

Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico

Hyrandir Cabral de Melo¹, Evaristo Mauro de Castro^{1,2}, Ângela Maria Soares¹, Lucas Amaral de Melo¹ e José Donizete Alves¹

Recebido: 06.07.2006; aceito: 08.03.2007

ABSTRACT - (Anatomical and physiological alterations in *Setaria anceps* Stapf ex Massey and *Paspalum paniculatum* L. under water deficit conditions). Both *Setaria anceps* (setária) and *Paspalum paniculatum* (paspalo) species are tolerant to soil drought water deficiency and flooding. The aim of this work was evaluate anatomical, ecophysiological and metabolic alterations on setária and paspalo leaves and roots when submitted to soil water deficit conditions. Eleven days after the beginning of water restriction, few variations were observed in density and size of stomata in setária, but there was decreasing in thickness of mesophyll, vascular bundle, root cortex and transpiration rate. Protein (P), total soluble sugars (AST), reducing sugars (AR) and starch content decreased in leaves and AST and starch content decrease in roots. In paspalo, variations on density and size of the stomatal cells, reduction of the metaxylem diameter and root cortex, increasing of bulliform cells size, leaf concentration of amino acid, AST, AR, and starch were observed.

Key words: drought, ecophysiology, paspalo, setária

RESUMO - (Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico). Ambas as espécies *Setaria anceps* (setária) e *Paspalum paniculatum* (paspalo) são tolerantes a condições de deficiência hídrica e inundação do solo. O objetivo desse trabalho foi avaliar alterações anatômicas, ecofisiológicas e metabólicas em folhas e raízes de setária e paspalo quando submetidas a condições de deficiência hídrica do solo. Aos onze dias de restrição hídrica, pouca variação foi observada na densidade e tamanho dos estômatos em setária, houve diminuição da espessura do limbo foliar, feixe vascular e córtex radicular e nas taxas de transpiração. O conteúdo de proteínas (P), açúcares solúveis totais (AST), açúcares redutores (AR) e amido decresceu em folhas e AST e amido, em raízes. Em paspalo, ocorreu variações no tamanho e densidade dos estômatos, redução no diâmetro do metaxilema e córtex radicular, aumento no tamanho de células buliformes e na concentração foliar de aminoácidos, AST, AR e amido.

Palavras-chave: ecofisiologia, paspalo, seca, setária

Introdução

Setaria anceps Stapf ex Massey (setária) e *Paspalum paniculatum* L. (paspalo) são exemplos de espécies da família Poaceae que foram introduzidas nas áreas marginais do Reservatório Hidrelétrico de Camargos, Itutinga, MG, e que têm sido reportadas como tolerantes a ambas condições de deficiência hídrica e inundação do solo em função da altura do nível da água (Ishida *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2001). Segundo esses autores a sobrevivência e o crescimento das espécies submetidas a diferentes condições hídricas do solo devem-se a alterações em características anatômicas e fisiológicas ou adaptações metabólicas. De acordo com a caracterização

anatômica descrita por Laetsch (1974) e Hattersley (1992) setária e paspalo são espécies com mecanismo fotossintético C₄.

Muitas espécies da família Poaceae são reconhecidas bem sucedidas em ambientes adversos devido ao seu crescimento rápido durante períodos de maior disponibilidade e ou extração de água do solo quando este tem seu suprimento restrito. Diferentes aos os graus de tolerância que, por sua vez, dependem de fatores genéticos, do estágio de desenvolvimento no qual a planta foi submetida ao estresse, do órgão a ser considerado e da duração e intensidade do estresse.

As alterações anatômicas decorrentes da baixa disponibilidade de água no meio geralmente estão

1. Universidade Federal de Lavras (UFLA), Departamento de Biologia, Caixa Postal 3037, 37200-000 Lavras, MG, Brasil

2. Autor para correspondência: emcastro@ufla.br

envolvidas na proteção das plantas contra a perda de água para o ambiente e dessecação de células corticais assim como na manutenção da condução de água no xilema (Pitman *et al.* 1983, Baruch & Mérida 1995, Lo Gullo *et al.* 1995, Vasellati *et al.* 2001). Estudos de ecofisiologia são concentrados nas alterações de abertura estomática, que em condições de déficit hídrico tendem a agir no sentido de minimizar as perdas de água por transpiração (França *et al.* 2000, Chaves *et al.* 2003). Korner *et al.* (1979) observaram que, apesar das poáceas C_4 terem uma capacidade fotossintética maior que as C_3 , elas apresentam similaridade na condutância. Um ponto crítico para a justificativa dessa resposta, e que ainda não está totalmente esclarecido, é o conhecimento amplo dos complexos fatores que levam à regulação estomática nas plantas C_3 e C_4 (Jones 1988).

Além do controle da perda de água em condições de deficiência hídrica através de alterações anatômicas e fisiológicas, ajustes metabólicos têm sido relatados visando um equilíbrio osmótico. O acúmulo de certos metabólitos proporciona às plantas uma diminuição do potencial osmótico (ψ_s) por meio de um aumento líquido nos solutos intracelular, podendo auxiliar na manutenção do turgor, sustentando a elongação celular e a expansão de regiões de crescimento (Premachandra *et al.* 1992, Spollen & Nelson 1994).

O objetivo desse trabalho é avaliar alterações anatômicas e fisiológicas em folhas e raízes de setária e paspalo quando submetidas às condições de deficiência hídrica.

Material e métodos

Material vegetal e condições de cultivo – As mudas de *Setaria anceps* e *Paspalum paniculatum* foram obtidas a partir de propágulos assexuados oriundos de plantas existentes no banco de poáceas do campo experimental do Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras.

Durante quatro meses as mudas se desenvolveram em vasos plásticos com capacidade de seis litros, contendo solo Latossolo Vermelho Distroférico Típico (Embrapa 1999), areia e esterco de curral (2:1:1) e 2,5 g de superfosfato simples por litro de substrato. Foram realizadas regas diárias, mantendo a umidade do substrato próxima da capacidade de campo.

Quatro dias antes do início do tratamento as plantas foram transferidas das condições de campo

onde se desenvolviam, a céu aberto, para casa de vegetação coberta com plástico transparente, onde, durante 11 dias, 30 vasos de cada espécie foram regados diariamente (controle) e outros 30 foram submetidos à suspensão total da rega (tratamento). O final do experimento foi caracterizado pelo murchamento e enrolamento foliar contínuos das plantas das duas espécies.

Avaliação fisiológica – Para análise das características fisiológicas, foram realizadas duas avaliações, uma aos cinco dias de suspensão da irrigação e outra no final do experimento, aos 11 dias. As análises foram realizadas sob condições de luz ambiente.

Com o uso de um analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo ADC-LCA/4, Hoddesdon, UK, foram avaliadas a fotossíntese (A), a condutância estomática (g_s) e a transpiração (E), em três plantas por tratamento, entre 11:00 e 12:00 horas, utilizando as duas primeiras folhas completamente expandidas juntas em uma câmara estreita de área de 1.135 mm².

Para determinação do potencial hídrico foliar (ψ) foi utilizada uma câmara de pressão (Soil Moisture- modelo 3005) sendo as medidas realizadas na primeira folha completamente expandida, em três plantas por tratamento, antes do amanhecer (às 6:00 h) (Scholander *et al.* 1965).

A eficiência fotoquímica do fotossistema II (EF PSII) foi avaliada por meio de um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser, Hansatech, King's Lynn, Norfolk, UK). A razão F_v/F_m , onde $F_v = F_m - F_o$, sendo F_m = fluorescência máxima, F_v = fluorescência variável e F_o = fluorescência mínima, foi determinada após as folhas serem pré-condicionadas no escuro por 30 minutos, pela medição da fluorescência rápida *in vivo* (Bjorkman *et al.* 1987, Hind 1993). O acondicionamento das folhas foi realizado com a ajuda de cliques foliares e a intensidade de luz selecionada no sensor foi de 60% da capacidade total do aparelho durante cinco segundos em cada leitura. Foram utilizadas quatro plantas por tratamento e em uma folha por planta, entre 11:00 e 12:00 h e as análises realizadas na primeira folha completamente expandida.

Avaliação bioquímica – Para a determinação de características bioquímicas foram utilizadas as primeiras folhas completamente expandidas, coletadas onze dias após o início do tratamento. As amostras foram coletadas de três plantas por tratamento, pesadas e armazenadas em freezer (-80 °C) e embaladas em papel alumínio até o momento da

realização das análises de açúcares redutores (AR), açúcares solúveis totais (AST), amido, proteínas (P) e aminoácidos (AA).

Foram realizadas secagem de amostras padronizadas, correspondentes às amostras experimentais, para conversão dos teores de carboidratos, P e AA para massa seca, após as análises, pela dedução do percentual de água dos tecidos, observado pela diferença de peso anterior e posterior à secagem. Em laboratório, foram realizadas três repetições para as amostras de cada planta coletada.

Três amostras de 0,5 g de tecido de folhas e raízes, pesadas antes do armazenamento foram homogeneizadas separadamente em 5 mL de tampão fosfato de potássio 0,1 M, pH 7,5. O material foi homogeneizado em almofariz e centrifugado a 10000 g por 20 minutos. O precipitado foi ressuspensão duas vezes em 5 mL do extrator, repetindo-se o mesmo procedimento para centrifugação e reunindo os sobrenadantes.

As P foram determinadas segundo a metodologia de Bradford (1976), AA pelo método de Yemm & Cocking (1955), AST segundo a metodologia de Yemm & Willis (1954), AR segundo a metodologia de Miller (1959) e o amido foi determinado pela reação com antrona (Hodge & Hodfreiter 1962).

Avaliação anatômica – Onze dias após a suspensão da rega, foram coletadas raízes e a primeira folha completamente expandida de cinco indivíduos por tratamento, correspondentes às repetições. O material foi fixado em FAA 70 (formaldeído + ácido acético + álcool etílico 70%) (Johansen 1940) por 72 horas e posteriormente conservados em álcool 70%.

Utilizou-se micrótomo de mesa para a obtenção das seções transversais do terço médio foliar e a $4 \pm 0,5$ cm do ápice das raízes. Os cortes paradérmicos foram realizados manualmente no terço médio das folhas. Para clarificação das seções transversais utilizou-se água sanitária 5% (Kraus & Arduin 1997) e uma mistura de azul de astra e safranina para coloração (Kraus & Arduin 1997). As seções paradérmicas foram coradas com solução de safranina 1%. Glicerina 50% foi utilizada na montagem das lâminas.

A densidade estomática foi expressa em números de estômatos por mm^2 , segundo a técnica de Laboureau *et al.* (1961). Para esta análise foi utilizada a ajuda de uma câmara clara e utilizou-se campos de $0,065 \text{ mm}^2$ para contagem dos estômatos no terço mediano de cada folha. Foram utilizados quatro

campos de cinco indivíduos por tratamento, para determinação da densidade estomática nas epidermes abaxial e adaxial e mensuração da espessura de células e tecidos. As determinações de espessura foram realizadas utilizando-se uma ocular micrométrica acoplada em microscópio de luz.

Utilizou-se como padrão para mensuração, feixe condutor mais central do terço basal da nervura mediana das folhas, assim como o elemento de vaso com maior diâmetro presente neste para mensuração do diâmetro do metaxilema. O espessamento de tecido fibroso foi determinado na base da nervura mediana. Assim como em folhas, utilizou-se o metaxilema de maior espessura presente no cilindro vascular das raízes como padrão para esta característica. As determinações de espessura do conjunto de células bulbiformes foram realizadas na face superior da nervura mediana em setária e ao longo do limbo foliar em paspalo. A verificação da espessura do limbo foliar foi realizada na região intercostal.

Desenho experimental e análise estatística – O experimento foi conduzido em delineamento experimental inteiramente casualizado. Os dados foram submetidos a análise de variância e adotou-se um nível de 5% de significância para o valor de F. O Teste de Tukey ($P \leq 0,05$) foi utilizado para separação das médias em classes distintas.

Resultados e Discussão

Não ocorreram diferenças na densidade estomática de setária entre tratamentos, no entanto houve diminuição do diâmetro polar dos estômatos da epiderme adaxial nas plantas submetidas à deficiência hídrica (tabela 1). Na epiderme abaxial de paspalo houve aumento na densidade estomática e diminuição nos diâmetros polar e equatorial dos estômatos, ao mesmo tempo em que ocorreu aumento no diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme adaxial, nas condições de deficiência hídrica (tabela 1).

Variações no comportamento estomático, tanto em relação à densidade quanto ao tamanho dos estômatos, é uma característica muito variável em plantas em função do ambiente onde se encontram e ocorrem frequentemente em plantas submetidas a diferentes estresses (Alves *et al.* 2001, Bennet *et al.* 1992, Sachs *et al.* 1993, Melo, 2004, Castro *et al.* 2005). Diminuição no tamanho dos estômatos é um evento reconhecidamente importante na regulação das trocas gasosas, uma vez que folhas com estômatos

Tabela 1. Densidade estomática e espessura de células e tecidos em *Setaria anceps* (setária) e *Paspalum paniculatum* (paspalo) em plantas controle e plantas submetidas a 11 dias de deficiência hídrica.

Características avaliadas	Tratamento							
	Controle				Deficiência hídrica			
	Folha		Raiz		Folha		Raiz	
	setária	paspalo	setária	paspalo	setária	paspalo	setária	paspalo
Dens. Est. Ad. (n°/mm ²)	69 a	238 a	-	-	82 a	242 a	-	-
DPEEAd (µm)	45 a	27 a	-	-	42 b	28 a	-	-
DEEEAd (µm)	26 a	16 b	-	-	26 a	18 a	-	-
Dens. Est. Ab. (n°/mm ²)	55 a	208 b	-	-	58 a	236 a	-	-
DPEEAb (µm)	45 a	30 a	-	-	47 a	27 b	-	-
DEEEAb (µm)	29 b	22 a	-	-	33 a	19 b	-	-
DPCBuliformes (µm)	86 a	58 b	-	-	86 a	66 a	-	-
Limbo foliar (µm)	259 a	208 a	-	-	227 b	216 a	-	-
Feixe vascular (µm)	122 a	145 a	-	-	114 b	147 a	-	-
Fibra subvascular (µm)	121 a	47 b	-	-	92 b	56 a	-	-
Metaxilema (µm)	29 a	30 a	77 a	73 a	28 a	28 b	75 a	63 b
Epiderme (µm)	-	-	23 a	52 a	-	-	32 a	20 a
Exoderme (µm)	-	-	33 a	20 a	-	-	32 a	20 a
Córtex (µm)	-	-	307 a	521 a	-	-	228 b	389 b

Dens. Est. Ad. = densidade estomática da epiderme adaxial; DPEEAd = diâmetro polar dos estômatos da epiderme adaxial; DEEEAd = diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme adaxial; Dens. Est. Ab. = densidade estomática da epiderme abaxial; DPEEAb = diâmetro polar dos estômatos da epiderme abaxial; DEEEAb = diâmetro equatorial dos estômatos da epiderme abaxial; DPCBuliformes = diâmetro polar das células buliformes. Médias seguidas de mesma letra, entre tratamentos e entre o mesmo órgão, não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

menores apresentam maior eficiência no uso da água por apresentarem um menor tamanho dos poros estomáticos, condicionando assim uma menor perda de água por transpiração. Bidwell (1964) já havia constatado que a diminuição no tamanho da abertura estomática apresentava maior efeito sobre a difusão de água do que sobre a difusão de CO₂, podendo, desse modo, manter o influxo de CO₂ necessário à fotossíntese e uma menor perda de água por transpiração. Neste mesmo sentido, o aumento na densidade estomática, acoplada à diminuição no tamanho dos estômatos, é uma alternativa ao suprimento adequado de CO₂ necessário à fotossíntese, sem que haja excessiva perda de água em detrimento dos estômatos com poros de menor tamanho.

Plantas de paspalo submetidas às condições de deficiência hídrica tiveram grupos de células buliformes com um maior tamanho em altura quando comparadas às plantas do tratamento controle (tabela 1). Esse crescimento possivelmente esteja relacionado ao enrolamento foliar, de modo a diminuir superfície à perda de água por transpiração. De acordo com Esau (2000), as células buliformes atuam como células motoras, tanto no dobramento quanto no enrolamento das folhas.

Em setária, a espessura do limbo foliar, do feixe vascular e da camada de fibras da porção basal do feixe vascular foi menor em plantas sob deficiência hídrica em relação às plantas controle (tabela 1). A depender da plasticidade anatômica, algumas espécies desenvolvem mudanças na espessura de tecidos do limbo foliar que possibilitam uma melhor adaptabilidade a diferentes condições de estresse, como observado por Alves *et al.* (2001) em híbridos de *Trandescantia*, nos quais a espessura do limbo foliar diminuiu, possivelmente em função da redução dos espaços intercelulares, dificultando assim o deslocamento de gases poluentes nos tecidos. Hwang & Chen (1995) observaram um relativo aumento na espessura de tecidos do limbo foliar em *Kandelia candel* atribuído como uma forma de diminuição do efeito de salinidade nos tecidos. É bem estabelecido o efeito da sombra e do sol sobre a espessura das folhas, as quais tendem a diminuir a sua espessura à medida que diminui a radiação solar, como uma forma compensatória à expansão em área das folhas, possibilitando assim o aumento da área de captação da radiação solar.

Em paspalo, apesar de não ter havido variação na espessura do feixe vascular, aumentou a camada de fibras da porção basal do feixe vascular nas folhas

e houve diminuição do diâmetro do metaxilema nas condições de deficiência hídrica tanto em folhas quanto em raízes (tabela 1). Segundo Carlquist (1988) e Alves & Angyalloss-Alfonso (2000), os fatores ambientais afetam as dimensões e até mesmo o arranjo dos elementos vasculares, na tentativa de garantir um aumento na segurança do transporte quando a planta está sujeita a algum tipo de estresse. Raros são estudos que relacionam o efeito de estresses sobre a anatomia foliar de monocotiledôneas e tampouco sobre o sistema vascular. Stoyanova *et al.* (2002), estudando o efeito do déficit hídrico e inundação do solo sobre a espessura dos feixes vasculares em folhas de *Zea mays* L., cultivar Kzena 611 2 L, não observaram diferenças significativas neste parâmetro.

A redução no diâmetro do metaxilema é uma resposta comum em plantas submetidas a condições de estresse, principalmente em relação à deficiência hídrica, podendo favorecer uma maior resistência ao fluxo de água na planta (Passioura 1982). De acordo com Atkinson & Taylor (1996), um importante aspecto de resposta de plantas ao déficit hídrico é que à medida que a disponibilidade de água no solo declina, a tensão hidráulica ao longo ao contínuo solo-planta-atmosfera aumenta até níveis em que a continuidade da coluna de água no xilema é interrompida por cavitação e o transporte de água é reduzido ou interrompido. A condutividade do xilema é determinada pela estrutura e tamanho dos vasos (Schultz & Matthews 1993). Elementos de vaso com diâmetro mais largo são mais propensos à cavitação do que elementos de vaso com diâmetro mais estreito (Carlquist 1988).

As diferenças no diâmetro dos vasos têm um valor adaptativo, uma vez que espécies originárias de ambientes secos têm vasos mais estreitos que espécies originárias de ambientes úmidos (Carlquist 1988). Da mesma forma como observado nesse trabalho, vários autores observaram a diminuição no diâmetro do metaxilema em plantas sob déficit hídrico (Lovisolato & Schubert 1998, Vasellati *et al.* 2001)

Nas duas espécies estudadas, houve diminuição da espessura do córtex radicular em plantas submetidas às condições de deficiência hídrica (tabela 1). A diminuição da espessura do córtex em plantas submetidas à deficiência hídrica, associada à presença de aerênquima, tecido constitutivo nas duas espécies estudadas, pode favorecer uma maior prevenção de perda de água da planta para o solo, uma vez que este tem diminuído o seu potencial hídrico abaixo do potencial hídrico da raiz (Huck *et al.* 1970).

Em algumas espécies, a espessura do córtex varia em decorrência da diminuição do potencial hídrico da raiz que, por sua vez, conduz a uma contração das células corticais provocada pela diminuição do volume celular (Huang & Fry 1998). Além de um menor volume de tecido no córtex, a maioria dos espaços de ar no tecido aerênquimático se posiciona próximo à epiderme, evitando assim que haja perda excessiva de água dos tecidos mais compactos que se localizam nas adjacências do cilindro vascular.

A epiderme, tanto em folha quanto em raízes, é um tecido bastante responsivo às alterações da condição do ambiente. No entanto, nenhuma variação significativa foi observada na espessura deste tecido em raízes de setária e paspalo, assim como também na espessura da exoderme (tabela 1).

Alterações significativas não foram observadas na condutância estomática (g_s) entre tratamentos de nenhuma das duas espécies, apesar dos valores de g_s serem menores nas condições de deficiência hídrica (tabela 2). No entanto, a manutenção de g_s não foi acompanhada pela fotossíntese (A), a qual caiu bruscamente aos onze dias de deficiência hídrica, comportamento este, no entanto, associado à diminuição do ψ (tabela 2). Redução da transpiração também foi observada aos onze dias de deficiência hídrica em setária, apesar da pouca variação no comportamento estomático, da manutenção da g_s e do tamanho das células buliformes, uma vez que este parâmetro poderia favorecer um enrolamento foliar mais ou menos efetivo contra a perda de água por transpiração.

Ainda é muito discutida a atuação de efeitos estomáticos e não-estomáticos associados à queda nas taxas fotossintéticas em plantas submetidas à deficiência hídrica (Chaves *et al.* 2003, Lawlor 2002). Em condições de déficit hídrico moderado, o aparato fotossintético não é danificado continuando a funcionar associado com a fotorrespiração (Brestic *et al.* 1995), evento que atua como um mecanismo de dissipação do excesso de energia, e sendo portanto, efetivo como um sistema de fotoproteção. No entanto, em déficit hídrico severo, as plantas podem apresentar uma perda da capacidade fotossintética em decorrência de uma menor atividade da rubisco, tanto em função de uma reduzida entrada de CO_2 nos tecidos, causando redução da atividade carboxilase, quanto pela desnaturação enzimática, quando associado ao aumento de temperatura (Brodribb 1996, Medina *et al.* 1999).

Tabela 2. Características ecofisiológicas de *Setaria anceps* (setária) e *Paspalum paniculatum* (paspalo) em plantas controle e plantas submetidas a 5 e 11 dias de deficiência hídrica.

Características avaliadas	Tratamento							
	Controle				Deficiência hídrica			
	Setária		Paspalo		Setária		Paspalo	
	5 dias	11 dias	5 dias	11 dias	5 dias	11 dias	5 dias	11 dias
A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	9,5 a	9,0 a	6,7 a	8,9 a	6,6 a	2,6 b	6,5 a	4,1 b
g_s ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	60 a	33 a	63 a	40 a	33 a	18 a	36 a	30 a
E ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,55 a	0,73 a	0,45 a	0,53 a	0,48 a	0,19 b	0,47 a	0,42 a
Ψ (Mpa)	-0,6 a	-0,5 a	-0,6 a	-0,6 a	-0,5 a	-1,5 b	-0,6 a	-1,3 b
EF PSII (F_v/F_m)	0,78 a	0,74 a	0,8 a	0,79 a	0,77 a	0,74 a	0,77 a	0,77 a

A = fotossíntese; g_s : = condutância estomática; E = transpiração; Ψ = potencial hídrico foliar; EF PSII = eficiência fotoquímica do fotossistema II. Médias seguidas de mesma letra, entre tratamentos e dias de avaliação, não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Além da diminuição do provocar a diminuição da atividade de enzimas-chave no processo fotossintético, um baixo pode prejudicar a A devido ao prejuízo causado ao transporte de elétrons e a fosforilação oxidativa (Chartzoulakis *et al.* 2002). Exemplos de diminuição nas taxas de A relacionadas à diminuição do foram observadas em citrus por Machado *et al.* (1999) e em espécies de *Nothofagus* por Sun *et al.* (1995). Uma maior plasticidade anatômica foliar também é conhecida, em condições de deficiência hídrica, como fator importante na manutenção da fotossíntese, mesmo quando a planta apresenta baixa g_s , pela facilitação da difusão gasosa entre os tecidos foliares (Chartzoulakis *et al.* 1999).

A não variação na relação F_v/F_m nas plantas de setária e paspalo submetidas às condições de deficiência hídrica (tabela 2) é um indicativo de que a eficiência fotossintética do fotossistema II não foi influenciada pela restrição de água, o que pode ser considerado um indicativo de adaptabilidade destas espécies às condições de déficit hídrico por esta condição não causar danos ao fotossistema. Em estudos prévios realizados com estas mesmas espécies por Silva *et al.* (2001), também não foi observada variação na relação F_v/F_m . No entanto, Heckathorn *et al.* (1997) trabalhando com outras espécies da família Poaceae observaram diminuição nessa relação, quando as plantas foram submetidas a condições de déficit hídrico.

Em folhas de setária houve diminuição no conteúdo de proteínas solúveis totais (P), açúcares solúveis totais (AST), açúcares redutores (AR) e amido, assim como diminuição de AST e amido em raízes, aos onze dias de restrição hídrica (tabela 3).

Não foram observadas variações nas raízes de paspalo, no entanto ocorreu aumento nas concentrações de aminoácidos solúveis totais (AA), AST, AR e amido em folhas de plantas submetidas a onze dias de déficit hídrico (tabela 3).

A diminuição na concentração de açúcares solúveis em folhas e raízes de setária, em condições de deficiência hídrica, pode ser um indicativo de um baixo potencial osmorregulatório desta espécie, e possivelmente, esta diminuição está associada ao consumo destas moléculas para a manutenção da sobrevivência, uma vez que a fotossíntese também caiu bruscamente nestas condições ambientais, chegando a taxas de aproximadamente 3,5 vezes menor que as plantas do tratamento controle (tabela 2). Apesar de não ter havido acúmulo de açúcares solúveis em setária menor concentração de amido tem sido reportada em condições de deficiência hídrica pela interconversão em outros carboidratos (Zrener & Stitt 1991). A queda na concentração de amido, não acompanhada pelo aumento nos teores de açúcares solúveis, é um indicativo de consumo destes açúcares para a manutenção da sobrevivência das plantas (tabela 3).

O aumento da concentração de aminoácidos, observado em folhas de paspalo submetidas à deficiência hídrica, pode contribuir no ajustamento osmótico desta espécie. De acordo com Navare-Izzo *et al.* (1990), o aumento no teor de aminoácido livre pode contribuir para a tolerância das plantas ao déficit hídrico, por meio de um aumento no potencial osmótico e mantendo o potencial hídrico do citoplasma em equilíbrio com o potencial hídrico vacuolar. Apesar da diminuição das taxas fotossintéticas ocorridas com a

Tabela 3. Características bioquímicas de *Setaria anceps* (setária) e *Paspalum paniculatum* (paspalo) em plantas controle e plantas submetidas a 11 dias de deficiência hídrica.

Características avaliadas	Tratamento							
	Controle				Deficiência hídrica			
	Setária	Paspalo	Setária	Paspalo	Setária	Paspalo	Setária	Paspalo
P (mg g MS ⁻¹)	36,30 a	14,40 a	4,80 a	15,10 a	23,8 b	19,40 a	4,90 a	12,70 a
AA (μmol g MS ⁻¹)	0,41 a	0,08 b	0,40 a	0,47 a	0,33 a	0,10 a	0,36 a	0,46 a
AST (μmol g MS ⁻¹)	1,47 a	0,32 b	1,36 a	0,03 a	0,64 b	0,52 a	0,81 b	0,06 a
AR (μmol g MS ⁻¹)	2,98 a	1,50 b	0,69 a	1,45 a	1,85 b	3,53 a	0,65 a	1,35 a
Amido (μmol g MS ⁻¹)	0,04 a	0,01 b	0,09 a	0,09 a	0,02 b	0,02 a	0,03 b	0,13 a

P = proteínas solúveis totais; AA = aminoácidos solúveis totais; AST = açúcares solúveis totais; AR = açúcares redutores. Médias seguidas de mesma letra, entre tratamentos e entre o mesmo órgão, não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

deficiência hídrica (tabela 2), houve um aumento de açúcares solúveis, sugerindo também uma atividade osmorregulatória desses açúcares, corroborando com diversos outros trabalhos envolvendo plantas sob deficiência hídrica (Barlow *et al.* 1976, Chaves 1991, Premachandra *et al.* 1992).

Diferentemente das situações em que o acúmulo de açúcares solúveis ocorre em função da hidrólise do amido (Arndt *et al.* 2001, Zrenner & Stit 1991), em paspalo houve acúmulo de amido concomitante ao aumento de açúcares solúveis, o que indica que o aumento desses açúcares não ocorreu em função da interconversão do amido. Possivelmente esse aumento esteja relacionado à paralisação do crescimento das plantas e ou redistribuição de reservas associado à efetividade da fotossíntese, uma vez que durante este período a taxa fotossintética diminuiu para apenas metade daquela das plantas do tratamento controle (tabela 2).

Em setária, observou-se pouca variação na densidade e tamanho dos estômatos, mas ocorreram mudanças significativas na espessura do limbo foliar, feixe vascular e córtex radicular, associado à diminuição da transpiração. Essas adaptações anatômicas e fisiológicas que ocorreram têm importante papel no subsídio à tolerância de plantas a condições de deficiência hídrica.

Em paspalo, apesar de não ter ocorrido variação na espessura do limbo foliar e feixe vascular, ocorreu no tamanho de células buliformes, diâmetro do metaxilema, espessura do córtex radicular e uma maior frequência de alterações no tamanho e densidade de estômatos, se comparada à setária. Diferente do que ocorreu em setária, não houve redução da transpiração, no entanto, ajustes metabólicos ocorridos

são tidos como favoráveis para conferir tolerância, através de processos osmorregulatórios, às condições de deficiência hídrica.

Portanto, ambas as espécies apresentam ampla plasticidade fisiológica e anatômica que confere tolerância às condições de deficiência hídrica.

Literatura citada

- Alves, E.S. & Angyallosy-Alfonso, V. 2000. Ecological trends in the wood of some Brazilian species: Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21: 3-30.
- Alves, E.S., Giusti, P.M. & Domingos, M. 2001. Anatomic studies on *Tradescantia* híbrido clone 4430 leaves: changes caused by urban air pollution. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 561-566. Suplemento.
- Arndt, S.K., Clifford, S.C., Wanec, W., Jones, H.G. & Popp, M. 2001. Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiology* 21: 705-715.
- Atkinson, C.J. & Taylor, J.M. 1996. Effects of elevated CO₂ on the stem growth, vessel area and hydraulic conductivity of oak and cherry seedlings. *New Phytologist* 133: 617-626.
- Barlow, E.W.R., Boersma, L. & Young, J.L. 1976. Root temperature and soil water potential on growth and soluble carbohydrate concentration of corn seedlings. *Crop Science* 16: 59-62.
- Baruch, Z. & Mérida, T. 1995. Effects of drought and flooding on root anatomy in four tropical forage grasses. *International Journal the Plant Science* 156: 514-521.
- Bennett, J.P., Rasat, P., Berrang, P. & Karnosky, D.F. 1992. Relationships between leaf anatomy and ozone sensitivity of *Fraxinus pensylvanica* March. and *Prunus serotina* Ehrh. *Environmental and Experimental Botany* 321: 33-41.

- Bidwell, R.G.S.** 1964. Protein synthesis and turn over in cultured plant tissue: source of carbon jofr and fate of protein breakdown products. *Nature* 203: 367-373.
- Bjorkman, O. & Demming, B.** 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Bidwell, R.G.S.** 1964. Protein synthesis and turn over in cultured plant tissue: source of carbon jofr and fate of protein breakdown products. *Nature* 203: 367-373.
- Bradford, M.M.** 1976. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-258.
- Brestic, M., Cornic, G., Fryer, M.J. & Baker, N.R.** 1995. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in french bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta* 126: 450-457.
- Brodribb, T.** 1996. Dynamics od changing intercellular CO₂ concentration (C_i) during drought and determination of minimum functional C_i. *Plant Physiology* 111: 179-185.
- Carlquist, S.** 1988. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledons wood. Springer Verlag, Berlin.
- Castro, E.M., Pinto, J.E.B.P., Melo, H.C., Soares, A.M., Alvarenga, A.A. & Lima Júnior, E.C.** 2005. Aspectos anatômicos e fisiológicos de plantas de guaco submetidas a diferentes fotoperíodos. *Horticultura Brasileira* 23: 846-850.
- Chartzoulakis, K., Patakas, A. & Bosabalidis, A.M.** 1999. Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olives cultivars. *Environmental and Experimental of Botany* 42: 113-120.
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., Kofidis, G. & Nastou, A.** 2002. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae* 95: 39-50.
- Chaves, M.M.** 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42: 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P. & Pereira, J.S.** 2003. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239-599.
- Embrapa.** 1999. Sistema Brasileiro de classificação de solos. Embrapa Produção de Informação, Brasília, Embrapa Solos, Rio de Janeiro.
- Esau, K.** 2000. Anatomia das plantas com sementes. Edgard Blusher, São Paulo.
- França, M.G.C., Thi, A.T.P., Pimentel, C., Rossiello, R.O.P., Zuily-Fodil, Y. & Laffray, D.** 2000. Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environment and Experimental Botany* 43: 227-237.
- Hattersley, P.W.** 1992. C₄ photosynthetic pathway variation in grasses (Poaceae): its significance for arid and semi-arid lands. *In: C.P. Chappmann (ed.). Desertified grasslands: their biology and management.* Academic Press, London, pp. 181-212.
- Heackathorn, S.A., Delucia, E.H. & Zielinski, R.E.** 1997. The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decrease in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses. *Physiologia Plantarum* 101: 173-182.
- Hind, G.** 1993. Thylakoid components and process. *In: D.O. Hall, J.M.O. Scurloch, H.R. Bolhar-Nordenkampf, R.C. Leegood & S.P. Long (eds.). Photosynthesis and productions in a changing environment.* Chapman & Hall, London, pp. 283-298.
- Hodge, J.E. & Hodfreiter, B.R.** 1962. Determination of reducing sugars and carbohydrate. *In: R.C. Wilster & M.I. Wolfron (eds.). Methods in carbohydrate chemistry,* Academic Press, New York, v. 1, pp. 380-398.
- Huang, B. & Fry, J.D.** 1998. Root anatomical physiological and morphological to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Science* 38: 1017-1022.
- Huck, M.G., Kleper, B.L. & Taylor, H.M.** 1970. Diurnal variations in root diameter. *Plant physiology* 45: 529-530.
- Hwang, Y.H. & Chen, S.C.** 1995. Anatomical responses in *Kandelia candel* (L.) druce seedlings growing in the presence of different concentration of NaCl. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 36: 181-188.
- Ishida, F.Y., Oliceira, L.E.M., Carvalho, C.J.R. & Alves, J.D.** 2002. Efeitos da inundação parcial e total sobre o crescimento, teor de clorofila e fluorescência de *Setaria anceps* e *Paspalum repens*. *Ciência e Agrotecnologia* 26: 1152-1159.
- Johansen, D.A.** 1940. *Plant microtechnique.* 2. ed. Mc Graw-Hill, New York.
- Jones, H.G.** 1988. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal Experimental of Botany*: 49: 387-398. Supplement.
- Kraus, J.E. & Arduim, M.** 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica, EDUR. Rio de Janeiro.
- Korner, C.H., Scheel, J.A. & Bauer, H.** 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13: 45-82.
- Laboureaux, L.G., Oliveira, J.G. & Salgado-Laboureaux, M.L.** 1961. Transpiração de *Schizolobium parahyba* (Vell) Toledo I. Comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 23: 237-257.
- Laetsch, W.M.** 1974. The C₄ syndrome: a structural analysis. *Annual Review of Plat Physiology* 25: 27-52
- Lawlor, D.W.** 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and role of ATP. *Annals of Botany* 89: 871-885. Supplement.

- Lo Gullo, M.A., Salleo, S., Piaceri, E.C. & Rosso, R.** 1995. Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees of *Quercus cerris*. *Plant, Cell and Environment* 18: 661-669.
- Lovisol, C. & Schubert, A.** 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany* 49: 693-700.
- Melo, H.C., Castro, E.M., Ferrer, J.L.R., Alves, J.D. Fries, D.D., Melo, L.A. & Magalhães, P.C.** 2004. Influência da aplicação de cálcio e alagamento do solo sobre características anatômicas das folhas de milho (*Zea mays* L.) "Saracura" BRS-4154. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo* 3: 333-342.
- Machado, E.C., Medina, C.L. & Gomes, M.M.A.** 1999. Teor de água no substrato de crescimento e fotossíntese em laranjeira "Valência". *Bragantia* 58: 217-226.
- Medina, C.L., Machado, E.C. & Gomes, M.M.A.** 1999. Condutância estomática, transpiração e fotossíntese em laranjeira "Valência" com deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 11: 29-34.
- Miller, E.L.** 1959. Use of dinitrosalicylic and reagent determination of sugar. *Analytical Chemistry* 31: 426-428.
- Navari-Izzo, F., Quartacci, M.F. & Izzo, R.** 1990. Water-stress induced changes in protein and free amino acids in field-grown maize and sunflower. *Plant Physiology and Biochemistry* 28: 531-537.
- Oliveira, P.C.** 1994. Avaliação de gramíneas cultivadas em três níveis de fertilidade do solo, visando a revegetação de área sujeitas à inundação. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Passioura, J.B.** 1982. Water in soil-plant-atmosphere continuum. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, D.B. Osmond & H. Ziegler (eds.). *Physiological plant ecology II*. Encyclopedia of plant physiology. Springer-Verlag, Berlin, v. 12, pp. 5-33.
- Pitman, W.D., Holt, E.C., Conrad, B.E. & Bashaw, E.C.** 1983. Histological differences in moisture-stressed and nonstressed kleingrass forage. *Crop Science* 23: 793-795.
- Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fugita, K. & Ogata, S.** 1992. Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize. *Journal of Experimental Botany* 43: 1451-1456.
- Sachs, T., Novoplansky, N. & Kagan, M.L.** 1993. Variable development and cellular patterning in the epidermis of *Rucus hypoglossum*. *Annals of Botany* 71: 237-243.
- Scholander, P.F., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. & Hemmingsen, E.A.** 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-356.
- Schultz, H.R. & Matthews, M.A.** 1993. Xylem development and hydraulic conductance in sun and shade shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.): evidence that low light uncouples water transport capacity from leaf area. *Planta* 190: 393-406.
- Silva, S., Soares, A.M., Oliveira, L.E.M. & Magalhães, P.C.** 2001. Respostas fisiológicas de gramíneas promissoras para revegetação ciliar de reservatórios hidrelétricos, submetidas à deficiência hídrica. *Ciência e Agrotecnologia* 25: 124-133.
- Spollen, W.G. & Nelsson, C.J.** 1994. Response of fructan to water in growing leaves of tall fescue. *Plant Physiology* 106: 329-336.
- Stoyanova, D., Tchakalova, E. & Yordanov, I.** 2002. Influence of different soil moisture on anatomy of maize leaves and ultrastructure of chloroplasts. *Bulgarian Journal of Plant Physiology* 28: 11-20.
- Sun, O.J., Sweet, G.B., Whitehead, D. & Buchan, G.D.** 1995. Physiological response to water stress and water logging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology* 15: 629-638.
- Vasellati, V., Oesterheld, M., Medan, D. & Loreti, J.** 2001. Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. *Annals of Botany* 88: 355-360.
- Yemm, E.W. & Cocking, E.C.** 1955. The determination of amino acid with ninhydrin. *Analyst* 80: 209-213.
- Yemm, E.W. & Willis, A.J.** 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *The Biochemical Journal* 57: 508-514.
- Zrenner, R. & Stitt, M.** 1991. Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves. *Plant Cell and Environment* 14: 939-346.