

Triagem de Forrageiras para Tolerância ao Excesso de Água no Solo



ISSN 1983-0513

Março, 2012

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

Documentos 381

Triagem de Forrageiras para Tolerância ao Excesso de Água no Solo

*Moacyr Bernardino Dias-Filho
Monyck Jeane dos Santos Lopes*

Embrapa Amazônia Oriental
Belém, PA
2012

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Amazônia Oriental

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

Comitê Local de Editoração

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

Revisão técnica: *Valdemir Antônio Laura* - Embrapa Gado de Corte

Supervisão editorial: *Luciane Chedid Melo Borges*
Revisão de texto: *Narjara de Fátima Galiza da Silva Pastana*
Normalização bibliográfica: *Andréa Liliane Pereira da Silva*
Editoração eletrônica: *José Gomes da Costa*
Foto da capa: *Moacyr Bernardino Dias-Filho*

1ª edição

Versão eletrônica (2012)

Todos os direitos reservados.

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

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Amazônia Oriental

Dias-Filho, Moacyr Bernardino

Triagem de forrageiras para tolerância ao excesso de água no solo / Moacyr Bernardino Dias-Filho, Momyck Jeane dos Santos Lopes .

– Belém, PA : Embrapa Amazônia Oriental, 2012.

29 p. ; 15 cm x 21 cm. – (Documentos / Embrapa Amazônia Oriental, ISSN 1983-0513; 381).

1. Forrageira. 2. Solo. 3. Água. 4. Gramínea. 5. Alagamento. I. Lopes, Momyck Jeane dos Santos. II. Título. III. Série.

CDD 633.2

© Embrapa 2012

Autores

Moacyr Bernardino Dias-Filho

Engenheiro-agrônomo, Ph.D. em Ecofisiologia Vegetal, pesquisador da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA.

moacyr@cpatu.embrapa.br

Monyck Jeane dos Santos Lopes

Engenheira-agrônoma, mestranda em Botânica Tropical, Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, PA.

Apresentação

A busca de genótipos de plantas forrageiras que se adaptem a situações periódicas ou permanentes de excesso de água no solo tem apresentado importância crescente, pois situações de encharcamento ou de alagamento do solo podem ser eventos relativamente comuns em pastagens tropicais, diminuindo a capacidade produtiva e a longevidade dessas áreas.

Nesta obra são apresentadas as principais respostas das plantas ao excesso de água no solo, assim como as características morfoanatômicas e fisiológicas de plantas, em geral, e de gramíneas forrageiras, em particular, associadas à tolerância a esse estresse. Com base nessas informações, são discutidas as principais estratégias de triagem de forrageiras ao excesso de água no solo.

A presente obra representa uma contribuição importante da Embrapa Amazônia Oriental na transferência de conhecimento para técnicos e demais profissionais que atuam na área de avaliação de plantas forrageiras, sendo um subsídio importante para estudos acadêmicos sobre o tema e para programas de lançamento de cultivares de forrageiras no Brasil.

Claudio José Reis de Carvalho

Chefe-Geral da Embrapa Amazônia Oriental

Sumário

Triagem de Forrageiras para Tolerância ao Excesso de Água no Solo.....	9
Introdução.....	9
Principais respostas ao alagamento e ao encharcamento do solo.....	11
Tolerância de plantas a alagamento e a encharcamento.....	13
Avaliação da tolerância de gramíneas tropicais ao excesso de água no solo.....	17
Estratégias de triagem de forrageiras ao excesso de água no solo.....	20
Considerações finais.....	23
Referências.....	24

Triagem de Forrageiras para Tolerância ao Excesso de Água no Solo¹

Moacyr Bernardino Dias-Filho
Monyck Jeane dos Santos Lopes

Introdução

A busca de genótipos de plantas que sejam tolerantes ao excesso de água no solo tem apresentado importância crescente, pois o alagamento e o encharcamento do solo são episódios recorrentes em muitas áreas do planeta. Além disso, as perspectivas de maior incidência de eventos climáticos extremos, como chuvas excessivas, em decorrência das mudanças climáticas globais (SUMARY..., 2007), possibilitam prever que, em futuro relativamente próximo, haverá maior frequência de alagamento e encharcamento temporários do solo em áreas agricultáveis. Essa expectativa é particularmente válida para a pecuária tropical, pois muitas áreas de pastagens nos trópicos estão localizadas em terras marginais, nem sempre apropriadas para a agricultura, de modo que alguns desses locais têm problemas com a baixa drenagem do solo (DIAS-FILHO, 1998).

Segundo Dias-Filho (2005), em pastagens plantadas e naturais, o acúmulo excessivo e prolongado de água no solo, que caracteriza as situações mais problemáticas de alagamento ou de encharcamento, pode ter origem natural, quando provocado por períodos prolongados de chuvas intensas, má drenagem natural do solo ou elevação sazonal do nível do lençol freático ou de rios.

¹Trabalho apresentado no III Simpósio Internacional de Melhoramento de Plantas Forrageiras, Bonito, MS, novembro 2011.

No entanto, ainda segundo Dias-Filho (2005), a incidência e a duração de eventos de alagamento ou de encharcamento do solo em pastagens podem também ter origem antropogênica. Nesse caso, os episódios de excesso de água no solo são intensificados por práticas de manejo que compactam o solo, diminuindo, progressivamente, sua capacidade natural de drenagem. Dentre essas práticas destacam-se o pisoteio excessivo do gado em áreas de solo descoberto, o trânsito contínuo de máquinas e veículos e o emprego frequente de grade aradora, o qual dá origem ao “pé de grade”, camada subsuperficial de solo compactado. Assim, mesmo naqueles locais em que o alagamento ou o encharcamento não são eventos naturalmente esperados, é possível que as práticas vigentes ou passadas de manejo contribuam para tornar esse estresse comum na pastagem.

Nos últimos anos, a síndrome da morte do capim-marandu, problema que está intimamente relacionado com o acúmulo periódico de água no solo (DIAS-FILHO, 2006), vem se tornando causa importante de degradação de pastagens na região Norte do Brasil (DIAS-FILHO, 2011). Esse episódio tem aumentado ainda mais a necessidade da busca de genótipos de forrageiras com algum grau de adaptação ao excesso de água no solo, em programas de melhoramento de forrageiras no Brasil.

Neste texto serão apresentadas resumidamente as principais respostas das plantas ao excesso de água no solo, assim como as características morfoanatômicas e fisiológicas de plantas, em geral, e de gramíneas forrageiras, em particular, associadas à tolerância a esse estresse. Com base nessas informações, serão discutidas algumas estratégias de triagem de forrageiras ao excesso de água no solo, visando subsidiar programas de lançamento de cultivares de forrageiras no Brasil.

Principais respostas ao alagamento e ao encharcamento do solo

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

As respostas das plantas ao excesso de água no solo são determinadas pelo momento, duração e intensidade (dependente da profundidade da água) do estresse e pelo genótipo da planta afetada (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002; GRIMOLDI et al., 1999; MAHELKA, 2006; MANZUR et al., 2009; MOLLARD et al., 2008; OLIVEIRA; JOLY, 2010). Ademais, a fase de desenvolvimento da planta no momento da imposição do estresse também determina o padrão de resposta ao excesso de água no solo (revisado por BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; COLMER; VOESENEK, 2009).

Quando a planta enfrenta períodos relativamente mais longos de alagamento ou encharcamento do solo, uma das respostas

morfoanatômicas mais comuns à hipoxia e à anoxia é a formação de aerênquima e de raízes adventícias, que visam à captura e ao transporte de oxigênio para os tecidos submersos (ARMSTRONG et al., 1994). A formação de aerênquima na planta facilita a troca gasosa entre a parte aérea e o sistema radicular (e vice-versa), melhorando a difusão de gases pela planta, principalmente o oxigênio e o etileno (SURALTA; YAMAUCHI, 2008; YIN et al., 2010), de modo que o oxigênio provido às raízes pode ser suprido da fotossíntese ou diretamente da atmosfera (EVANS, 2003). A formação de raízes adventícias como resposta adaptativa ao excesso de água no solo está diretamente relacionada ao acúmulo de etileno na planta (YIN et al., 2009). Em situações de excesso de água na zona das raízes ou de submersão da planta, a difusão para o meio externo do hormônio volátil etileno é prejudicada. Nessa condição, aumenta a concentração endógena de etileno nas raízes, em solos encharcados, ou nas raízes e parte aérea, quando a planta estiver completamente submersa (YIN et al., 2009), desencadeando, portanto, as diversas respostas da planta a esse estresse.

Plantas intolerantes ou pouco tolerantes ao alagamento ou encharcamento sofrem diminuição acentuada da capacidade fotossintética (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000). A redução na abertura estomática seria uma das principais causas iniciais da queda na capacidade fotossintética em plantas sob excesso de água no solo (revisado por LIAO; LIN, 2001). Isso ocorre porque, em muitas plantas sob alagamento do solo, uma das primeiras respostas ecofisiológicas observadas é o fechamento estomático (e.g., CHEN et al., 2002). O fechamento estomático durante episódios de alagamento ou encharcamento é um comportamento regulador do balanço hídrico, sendo uma resposta crítica para impedir a desidratação da folha em espécies suscetíveis ao excesso de água no solo (MOLLARD et al., 2008). Em plantas alagadas, o fechamento estomático aumenta a possibilidade de sua sobrevivência, pois além de reduzir a demanda por água e nutrientes, restringe ainda a absorção de íons potencialmente tóxicos (JACKSON, 1994).

Sob alagamento do solo, diversas espécies vegetais têm a concentração de amido foliar aumentada (revisado por IRFAN et al., 2010). A explicação para esse fenômeno é que, nas folhas, a fotossíntese se processaria a taxas maiores do que a respiração e, como nas raízes submersas a demanda por carboidratos para a respiração estaria suspensa, o transporte de carboidratos das folhas para as raízes seria mínimo ou inexistente, resultando em acúmulo de carbono reduzido nas folhas e progressivo esgotamento de carboidratos nas raízes (revisado por LIAO; LIN, 2001). O acúmulo de amido nas folhas tem sido apontado como um fator adicional responsável pela queda da taxa fotossintética em plantas sob excesso hídrico, em razão do fenômeno da retroinibição (*downregulation*) (ARAYA et al., 2006).

Tolerância de plantas a alagamento e a encharcamento

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

do crescimento ou, no mínimo, de manutenção de funções vitais para a sobrevivência sob condições de anoxia ou de hipoxia (COLMER; VOESENEK, 2009; MOLLARD et al., 2008; SAIRAM et al., 2008; YIN et al., 2009).

Em espécies intolerantes ao alagamento, a falta de oxigênio prejudica o metabolismo da planta, desencadeando uma série de processos que levam a severo dano fisiológico (JACKSON; DREW, 1984). Em espécies tolerantes, a resistência à hipoxia ou à anoxia pode ser obtida via diversas estratégias adaptativas. As estratégias de sobrevivência das plantas quando sob estresse anóxico são influenciadas pela duração e pela severidade do estresse (revisado por COLMER; VOESENEK, 2009). Dentre as estratégias de tolerância ao alagamento e ao encharcamento do solo, destacam-se a formação de aerênquimas (EVANS, 2003; INSAUSTI et al., 2001; MOLLARD et al., 2008; YIN et al., 2010) e o desenvolvimento de um sistema vigoroso de raízes adventícias (JACKSON; DREW, 1984). O objetivo principal dessas estratégias é a melhoria da captura e do transporte de oxigênio para os tecidos submersos, auxiliando na oxidação da rizosfera. Tais estratégias contribuem, também, para recuperar e manter a respiração aeróbica, ou, pelo menos, manter a fermentação alcoólica, em detrimento da fermentação láctica, como fonte de energia, removendo ainda produtos tóxicos que se acumulam na rizosfera (EVANS, 2003; VISSER et al., 2000; YIN et al., 2010). Com objetivos semelhantes, uma estratégia eficiente de tolerância, útil nos ambientes em que as plantas estariam sujeitas a períodos prolongados de submersão, é a capacidade de rapidamente alongar a parte aérea visando a restabelecer o contato das folhas com a atmosfera (BAILEY-SERRES; VOESENEK, 2008; BANACH et al., 2009; SAKAGAMI et al., 2009).

Embora a formação de raízes adventícias seja apontada como indicador da presença de mecanismo adaptativo em plantas tolerantes ao alagamento do solo (JACKSON; DREW, 1984), tal mecanismo per se pode não necessariamente garantir a tolerância plena da planta a esse estresse. Em *B. brizantha* cv. Marandu, por exemplo, capim tido como

pouco tolerante ao alagamento do solo (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000), as plantas sob excesso de água no solo são capazes de desenvolver raízes adventícias em abundância (DIAS-FILHO, 2002), indicando que outras estratégias adaptativas a esse estresse também seriam necessárias para tornar a planta tolerante.

Em capim-rabo-de-rato (*Hymenachne amplexicaulis*), gramínea C3 reconhecidamente tolerante ao excesso de água no solo (DIAS-FILHO, 2005; GORDON; FEO, 2007), os mecanismos de tolerância à inundação estão baseados na capacidade de essa espécie rapidamente alongar colmos e formar raízes adventícias (KIBBLER; BAHNISCH, 1999). Além disso, aerênquimas estão presentes nos tecidos dos colmos, folhas e raízes dessa espécie, tanto em plantas sob alagamento como nas não alagadas (KIBBLER; BAHNISCH, 1999). Os aerênquimas auxiliariam na circulação de gases e na flutuação na planta.

Em *Paspalum dilatatum*, um conjunto de respostas morfoanatômicas e fisiológicas ao alagamento do solo, como maior porosidade radicular, formação de aerênquima nas folhas e maior taxa de extensão foliar e de alongamento de perfilhos, permitem aumento na ocorrência dessa espécie durante períodos longos de alagamento no Pampa argentino (INSAUSTI et al., 2001; VASELLATI et al., 2001). Em *Paspalum modestum* e *P. wrightii*, espécies típicas de ambientes alagados, a produção de aerênquima acontece no parênquima cortical das raízes, rizomas e colmos, e no mesofilo das lâminas foliares, tanto em plantas alagadas como nas não alagadas (FABBRI et al., 2005). De acordo com Fabbri et al. (2005), o alagamento do solo estimula a formação adicional de aerênquimas de ambas as espécies, no entanto, com respostas contrastantes para os diferentes órgãos, comportamento interpretado pelos autores como adaptações a situações de alagamento permanente ou estacional.

Como grande parte do ATP para manter o metabolismo celular nas plantas é gerada na respiração por fosforilação oxidativa, processo que requer o O₂ como receptor final de elétrons, um importante estresse para a planta sob anoxia é o colapso na geração de energia. Essa

condição afeta importantes processos metabólicos na planta. Assim, a tolerância à anoxia está intimamente relacionada à capacidade da planta em administrar essa “crise energética” (COLMER; VOESENEK, 2009). Embora sob estresse anóxico o catabolismo anaeróbico possa produzir algum ATP para suprir a demanda energética da planta (IGAMBERDIEV; HILL, 2009), ainda assim poderá haver déficit de energia. Portanto, para que efetivamente tolere situações de alagamento ou de encharcamento, a planta deve ser capaz de regular com eficiência a distribuição da pouca energia disponível, para uso em processos metabólicos essenciais (GIBBS; GREENWAY, 2003; GREENWAY; GIBBS, 2003). Dessa forma, uma determinada espécie ou genótipo com maior concentração de carboidratos nas raízes e maiores níveis de ATP será mais apta para lidar com a falta de oxigênio. Para genótipos de *Vigna radiata*, Kumutha et al. (2008) relatam que a tolerância ao encharcamento depende da disponibilidade de reservas de açúcar nas raízes, da atividade da sacarose sintase para fornecer açúcares reduzidos para a atividade glicolítica e da ADH para a reciclagem de NADH visando a continuidade da glicólise (principal fonte de energia sob anoxia).

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

Outro mecanismo importante na tolerância de plantas ao excesso de água no solo diz respeito à presença de um sistema eficiente de defesa oxidativa (revisado por COLMER; VOESENEK, 2009). Esse mecanismo

seria particularmente útil em situações cíclicas de alagamento ou de encharcamento do solo de curta duração. Tais situações cíclicas de excesso de água no solo podem ser relativamente comuns durante o período chuvoso, em pastos plantados em solos com drenagem deficiente (DIAS-FILHO, 2005). O “dano por reoxigenação” pode ocorrer em tecidos (raízes, por exemplo) sob hipoxia, ou naqueles sob anoxia, reexpostos ao O₂ após a drenagem do solo (BLOKHINA et al., 2003). Nessas situações, o estresse oxidativo resulta do aumento na geração de espécies reativas de oxigênio (ERO) (reactive oxygen species – ROS), como o peróxido de hidrogênio (H₂O₂), nas células vegetais, e da reduzida capacidade da planta em desintoxicar ERO (BLOCKHINA et al., 2003).

Avaliação da tolerância de gramíneas tropicais ao excesso de água no solo

Trabalhos científicos comparando a tolerância de gramíneas forrageiras tropicais ao excesso de água no solo são relativamente escassos. Em estudo pioneiro, Baruch (1994a, 1994b) comparou as respostas morfofisiológicas ao excesso de água no solo de quatro gramíneas: duas reconhecidamente tolerantes (*Brachiaria mutica* e *Echinochloa polystachya*) e duas intolerantes (*Hyparrhenia rufa* e *Andropogon gayanus*). Sob excesso de água, *A. gayanus* e *H. rufa* fecham rapidamente os estômatos, reduzindo a condutância estomática e a taxa de fotossíntese líquida. A atividade da desidrogenase alcoólica (ADH) em *A. gayanus* aumenta sob alagamento, indicando a sua maior sensibilidade a esse estresse. Já em *Brachiaria mutica* e *E. polystachya*, a condutância estomática, a fotossíntese líquida e a atividade ADH não diferiram entre plantas alagadas e não alagadas. O autor concluiu que tanto *B. mutica* quanto *E. polystachya* apresentam estruturas adaptativas ao alagamento, como o desenvolvimento de raízes adventícias e tecidos arenquimáticos que permitem a troca de gases entre parte aérea e raiz, contribuindo para a maior tolerância dessas espécies ao alagamento do solo.

Em um dos primeiros estudos publicados no Brasil, comparando a tolerância ao alagamento do solo de espécies de *Brachiaria* (*B. brizantha* cv. Marandu, *B. decumbens* e *B. humidicola*), Dias-Filho e Carvalho (2000) concluíram, com base em diversos parâmetros avaliados, que *B. brizantha* cv. Marandu tem baixa tolerância, *B. decumbens*, tolerância moderada e *B. humidicola*, a maior tolerância relativa ao alagamento do solo. Como parte desse estudo, resultados publicados posteriormente mostraram que o conteúdo de amido medido nas folhas 6 dias após o início do alagamento foi inversamente proporcional à tolerância relativa desses capins a esse estresse (DIAS-FILHO, 2005, 2006). É possível inferir que, conforme postulado para outras espécies (ARAYA et al., 2006), a forte queda na taxa fotossintética de *B. brizantha* cv. Marandu sob alagamento do solo pode, pelo menos em parte, ser atribuída a fatores de natureza não estomática, como o fenômeno da retroinibição, decorrente do acúmulo de amido nas folhas dessa cultivar. No mesmo estudo, tanto a *B. brizantha* cv. Marandu como a *B. humidicola* acumularam mais carboidratos nas raízes quando sob alagamento do solo. Esse acúmulo, no entanto, foi maior em *B. humidicola*. Tal comportamento sugere que a anaerobiose, provocada pelo alagamento do solo, restringiu a respiração da sacarose, que nas gramíneas forrageiras é a forma dominante de carboidrato no floema (AMIARD et al., 2004). Assim, seria possível inferir que o maior acúmulo de amido nas folhas e o aumento no conteúdo de açúcares solúveis nas raízes de *B. brizantha* cv. Marandu sob alagamento do solo resultariam da menor demanda por carboidratos em decorrência da redução do crescimento e de atividades metabólicas nas raízes. Essas respostas indicam ainda que o nível de açúcares nas raízes de *B. brizantha* cv. Marandu não seria crítico para determinar a tolerância dessa cultivar ao alagamento do solo. Já os teores de N e K das folhas de *B. brizantha* cv. Marandu foram reduzidos, respectivamente, 15 e 2 vezes a mais do que em folhas de *B. humidicola* sob as mesmas condições.

Em estudos subsequentes sobre a tolerância relativa de genótipos de *Brachiaria* ao alagamento do solo, Dias-Filho (2002); Caetano e Dias-Filho (2008); Dias-Filho e Queiroz (2003) e Mattos et al. (2005)

confirmaram a baixa tolerância da cultivar Marandu de *B. brizantha*, como também, interessantemente, indicaram que diferentes genótipos dentro da espécie *B. brizantha* apresentam tolerância diferencial a esse estresse (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002). De forma semelhante, Silva et al. (2009) também encontraram variação intraespecífica na tolerância de sete genótipos de *Panicum maximum* ao alagamento do solo. Tais constatações sugerem que o estresse decorrente do excesso de água no solo é capaz de pressionar seletivamente as populações dessas gramíneas forrageiras, originando os vários gradientes de tolerância ao excesso de água no solo relatados naqueles estudos. De modo semelhante, Mollard et al. (2008), ao comparar populações de *Paspalum dilatatum* provenientes de áreas altas e baixas, sujeitas a inundações periódicas, concluíram que as populações das áreas mais baixas (mais expostas a inundações) teriam maior tolerância ao alagamento do solo, confirmando, portanto, a capacidade de o estresse provocado pelo alagamento do solo poder pressionar seletivamente as populações de gramíneas forrageiras.

Na comparação da tolerância ao alagamento do solo de quatro cultivares de *Panicum maximum* (Massai, Mombaça, Milênio e Tanzânia) (HOLANDA, 2004), observou-se que, em geral, o desempenho das plantas alagadas é mais afetado na cultivar Milênio e, de certa forma, em Mombaça. Por exemplo, quando alagadas, a taxa de crescimento relativo foi reduzida em 31% em Milênio e 43% em Mombaça, enquanto em Massai e Tanzânia as reduções foram de 23% e 21%. A fotossíntese líquida, medida 5 dias após o início do alagamento, diminuiu 36% na cultivar Milênio e 12%, 15% e 24% nas cultivares Massai, Mombaça e Tanzânia. A produção de raízes foi significativamente diminuída pelo alagamento do solo em todas as cultivares, porém, a menor queda ocorreu em Tanzânia (41%), enquanto nas demais cultivares essa redução variou entre 50% e 54%.

É importante observar que, mesmo em gramíneas reconhecidamente tolerantes ao excesso de água no solo, esse estresse pode diminuir o

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

Estratégias de triagem de forrageiras ao excesso de água no solo

Programas de triagem de forrageiras para a tolerância ao excesso de água no solo devem incluir estratégias que conciliem a eficiência dos parâmetros observados como indicadores de tolerância, a objetividade e praticidade das metodologias empregadas para a observação e medição desses parâmetros e a confiabilidade dos resultados.

Conforme já comentado, diversos atributos morfológicos e fisiológicos têm sido usados para avaliar a tolerância de plantas forrageiras ao excesso de água no solo, dentre esses, têm sido mais comuns: a produção de massa seca (parte aérea e raízes), a taxa de alongamento foliar, as trocas gasosas (taxa fotossintética líquida e condutância estomática) e o conteúdo de clorofila das folhas (Spad). Outros atributos também têm sido usados, embora em menor frequência, para comparar a tolerância de plantas forrageiras ao excesso de água no solo, tais como: a atividade da desidrogenase alcoólica (ADH), a concentração de minerais e de amido nas folhas e o teor de açúcares solúveis nas raízes.

Dias-Filho e Carvalho (2000) propuseram a taxa de alongamento foliar como um atributo morfofisiológico eficiente de detecção prematura de tolerância ao excesso de água no solo. Assim, quanto maior fosse a queda na taxa de alongamento foliar de um determinado genótipo em

resposta ao excesso de água no solo, menor seria a tolerância daquele genótipo a esse estresse.

Um atributo morfológico comum aos diversos estudos mencionados acima é a avaliação da produção de massa seca da parte aérea (planta inteira ou produção fracionada em folhas e raízes). Assim, a maior produção de massa seca de um genótipo sob excesso de água no solo, a princípio, indicaria maior tolerância desse genótipo a esse estresse. No entanto, um problema potencial da comparação simples da produção de massa seca dentre genótipos sob excesso hídrico é que, em decorrência de suas peculiaridades morfológicas naturais, certos genótipos, mesmo sendo pouco tolerantes ao excesso de água no solo, quando cultivados nessa condição, podem alcançar produções absolutas de massa seca superiores à de genótipos mais tolerantes a esse estresse. Por exemplo, em ensaio de triagem de acessos de *B. brizantha* ao excesso de água no solo, as produções de massa seca de raízes (DIAS-FILHO, 2002) e folhas verdes (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002) da cultivar Arapoty sob excesso hídrico foram menores do que as da cultivar Marandu, muito embora a tolerância dessa cultivar ao excesso de água no solo seja reconhecidamente bem menor do que a da cultivar Arapoty (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002). Tal inconsistência resulta da diferença natural (i.e., genética) de porte desses genótipos, mesmo sendo da mesma espécie. Plantas de Marandu têm naturalmente maior porte do que as de Arapoty. Portanto, nesse caso, o uso apenas da produção absoluta de massa seca como atributo decisório de triagem da tolerância ao excesso de água no solo levaria ao descarte da cultivar Arapoty como promissora, ou, em um erro ainda mais grave, promoveria a cultivar Marandu como mais tolerante ao excesso de água no solo.

Uma forma de contornar o problema descrito no parágrafo anterior poderia ser conforme a metodologia empregada no ensaio de triagem descrito em Dias-Filho (2002). Nesse ensaio, a tolerância ao excesso de água no solo de um genótipo é avaliada mediante a comparação

desse genótipo com ele mesmo, sob condições ideais. Assim, o que seria medido e, posteriormente, comparado entre genótipos não seria simplesmente a produção absoluta de massa seca (ou de outro parâmetro) sob estresse, mas sim o quanto essa produção teria sido afetada pelo estresse. Portanto, nesse caso, o percentual de queda (ou de aumento) de produção relativa de massa seca, decorrente do estresse, seria o indicador de tolerância e não a produção absoluta de massa seca. Essa lógica também pode ser aplicada para outros parâmetros morfológicos e fisiológicos (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008; DIAS-FILHO, 2002).

Outro evento relativamente comum em ensaios de triagem de forrageiras ao excesso de água no solo, que pode motivar inconsistência nos resultados, diz respeito a falhas no planejamento metodológico. Assim, em ensaios nos quais as forrageiras são cultivadas em vasos, por períodos relativamente longos, é possível que, no decorrer do período experimental, o desempenho das plantas cultivadas sem estresse (i.e., plantas do tratamento controle) diminua. A explicação para esse fenômeno está no crescimento excessivo das raízes das plantas no ambiente restrito dos vasos do tratamento controle. Esse crescimento excessivo tornaria essas plantas mais suscetíveis a estresses nutricionais e de déficit hídrico, os quais se agravariam com o tempo. O resultado seria queda acentuada de desempenho dessas plantas, confundindo a interpretação dos resultados. Esse tipo de situação é particularmente evidente e comum entre genótipos de forrageiras com grande capacidade de produção de raízes, como a cultivar Marandu de *B. brizantha*. Por exemplo, em ensaio no qual foi comparada a taxa fotossintética e a condutância estomática de *B. brizantha* cv. Marandu, sob excesso hídrico e capacidade de campo (tratamento controle), Mattos et al. (2005) não encontraram diferença entre tratamentos para esses parâmetros. No entanto, ao observar os resultados desse ensaio, é possível inferir que a taxa fotossintética média das plantas testemunha ($9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) está abaixo do esperado para uma gramínea C4 cultivada em condições teoricamente ideais. Portanto, é possível supor que naquele

ensaio as plantas do tratamento controle não dispunham de condições (ambientais e fisiológicas) ideais para expressar o seu potencial fotossintético pleno. Tal situação provavelmente também interferiu nos demais parâmetros medidos no estudo. A alternativa prática e normalmente viável para controlar esse problema metodológico relativamente comum em ensaios com vasos, é planejar experimentos de triagem com menor duração. Outra alternativa, nem sempre completamente eficaz, é usar vasos de maior capacidade.

Considerações finais

O excesso de água no solo provoca um estresse complexo que exerce severa pressão seletiva nas plantas, principalmente porque a restrição do oxigênio molecular e a consequente queda na síntese de ATP e nas reservas de carboidratos prejudicam a capacidade competitiva e a sobrevivência da planta. Os mecanismos de tolerância ao excesso de água no solo têm como base a habilidade da planta em usar estratégias adaptativas para promover a aeração interna e a tolerância à anoxia nos tecidos. Diversos estudos têm indicado a existência de ampla variabilidade natural intraespecífica em gramíneas forrageiras tropicais, relacionadas à tolerância ao excesso de água no solo.

A eficácia de programas de triagem de forrageiras ao excesso de água no solo depende, em primeiro lugar, da identificação de atributos que possam ser usados eficientemente como indicadores da tolerância das plantas a esse estresse. Uma vez identificados esses atributos, deve-se buscar métodos objetivos e eficazes para medi-los nas plantas. Tais métodos devem ser seguidos de estratégias que sejam eficientes no aproveitamento dos dados obtidos, com vistas a selecionar os genótipos avaliados. Ao satisfazer o conjunto dessas condições, garantiria-se a obtenção rápida de resultados consistentes.

Referências

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

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

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

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

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

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

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

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

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of Botany**, v. 91, n. 2, p. 179-94, Oct. 2003.

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

CHEN, H.; QUALLS, R. G.; MILLER, G. C. Adaptative responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Environmental and Experimental Botany**, v. 48, n. 2, p.119-128, Sep. 2002.

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

COLMER, T. D.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. **Functional Plant Biology**, v. 36, n. 2, p. 665-681, 2009.

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

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

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

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

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

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

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

DIAS-FILHO, M. B.; QUEIROZ, R. J. B. Tolerância ao alagamento do solo em seis acessos de *Brachiaria brizantha*. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 40., 2003, Santa Maria, RS. **Otimizando a produção animal**: anais. Santa Maria, RS: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2003. 5 p. 1 CD-ROM.

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

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

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

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

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

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

HOLANDA, S. W. da S. **Tolerância de quatro cultivares de *Panicum maximum* Jacq. ao alagamento.** 2004. 38 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural da Amazônia, Belém, PA.

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

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

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

JACKSON, M. B. Root-to-shoot communication in flooded plants: involvement of abscisic acid, ethylene, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. **Agronomy Journal**, v. 86, n. 5, p. 775-782, Sep./Oct. 1994.

JACKSON, M.; DREW, M. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: KOZŁOWSKI, T. (Ed.). **Flooding and plant growth**. London: Academic Press, 1984. p. 47-128.

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

KUMUTHA, D.; SAIRAM, R. K.; MEENA, R. C. Role of root carbohydrate reserves and their mobilization in imparting waterlogging tolerance in green gram (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) genotypes. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 13, n. 4, p. 339-346, 2008.

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

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

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

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

MOLLARD, F. P. O.; STRIKER, G. G.; PLOCHUK, E. L.; VEGA, A. S.; INSAUSTI, P. Flooding tolerance of *Paspalum dilatatum* (Poaceae: Paniceae) from upland and lowland positions in a natural grassland. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 203, n. 7, p. 548-556, Oct. 2008.

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

PANG, J.; SHABALA, S. Membrane Transporters and Waterlogging Tolerance. In: MANCUSO, S.; SHABALA, S.; PANG, J. (Ed.). **Waterlogging Signalling and Tolerance in Plants**. Berlin: Springer, 2010. p. 197-219.

SAIRAM, R.; KUMUTHA, D.; EZHILMATHI, K.; DESHMUKH, P.; SRIVASTAVA, G. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum**, v. 52, n. 3, p. 401-412, Sep. 2008.

SAKAGAMI, J.-I.; JOHO, Y.; ITO, O. Contrasting physiological responses by cultivars of *Oryza sativa* and *O. glaberrima* to prolonged submergence. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 171-180, 2009.

SILVA, A. S.; LAURA, V. A.; JANK, L. Soil Flood Tolerance of Seven Genotypes of *Panicum maximum* Jacq. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 52, n. 6, p. 1341-1348, Nov./Dec. 2009.

SUMMARY for Policymakers. In: SOLOMON, S.; QIN, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K. B.; TIGNOR, M.; MILLER, H. L. (Ed.). **Climate Change 2007: The Physical Science Basis**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 1-18. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Disponível em: <<http://bit.ly/2X3F>>. Acesso em: 20 out. 2011.

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

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

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

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

VISSER, E. J. W.; COHEN, J. D.; BARENDSE, C. W. M.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex pahstris* Sm. **Plant Physiology**, v. 112, n. 4, p. 1687-1692, Dec. 1996.

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

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

Embrapa

Amazônia Oriental

Ministério da
**Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

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

CGPE 9874