

ARTIGO



AUTORES:

**Terezinha de Jesus
 Nery Ramos¹**

**Cláudio José Reis de
 Carvalho²**

**Cleo Marcelo de Araújo
 Souza²**

Steel Silva Vasconcelos²

¹Universidade Federal Rural da
 Amazônia, 66.077-530, Belém,
 PA, Brasil.

²Embrapa Amazônia Oriental,
 66095-100, Belém, PA, Brasil.

Recebido: 27/07/2009
Aprovado: 17/06/2010

AUTOR CORRESPONDENTE:

Terezinha de Jesus Nery Ramos
 Email: tjnramos@yahoo.com.br

PALAVRAS-CHAVE:

Raízes adventícias,
Brachiaria brizantha,
Panicum fasciculatum,
 Alocação de biomassa,
 Taxa de crescimento relativo.

KEY WORDS:

Adventitious roots,
Brachiaria brizantha,
Panicum fasciculatum,
 Biomass allocation,
 Relative growth rate.

Alterações morfológicas e crescimento de duas espécies gramíneas sob alagamento

Morphological changes and growth of two grasses species during periods of flooding

Resumo: Este trabalho objetivou investigar as respostas morfológicas e o crescimento de *Brachiaria brizantha* e *Paspalum fasciculatum* cultivadas durante 21 dias sob condições de alagamento. A baixa disponibilidade de oxigênio devido ao alagamento reduziu significativamente as taxas de crescimento relativo e assimilatória líquida de *B. brizantha*, assim como a alocação de biomassa para raízes, aos 14 dias de alagamento. Em *P. fasciculatum*, as reduções das taxas e da alocação de biomassa foram significativas somente aos 21 dias de alagamento. Nas espécies estudadas, as adaptações morfológicas foram claramente evidenciadas com a formação de grande quantidade de raízes adventícias, que provavelmente contribuíram para a sobrevivência das mesmas à hipóxia. Estes resultados indicam que a espécie *P. fasciculatum* é mais tolerante ao alagamento quando comparada com *B. brizantha*.

Abstract: This study aimed to investigate the morphological responses and the development of *Brachiaria brizantha* and *Panicum fasciculatum* cultivated under flooding conditions for 21 days. The low availability of oxygen during floods significantly reduced relative growth and net assimilation rates in *B. brizantha*, as well as the allocation of biomass to the root system after 14 days of flooding. In *P. fasciculatum*, reductions in these rates and biomass allocation were only significant after 21 days of flooding. In the species studied, morphological adaptations were clear, with a high production of adventitious roots, which probably helped the species to survive the period of hypoxia. These results show that *P. fasciculatum* is more resistant to flooding than *B. brizantha*.

1 Introdução

Em muitas regiões, o excesso de água no solo reduz a produção vegetal (JACKSON; COLMER, 2005). O excesso de água limita o fornecimento adequado de oxigênio aos tecidos submersos, pois a difusão de oxigênio através da água é cerca de 10^4 vezes mais lenta do que no ar (PONNAMPERUMA, 1984).

Plantas tolerantes ao alagamento sobrevivem devido a uma complexa interação de adaptações morfológicas, anatômicas e ecofisiológicas (VOESENEK et al., 2006), desenvolvendo eficiente transporte de oxigênio da parte aérea até as raízes (ARMSTRONG; BRANDLE; JACKSON, 1994). No entanto, plantas sensíveis ao alagamento sofrem danos, como: a senescência prematura, abscisão e clorose foliares; diminuição da taxa de crescimento, do alongamento do caule e da expansão foliar; e aumento na sensibilidade ao ataque de pragas e doenças (ARMSTRONG; BRANDLE; JACKSON, 1994; DREW, 1997; LIZASO; MELENDEZ; RAMIREZ, 2001).

Plantas submetidas à hipóxia ou anóxia podem desenvolver aerênquimas, corredores de ar ou espaços aéreos descontínuos, raízes adventícias com crescimento diageotrópico e aumento em superfície (GILL, 1970; JOLY, 1996; SCATENA; MENESES, 1996; SANTIAGO; PAOLI, 2003). As raízes adventícias são diferentes das outras formadas em profundidade, pois se dirigem para a superfície da água, facilitando a comunicação entre o sistema aéreo e o sistema de raízes, devido à facilidade de difusão de gases como oxigênio e etileno. As raízes induzidas pelo alagamento são porosas, suculentas, menos fibrosas, tendo mais espaços intercelulares do que aquelas que crescem em solos bem aerados (ARMSTRONG; BRANDLE; JACKSON, 1994; KOZLOWSKI, 1997; LIAO; LIN, 2001).

Os impactos do alagamento no sistema de raízes incluem a redução do crescimento e formação de pelos absorventes. Tipicamente, o crescimento das raízes é mais reduzido do que da parte aérea em plantas alagadas, mudando assim a relação raiz/parte aérea (HUANG et al., 1994). O déficit de oxigênio no solo pode provocar mudanças no movimento de minerais, água, hormônios e assimilados da fotossíntese (LIAO; LIN, 2001; EVANS, 2003; JACKSON; COLMER, 2005; VOESENEK et al., 2006).

Embora as gramíneas representem um dos principais componentes do estrato herbáceo dos ecossistemas de várzea, há poucas informações na

literatura sobre as respostas morfológicas e fisiológicas dessas plantas sob alagamento (BARUCH, 1994 a,b ; CAMARÃO; MARQUES, 1995; DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000).

Estudos recentes têm sido desenvolvidos sobre a tolerância de espécies forrageiras submetidas ao alagamento, a fim de subsidiar o lançamento de novas cultivares (DIAS-FILHO, 2002; DIAS-FILHO; QUEIROZ, 2003; HARE et al., 2004; DIAS-FILHO, 2005). Além disso, outros estudos estão sendo desenvolvidos para identificar genes induzidos pelo alagamento (DENNIS et al., 2000; MANO et al., 2005; QIU et al., 2007) com o objetivo de obter informações sobre o mapeamento genético e cultivo de novas espécies tolerantes ao alagamento.

O objetivo deste estudo é avaliar os efeitos do alagamento em *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex. A. Rich.) Stapf e *Paspalum fasciculatum* (Will. ex. Fluegg), visando obter informações sobre estratégias de tolerância de gramíneas em solos sob déficit de oxigênio.

2 Material e Métodos

Este estudo foi conduzido em casa de vegetação e no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Pará. Plântulas de *B. brizantha* foram obtidas a partir de sementes germinadas em bandejas contendo areia e serragem esterilizada, misturadas na proporção de 1:1 e mantidas em ambiente sob condições de luz controlada ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa), temperatura entre 28 e 34 °C e umidade relativa de 60 a 80%. As plantas de *P. fasciculatum* foram obtidas a partir de estacas contendo um nó e de comprimento médio de 5 cm, colocadas para enraizar nas mesmas condições das sementes de *B. brizantha*.

Após 12 dias, mudas das duas espécies foram selecionadas com base no tamanho médio de 15 cm, e dois lançamentos foliares, transferidas para sacos plásticos de capacidade de 1 L, tendo como substrato uma mistura de esterco, areia lavada e terriço, na proporção de 0,5:1:2. As mudas foram transferidas para casa de vegetação, sendo mantidas sob condições controladas de luz (400 a $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa), temperatura (28-32 °C) e umidade relativa (60-80%), recebendo cada muda 10 ml de solução nutritiva (Fertilizante Yogen n° 3) a cada 7 dias, com a seguinte composição química: 20% de N total; 10% de P_2O_5 ; 10% de K_2O ; 0,06% de Mg; 14% de B; 0,50% de Zn e 0,08% de Mn. Após duas semanas, as plantas foram

transferidas para vasos plásticos com capacidade de 2,5 L, utilizando-se o mesmo substrato usado para as mudas, recebendo a cada 7 dias 10 mL de solução nutritiva. Após o período de aclimação as plantas foram submetidas a dois tipos de tratamentos: cultivo com adição de água até a capacidade de campo (plantas não alagadas) e cultivo com completo alagamento do sistema de raízes (plantas alagadas) durante todo o experimento. O alagamento do sistema de raízes foi imposto imergindo-se cada vaso contendo uma planta em vasos maiores com capacidade de 5 L, mantendo-se uma lâmina de água de aproximadamente 2 cm acima da superfície do solo durante todo o período experimental.

A morfologia e o estado geral das plantas, tais como senescência foliar e formação de raízes adventícias nos entrenós e região basal do caule, foram avaliados periodicamente através de acompanhamento visual e registro dos sintomas apresentados.

Para avaliação do crescimento das plantas em função do tempo de alagamento, as plantas foram coletadas após 7, 14 e 21 dias de implantação dos tratamentos e separadas em raízes, folhas e colmos, sendo as raízes lavadas cuidadosamente em água corrente. Esse material foi seco em estufa de circulação forçada de ar a 65 °C, por 48 horas. A área foliar total foi calculada com uma equação previamente estabelecida entre áreas de seções retangulares e massa seca de folhas. Os dados obtidos de massa seca total, nos diversos tempos considerados, foram utilizados para cálculo da taxa relativa de crescimento (TCR) e taxa assimilatória líquida (TAL), proposto por Hunt (1990) e expressos em $\text{kg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$ e em $\text{gm}^{-2} \text{d}^{-1}$, respectivamente. A biomassa das raízes foi expressa em g/planta.

Foi utilizado o delineamento experimental em blocos ao acaso, com três repetições, sendo cada repetição constituída de um vaso. As variáveis foram testadas por análise de variância (Anova). A partir de três fatores, com tratamentos, espécies e dias de alagamento como fatores principais. A comparação entre as médias das variáveis estudadas foi feita com base no teste de Tukey a 5% de probabilidade. As análises estatísticas foram realizadas usando o programa Software NTIA, versão 4.2.1, desenvolvido pela Embrapa, CNPTA (1996).

3 Resultados e Discussão

O alagamento induziu mudanças morfológicas nas duas espécies estudadas, com evidente emissão de raízes adventícias. Em *B. brizantha* a emissão

dessas raízes adventícias foi menor quando comparada com *P. fasciculatum*. A formação de raízes adventícias está associada ao alagamento do substrato, ocorrendo nas porções submersas a partir do hipocótilo. As novas raízes formadas durante o período de alagamento, nas duas espécies, localizaram-se próximas à superfície da água dos vasos, apresentando-se brancas, sem pelos absorventes, finas e esponjosas (Figura 1).

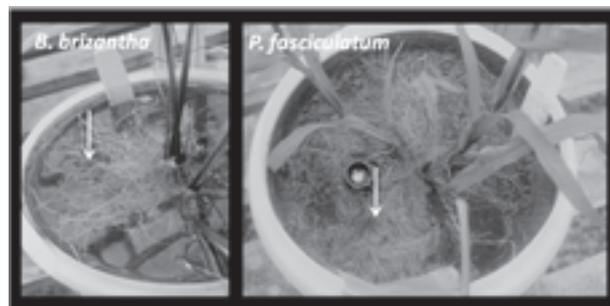


Figura 1 - Raízes adventícias (setas) de *Brachiaria brizantha* e *Paspalum fasciculatum* submetidas a 21 dias de alagamento.

A formação de raízes adventícias é característica de certas plantas mais tolerantes ao alagamento do solo (ARMSTRONG; BRANDLE; JACKSON, 1994; LIAO; LIN, 2001). No entanto, Dias-Filho e Carvalho (2000) observaram alta produção de raízes adventícias em *Brachiaria spp.* quando submetida a condições de baixa disponibilidade de oxigênio no solo.

P. fasciculatum emitiu grandes quantidades de raízes adventícias localizadas principalmente nos entrenós submersos, as quais flutuaram e cobriram praticamente toda a superfície da água do vaso. De acordo com Baruch e Mérida (1995), essa alteração faz parte de uma das adaptações morfológicas mais representativas que essa planta desenvolve para sua sobrevivência em longos períodos de alagamento.

A anóxia e/ou hipóxia, sofrida pelo sistema de raízes em plantas alagadas, provoca uma diminuição imediata na respiração aeróbia nas raízes, com redução na formação de ATP, tanto em plantas tolerantes como não tolerantes ao alagamento (LIAO; LIN, 2001; COLMER, 2003). Segundo Kawase (1981), a formação de sistemas de raízes superficiais ou adventícias constitui uma forma de escape de plantas alagadas em situação de deficiência de oxigênio severa.

Estudos de Malik et al. (2003), com plantas de trigo (*Triticum aestivum*) submetidas a déficit de oxigênio pelo alagamento, mostraram a formação de raízes adventícias com alta porosidade e aerênquimas, e que estas formações são dependentes do tempo

de alagamento e do nível de água sobre as raízes.

Este fenômeno facilita a comunicação entre o sistema aéreo e o sistema de raízes por causa da facilidade de difusão de gases pela planta, principalmente do gás oxigênio e do etileno (DIAS-FILHO, 2006).

A análise de variância dos parâmetros analisados revelou que *Brachiaria brizantha* apresentou maior taxa de crescimento relativo, e que o tempo contribuiu significativamente para a redução da mesma em ambas as espécies (Tabela 1, Figura 2). A análise revelou também que a taxa assimilatória líquida foi semelhante em ambas as espécies, entretanto ela foi reduzida significativamente pelo tempo de alagamento.

Todos os fatores analisados influenciaram significativamente a alocação de biomassa para as raízes, havendo interação entre os fatores (Tabela 1).

Tabela 1 - Análise de variância (Anova) das taxas de crescimento relativo (TCR), assimilatória líquida (TAL) e de alocação de biomassa para as raízes das gramíneas estudadas em função dos tratamentos e do tempo.

Fontes de Variação	G.L.	Q.M.	F	P
<i>Taxa de Crescimento Relativo (TCR)</i>				
Espécie	1	0,0302	8,123	0,009
Tempo	2	0,0181	4,878	0,037
Tratamento	1	0,0054	1,451	0,254
Espécie x Tempo	2	0,00195	0,524	0,476
Espécie x Tratamento	1	0,00191	0,513	0,605
Tempo x Tratamento	2	0,00133	0,358	0,703
Espécie x Tempo x Tratamento	2	0,00005	0,013	0,987
Resíduo	24	0,00372		
<i>Taxa Assimilatória Líquida (TAL)</i>				
Espécie	1	25,276	1,514	0,231
Tempo	2	137,718	8,246	0,008
Tratamento	1	140,537	4,208	0,027
Espécie x Tempo	2	27,051	1,620	0,215
Espécie x Tratamento	1	14,025	0,840	0,444
Tempo x Tratamento	2	1,740	0,104	0,901
Espécie x Tempo x Tratamento	2	2,625	0,154	0,854
Resíduo	24	16,700		
<i>Alocação de Biomassa para raízes</i>				
Espécie	1	3,205	16,783	<0,001
Tempo	2	29,310	153,501	<0,001
Tratamento	1	28,910	151,407	<0,001
Espécie x Tempo	2	11,252	58,927	<0,001
Espécie x Tratamento	1	1,368	7,162	<0,001
Tempo x Tratamento	2	8,200	42,948	<0,001
Espécie x Tempo x Tratamento	2	3,151	16,503	<0,001
Resíduo	24	0,191		

G.L = graus de liberdade; Q. M = quadrado médio.

As taxas de crescimento relativo (TCR) e assimilatória líquida (TAL) foram reduzidas significativamente em *B. brizantha* com 14 dias de alagamento (Figuras 2 e 3). Em *P. fasciculatum* essas taxas foram reduzidas significativamente apenas com 21 dias de alagamento (Figuras 2 e 3).

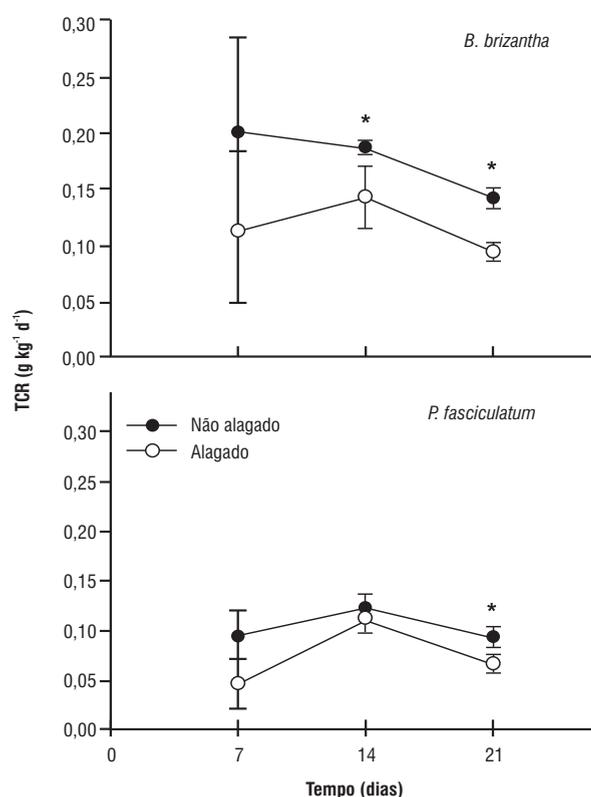


Figura 2 - Taxa de crescimento relativo (TCR) de *B. brizantha* e de *P. fasciculatum* em função do tempo de alagamento. As barras indicam o erro padrão da média (n=3). (*)significativo pelo teste de Tukey ao nível de 5%.

Resultados semelhantes para a TCR em *B. brizantha* foram obtidos por Dias-Filho e Carvalho (2000), estudando respostas morfofisiológicas em diferentes espécies de *Brachiaria* ao alagamento. Segundo esses autores, plantas adaptadas ao alagamento modificam a maioria das suas funções fisiológicas, refletindo diretamente na TCR. A diminuição da TCR dessa espécie pelo alagamento pode ser reflexo da redução da energia metabólica disponível para o processo de crescimento, da redução na translocação de fotoassimilados através do floema, da deficiência de nutrientes e da alteração no balanço hormonal (JACKSON; COLMER, 2005), respostas comumente observadas em plantas sensíveis ao alagamento, além da morte do sistema de raízes original, como observado nessas plantas durante o período experimental.

Estudo de Holanda (2004), com quatro cultivares de *Paniculum maximum* sob alagamento, mostrou que a TCR foi reduzida em todas as cultivares.

A diminuição da TAL em *B. brizantha* foi ocasionada pela menor eficiência do seu processo assimilatório que, por sua vez, reduziu a produção de biomassa (matéria seca), reduzindo a taxa de crescimento relativo (Figura 2).

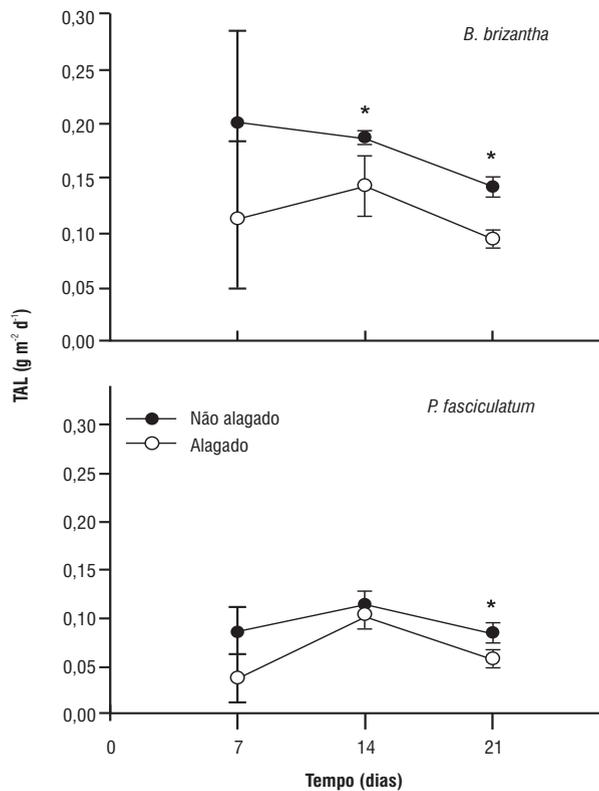


Figura 3 - Taxa assimilatória líquida (TAL) de *B. brizantha* e de *P. fasciculatum* em função do tempo de alagamento. As barras indicam o erro padrão da média (n=3). (*) significativo ao nível de 5% e (**) significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Em *B. brizantha* com 14 dias de alagamento, a biomassa de raízes foi significativamente menor quando comparada com as plantas não-alagadas. Em *P. fasciculatum*, com exceção da última coleta, não ocorreu diferença significativa nos valores de biomassa de raízes entre os tratamentos, indicando que essa espécie é mais adaptada (Figura 4).

A redução da biomassa de raiz em função do alagamento é descrita em muitas espécies (KOZLOWSKI, 1984; MEDRI et al., 1998; ANDRADE et al., 1999), mesmo com o surgimento de raízes adventícias, uma vez que o alagamento provoca a morte de muitas raízes. Ainda, a contribuição em biomassa das raízes adventícias é relati-

vamente pequena devido ao aerênquima e espaços intercelulares.

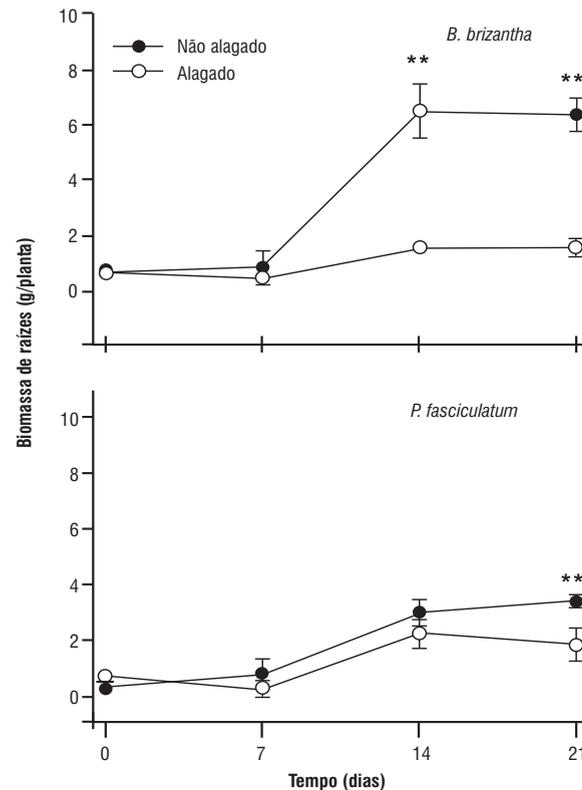


Figura 4 - Alocação de biomassa das raízes de *B. brizantha* e de *P. fasciculatum* em função do tempo de alagamento. As barras indicam erro padrão da média (n=3). (**) significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste de Tukey.

A redução significativa de biomassa da raiz de plantas foi também observada em estudo sobre respostas morfológicas e fisiológicas em gramíneas das espécies *B. brizantha*, *B. decumbens* e *B. humidicola* em solos alagados durante 14 dias (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000).

A redução de biomassa é uma resposta típica de plantas não tolerantes ao alagamento, diminuindo a formação de novas raízes assim como o crescimento das já existentes em ambientes anóxicos (BARUCH, 1994a; HUANG et al., 1994; KOZLOWSKI, 1997; RUBIO; LAVADO, 1999).

4 Conclusão

Ambas as espécies apresentaram mecanismos semelhantes de adaptação ao alagamento. Entretanto, considerando os parâmetros avaliados, a espécie *P. fasciculatum* apresentou-se mais tolerante ao alagamento do que a espécie *B. brizantha*.

Referências

- ANDRADE, A.C.S. RAMOS, F.N.; SOUZA, A.F.; LOUREIRO, M.B.; BASTOS, R. Flooding effects in seedlings of *Cyatharexillum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Revista Brasileira de Botânica*, v.22, p.281-285, 1999.
- ARMSTRONG, W. BRANDLE, R.; JACKSON, M.B. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, v.43, p.307-358, 1994.
- 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.2, p.87-96, 1994a.
- _____. 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.2, p. 97-105, 1994b.
- BARUCH, Z.; MÉRIDA, T. Effects of drought and flooding on root anatomy in four tropical forage grasses. *International Journal of Plant Science*, v.156, n.4, p.514-521, 1995.
- CAMARÃO, A. P.; MARQUES, J.R.T. *Gramíneas nativas de terra inundável de trópicos úmidos*. Belém: Embrapa-CPATU, 1995. 62p. (Documentos, 81).
- COLMER, T.D. Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, v.91, n.2, p.301-309, 2003.
- DENNIS, E.S. DOLFERUS, R.W.; ELLIS, M.; RAHMAN, M.; WU, Y. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. *Journal of Experimental Botany*, v.51, n.2, p.89-97, 2000.
- DIAS-FILHO, M.B. Opções forrageiras para áreas sujeitas a inundação ou alagamento temporário. In: SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DE PASTAGEM. TEORIA E PRÁTICA DA PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTAGENS, 22., Piracicaba. Anais... Piracicaba: Fealq, 2005. p.71-95.
- _____. *Opções forrageiras para áreas sujeitas ao encharcamento ou alagamento temporário*. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2006. 34p. (Documentos, 239).
- _____. Tolerance to flooding in five *Brachiaria brizantha* accessions. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.37, n.4, p.439-447, 2002.
- _____; CARVALHO, C.J.R. Physiological and morphological responses of *Brachiaria spp* to flooding. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.35, n.10, p.1959-1966, 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, 2003, Santa Maria (RS). Anais... Santa Maria: Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2003. p.5-9.
- DREW, M.C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v.48, n.3, p.223-250, 1997.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa Tecnológica em Informática para Agricultura. *SWNTIA, versão 4.2.1*. Campinas, 1996.
- EVANS, D.E. Aerenchyma formation. *New Phytologist*, v.161, n.1, p.35-49, 2003.
- GILL, C.J. The flooding tolerance of woody species: a review. *Forestry Abstracts*, v.31, p.671-688, 1970.
- HARE, M.D. SAENGKHAM, M.; TATSAPONG, P.; WONGPCHET, K.; TUDSRI, S. Waterlogging tolerance of some tropical pasture grasses. *Tropical Grasslands*, v.38, n.4, p.227-233, 2004.
- HOLANDA, S.W.S. *Tolerância de quatro cultivares de Panicum maximum Jacq ao alagamento*. 2004. 38p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 2004.
- HUANG, B.; JOHNSON, J.W.; NESMITH, S.; BRIDGE, D. C. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *Journal of Experimental Botany*, v.45, n.271, p.193-203, 1994.
- HUNT, R. *Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners*. London: U. Hyman, 1990. 112p.
- JACKSON, M.B. COLMER, T.D. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*, v.95, n.4, p.501-505, 2005.
- JOLY, C. A. The role of oxygen diffusion to the root system on flooding tolerance of tropical trees. *Revista Brasileira de Biologia*, v.56, p.375-382, 1996.
- KAWASE, M. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Hort Science*, v.16, p.30-36, 1981.
- KOZLOWSKI, T.T. Responses of woody plants to flooding. In: _____ (Ed.). *Flooding and plant growth*. San Diego: Academic Press, 1984. p.129-163.
- _____. Responses of woody plants to flooding and salinity. Victoria: Heron Pub., 1997. (The Physiology Monograph n.1), Disponível em: <<http://www.heronpublishing.com/tp/monograph/kozlowski.pdf>>. Acesso em: 15 fev. 2008.
- LIAO, C.T.; LIN, C.H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proceedings of the National Science Council*, v.25, n.3, p.148-157, 2001.
- LIZASO, J.I.; MELENDEZ, L.M.; RAMIREZ, R. Early flooding of two cultivars of tropical maize. I. Shoot and root growth. *Journal of Plant Nutrition*, v.24, p.979-995, 2001.
- MALIK, A.I.; COLMER, T.D.; LAMBERS, H.; SCHORTEMAYER, M. Aerenchyma formation and radial O₂ loss along adventitious roots of wheat with only

the apical root portion exposed to O₂ deficiency. *Plant, Cell & Environment*, v.26, n.10, p.1713-1722, 2003.

MANO, Y.; OMORI, F.; MURAKI, M.; TAKAMIZO, T. QTL mapping of adventitious root formation under flooding conditions in tropical maize (*Zea mays L.*) seedlings. *Breeding Science*, v.55, n.3, p.343-347, 2005.

MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A.; DELGADO, M.F.; CORREA, G.T. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de etrel. *Revista Brasileira de Botânica*, v.21, p.261-267, 1998.

PONNAMPERUMA, F.N. Effect of flooding on soil. In: KOSLOSWKI, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. London: Academic Press, 1984. p.9-45.

QIU, F.; ZHENG, Y.; ZHANG, Z.; SHANGZHONG, X. Mapping of QLT associated with waterlogging tolerance during the seedling stage in maize. *Annals of Botany*,

v.99, n.6, p.1067-1081, 2007.

RUBIO, G.; LAVADO, R.S. Acquisition and allocation of resources in two waterlogging-tolerant grasses. *New Phytologist*, v.143, n.3, p.539-546, 1999.

SANTIAGO, E.F.; PAOLI, A.A.S. O aumento em superfície em *Adelia membranifolia* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm. e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., em resposta ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. *Revista Brasileira de Botânica*, v.26, p.503-513, 2003.

SCATENA, V.L.; MENEZES, N.L. Anatomia de raízes de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Biologia*, v.56, p.333-343, 1996.

VOESENEK, L.A. C.J.; COLMER, T.D.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F.F.; PEETERS, A.J.M. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist*, v.170, n.2, p.213-226, 2006.