pelo alagamento.

O comportamento estomático teria exercido controle sobre as trocas gasosas, conclusão deduzida da correlação linear positiva da fotossíntese líquida e da transpiração com a condutância estomática.

Correlações significativas ($P<0,01$) foram observadas entre condutância estomáticas e fotossíntese líquida, com valores de 0,69; 0,76; 0,88 e 0,92, e entre

Tabela 5 - Fotossíntese líquida de espécies de *Brachiaria*, em função das condições de alagamento
 Table 5 - Net photosynthesis rate of *Brachiaria* species, as a function soil flooding

Alagamento Flooding	Espécie Specie			
	<i>B. decumbens</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>B. humidicola</i>	<i>B. mutica</i>
	mmolCO ₂ /m ² .s			
CC (FC)*	11,26Aa	9,0Aa	11,83Aa	11,07Aa
1 cm	4,40Bb	8,35Aba	9,18ABab	11,09Aa
10cm	4,91Bb	5,21Ba	6,18Bb	14,0Aa

A > B compara espécies (*compares species*); a > b compara condições de alagamento (*compares flooding*) (P<0,05).

FC* stands for soil field capacity.

Radiação fotossinteticamente ativa (*Photosynthetically active radiation*) = 481 ± 67 mmol/m².s.

condutância estomática e transpiração, com valores de 0,74; 0,88; 0,99 e 0,95, para *B. mutica*, *B. brizantha*, *B. humidicola* e *B. dictioneura*, respectivamente.

Estas correlações denotam participação determinante da resistência estomática no cômputo geral da resistência contrária ao fluxo difusivo do CO₂ e vapor d'água, comparativamente aos outros componentes de resistência da folha. Por outro lado, nenhuma correlação significativa foi verificada entre condutância estomática e potencial hídrico de lâminas foliares nas espécies de *Brachiaria*, o que é mais relevante para a *B. mutica*, considerando-se os baixos níveis do potencial hídrico em suas lâminas foliares. Entretanto, observou-se correlação linear negativa ($r = -0,80$; $P < 0,01$) entre transpiração e Ψ_1 para esta espécie. Deduz-se, então, que a perda de água via transpiração teria contribuído substancialmente para o baixo status hídrico das lâminas foliares em *B. mutica*. Talvez, neste caso, o surgimento de raízes adventícias (Bradford & Hsiao, 1982), um novo dreno por fotoassimilados, explique a manutenção da abertura dos estômatos e da taxa transpiratória sob estresse, ainda que às custas de razoável desidratação dos tecidos foliares.

O alagamento ($P < 0,05$) comprometeu a área de lâminas foliares verdes das espécies de *Brachiaria*, exceto em *B. mutica* (Tabela 6), corroborando os relatos de Baruch (1994a) relativamente à alta sensibilidade ao alagamento da área foliar de gramíneas forrageiras tropicais.

As espécies diferiram em termos de área de lâminas foliares verdes, sendo que a *B. humidicola* foi inferior às demais espécies sob a capacidade de campo (CC), ao passo que, sob alagamento, a *B. mutica* se sobressaiu às outras espécies. A acen-

tuada redução da área de lâminas foliares das espécies de *Brachiaria* reflete a intensa senescência foliar sob alagamento do solo.

Também foi notória a sensibilidade da biomassa de lâminas foliares das espécies de *Brachiaria* ao excesso de água no solo, embora esta sensibilidade tenha variado entre as espécies (Tabela 7).

A lâmina d'água de 10 cm comprometeu a produção de matéria verde seca de lâminas foliares em torno de 82% em *B. brizantha*, 66% em *B. humidicola*, 59% em *B. decumbens* e 14% em *B. mutica*. Estes resultados confirmam os relatos de Baruch (1994a), quanto à sensibilidade de gramíneas forrageiras tropicais ao alagamento.

A produção de matéria verde seca de colmos revela a interação espécies x alagamento ($P < 0,05$). A *B. brizantha* respondeu negativamente, enquanto a

B. mutica respondeu positivamente ao alagamento, ao passo que a *B. humidicola* e a *B. decumbens* se mostraram insensíveis (Tabela 8).

As diferenças entre as espécies, em termos de produção de matéria verde seca de colmos, somente foram observadas sob condição de alagamento, em que a *B. mutica* superou as demais espécies.

Sob a lâmina d'água de 10 cm, observou-se queda de cerca de 72% no peso da matéria verde seca de colmos em *B. brizantha* e aumento de 61% em *B. mutica*. Neste estudo, a maior produção de matéria verde seca de colmos de *B. mutica* sob alagamento poderia ser explicada pelo surgimento de grande número de raízes adventícias a partir do 1^o e 2^o nós visíveis, cujo peso da matéria seca foi incorporado à fração colmo. A substancial alocação de assimilados em colmos (neste caso, para colmo e raízes adventícias) em *B. mutica* poderia ser interpretada também

Tabela 6 - Área de lâminas foliares verdes em espécies de *Brachiaria*, em função das condições de alagamentoTable 6 - Green leaf blade area in species of *Brachiaria*, as a function of soil flooding

Alagamento Flooding	Espécie Specie			
	<i>B. decumbens</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>B. humidicola</i>	<i>B. mutica</i>
	m ² /vaso (m ² /pot)			
CC (FC)*	0,69Aa	0,71Aa	0,34Ba	0,62Aa
1 cm	0,44ABb	0,21Cb	0,25BCab	0,49Aa
10cm	0,18Bc	0,09Bb	0,11Bb	0,51Aa

A > B > C compara espécies (compares species); a > b > c compara alagamento (compares flooding) (P<0,05).
FC stands for soil field capacity.

Tabela 7 - Biomassa de lâminas foliares verdes em espécies de *Brachiaria*, em função das condições de alagamentoTable 7 - Green leaf blade biomass of *Brachiaria* species, as a function of soil flooding

Alagamento Flooding	Espécie Specie			
	<i>B. decumbens</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>B. humidicola</i>	<i>B. mutica</i>
	Matéria seca (g/vaso) Dry matter (g/pot)			
CC (FC)*	24,5ABa	27,7Aa	17,5Ba	21,1Aba
1 cm	16,5ABb	9,7Bb	13,9ABa	18,3Aa
10cm	10,1Bb	5,9Bb	6,0Bb	18,1Aa

A > B compara espécies (compares species); a > b compara condições de alagamento (compares flooding) (P<0,05).
* FC stands for soil field capacity.

Tabela 8 - Biomassa de colmos verdes em espécies de *Brachiaria*, em função das condições de alagamentoTable 8 - Green culm biomass of *Brachiaria* species, as a function of soil flooding

Alagamento Flooding	Espécie Specie			
	<i>B. decumbens</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>B. humidicola</i>	<i>B. mutica</i>
	Matéria seca (g/vaso) Dry matter (g/pot)			
CC (FC)*	29,6Aa	35,6Aa	22,4Aa	30,5Ab
1 cm	29,0Ba	10,3Cb	18,1BCa	49,6Aa
10cm	23,7Ba	10,0Bb	8,2Ba	49,2Aa

A > B compara espécies (compares species); a > b compara condições de alagamento (compares flooding) (P<0,05).
* FC stands for soil field capacity.

como um mecanismo de adaptação ao alagamento, considerando-se o incremento em altura da planta (Anderson, 1974b) e suprimento de oxigênio as raízes submersas, via aerênquimas (Baruch, 1994a). Daí a presença marcante da *B. mutica* em áreas alagadas, usualmente observadas em várias propriedades rurais.

As espécies de *Brachiaria* não responderam (P>0,05) à variação da condição de alagamento quan-

to à produção de matéria seca do sistema radicular, observação consistente com Baruch (1994a), que também verificou ausência de efeito do alagamento em espécies forrageiras tropicais. Constatou-se apenas ligeira tendência de aumento no peso do sistema radicular das espécies de *Brachiaria*, o que, talvez, seja resultado da formação de raízes com maior diâmetro a partir da coroa. A formação de novas

raízes em decorrência do alagamento está associada à perda da “dominância apical” da extremidade das raízes primárias (Voesebeck, 1999). Observou-se considerável morte das raízes menores e mais finas (radicelas) sob alagamento, que, por serem bem mais leves que as raízes primárias e adventícias, tiveram, provavelmente, pouca influência sobre o peso da matéria seca do sistema radicular. Neste estudo, não se separou o sistema radicular em diferentes tipos de raízes, o que poderia ter facilitado melhor visualização dos possíveis efeitos do alagamento sobre este órgão (Huang et al., 1994b).

Entretanto, foi observada diferença ($P < 0,05$) entre as espécies quanto às suas biomassas de raízes, cujos valores médios foram: 44,6; 34,2; 31,3 e 26,5 g/vaso, respectivamente, para *B. decumbens*, *B. brizantha*, *B. mutica* e *B. humidicola*. A biomassa do sistema radicular de *B. decumbens* foi equivalente à de *B. brizantha* e *B. mutica* e superior à de *B. humidicola*.

A relação lâmina/colmo foi comprometida pelo alagamento, denotando menor alocação de biomassa para fração de lâminas foliares verdes com o aumento da severidade do estresse. Assim, a relação lâmina/colmo das espécies de *Brachiaria* decresceu ($P < 0,05$) de 0,77, sob condição de umidade do solo de capacidade de campo, até alcançar o valor mínimo de 0,53, sob alagamento de lâmina d'água de 10 cm.

Por outro lado, *B. brizantha* e *B. humidicola* demonstraram maior alocação de biomassa para as lâminas foliares ($P < 0,05$) que *B. mutica*. A maior relação lâmina/colmo de *B. brizantha* e *B. humidicola* (0,77) não se traduz em vantagens destas espécies sobre a *B. mutica* (0,48), uma vez que apresentaram pequena quantidade de lâminas foliares ainda verdes.

Considerando-se os valores de área e matéria seca de lâminas foliares e de matéria verde seca de colmos e a presença abundante de raízes adventícias, a *B. mutica* foi a espécie mais tolerante ao excesso de água no solo durante o alagamento, o que explica sua presença em áreas alagadas.

Conclusões

B. mutica foi a espécie mais tolerante ao alagamento, enquanto *B. decumbens* e *B. brizantha* mostraram-se as menos tolerantes.

A tolerância de *B. mutica* ao alagamento pode ser atribuída à insensibilidade de seus estômatos e às

conseqüentes altas taxas de fotossíntese, altas taxas de aparecimento e alongamento de lâminas foliares, que resultaram em menor comprometimento de sua área foliar e da produção de matéria verde seca de lâminas foliares e de colmos, além de numerosas raízes adventícias durante o estresse.

A baixa tolerância de *B. decumbens* e de *B. brizantha* é caracterizada pelo comprometimento da taxa de aparecimento foliar, do potencial hídrico, da condutância estomática e da fotossíntese líquida de suas folhas, assim como da produção de biomassa aérea.

Literatura Citada

- ADALMOLI, J.; MACEDO, J.; AZEVEDO, J.G. et al. Caracterização da região dos Cerrados. In: GODERT, W. (Ed). **Solos dos Cerrados, tecnologias e estratégias de manejo**. São Paulo: Nobel, 1986. p.33-74.
- ANDERSON, E.R. Flooding tolerance of *Panicum coloratum*. **Queensland Journal of Agricultural and Animal Sciences**, v.29, n.2, p.173-179, 1972.
- ANDERSON, E.R. The reaction of seven *Cenchrus ciliaris* L. cultivars to flooding. **Tropical Grasslands**, v.8, n.1, p.33-39, 1974b.
- ARMSTRONG, W.; BRANDLE, R.; JACKSON, M.B. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v.43, n.4, p.307-358, 1994.
- ASHRAF, M.; CHISHTI, S.N. Waterlogging tolerance of some accessions of lentil (*Lens culinaris* Medic.). **Tropical Agriculture**, v.70, n.1, p.60-67, 1993.
- ASHRAF, M.; MEHMOOD, S. Effects of waterlogging on growth and some physiological parameters of four *Brassica* species. **Plant and Soil**, v.121, n. 2, p.203-209, 1990.
- BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses.I. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutrients. **Plant and Soil**, v.164, n.1, p.87-96, 1994a.
- BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses.II. Leaf water potential, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. **Plant and Soil**, v.164, n.1, p.97-107, 1994b.
- BEARD, B.; MARTIN, D.P. Influence of water temperature on submersion tolerance of four grasses. **Agronomy Journal**, v.62, n.2, p.257-259, 1970.
- BRADFORD, K.J.; HSIAO, T. Stomatal behaviors and water relations of waterlogged tomato plants. **Plant Physiology**, v.70, n.5, p.1508-1513, 1982.
- DIAS-FILHO, M.B.; CARVALHO, C.J.R. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, n.10, p.1959-1966, 2000.
- DAVIES, A. Tissue turnover in the sward. In: DAVIES, A. et al (Eds.) **Sward measurement handbook** . 2.ed. Hurley: BGS, 1993. p.183-215.
- DRUDI, A.; BRAGA, F.A. Avaliação preliminar de gramíneas forrageiras em áreas úmidas periodicamente inundáveis. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.25, n.1, p.17-123, 1990.
- FLARESSO, J.A.; SAIBRO, J.C. Tolerância ao alagamento de gramíneas forrageiras perenes de estação fria. **Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, v.20, n.6, p.632-637, 1991.

- HUANG, B.; JOHNSON, W.J.; NeSMITH, D.S. et al. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. **Journal Experimental Botany**, v.45, n.271, p.193-202, 1994a.
- HUANG, B.; JOHNSON, W.J.; NeSMITH, D.S. et al. Root and shoot growth of wheat genotypes in response to hypoxia and subsequent resumption of aeration. **Crop Science**, v.34, n.6, p.1538-1544, 1994b.
- MATTOS, J.L.S. **Avaliações morfológicas de espécies de *Brachiaria* sob diferentes disponibilidades de água no solo**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2001. 122p. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Universidade Federal de Viçosa, 2001.
- MOLAS, O.A.; CASACCIA, J.; RACHI, H. et al. Determinacion de características agrostológicas y seleccion de plantas forrajeras introduzidas en la estación experimental del Chaco. **Informe Anual Programa Nacional del Investigación y Extensión Ganadera**, San Lorenzo, 1982. 205p.
- OLIVEIRA, P.C. **Avaliação de gramíneas cultivadas em três níveis de fertilidade do solo, visando a revegetação de áreas sujeitas à inundação**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 1994. 82p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, 1994.
- PENTEADO, M.I.O.; MACEDO, M.C.M.; SOUZA, M.T. Avaliação de forrageiras para áreas úmidas dos Cerrados. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 33., 1996, Fortaleza. **Anais...** Fortaleza: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 1996. p.81-83.
- PERATA, P.; ALPI, A. Plant responses to anaerobiosis. **Plant Science**, v.93, n.1, p.1-17, 1993.
- PLATZECK, C.O. **Efeito da inundação sobre o estabelecimento de *Brachiaria humidicola* (Rendle) schweickerdt e *Setaria anceps* Staph ex Massey cv. Kazungula**. Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1989. 163p. Dissertação (Mestrado em Nutrição Animal e Pastagens) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1989.
- RICHARDS, L.A. Methods of measuring soil moisture tension. **Soil Science**, v.68, n.1, p. 95-112, 1949.
- SAAB, I.N.; SACHS, M.M. A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. **Plant Physiology**, v.112, n.1, p.385-391, 1996.
- THOMSON, C.J.; GREENWAY, H. Metabolic evidence for stelar anoxia in maize roots exposed to low O₂ concentrations. **Plant Physiology**, v.96, n.4, p.1294-1301, 1991.
- 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, n.2, p.187-199, 1980.
- VOESENEK, L.A.C.J.; ARMSTRONG, W.; BÖGEMANN, G.M. et al. A lack of aerenchyma and high rates of radial oxygen loss from the root base contribute to the waterlogging intolerance of *Brassica napus*. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.26, n.1, p.87-93, 1999.
- WENKERT, W.; FAUSEY, N.R.; WATTERS, H.D. Flooding responses in *Zea mays* L. **Plant and Soil**, v.62, n.3, p.351-366, 1981.
- YAN, B.; DAÍ, Q.; LIU, X. et al. Flooding-induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. **Plant and Soil**, v.179, p.261-268, 1996.
- ZHANG, J.; DAVIES, W.J. Chemical and hydraulic influence on the stomata of flooded plants. **Journal Experimental Botany**, v.37, n.183, p.1479-1491, 1986.

Recebido em: 16/08/04

Aceito em: 23/03/05