

ARTIGO



AUTORES:

Terezinha de Jesus
Nery Ramos¹

Cleo Marcelo de Araújo
Souza²

Cláudio José Reis de
Carvalho²

Irenice Maria Santos
Vieira¹

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

² Embrapa Amazônia Oriental,
66.095-100, Belém, PA, Brasil.

Recebido: 29/03/2011

Aprovado: 11/05/2011

AUTOR CORRESPONDENTE:

Terezinha de Jesus Nery Ramos
E-mail: tjnramos@yahoo.com.br

PALAVRAS-CHAVE:

Açúcares solúveis totais

Amido

Aminoácidos

Taxa fotossintética

KEY WORDS:

Total soluble sugars

Starch

Amino acids

Photosynthetic rate

Respostas fisiológicas e metabólicas de gramíneas ao alagamento

Physiological and metabolic responses in grasses under flooding

Resumo: Vários estudos têm mostrado que o alagamento do solo é capaz de interferir na capacidade fotossintética e, conseqüentemente, no desenvolvimento de gramíneas. Visando obter mais informações sobre a tolerância de plantas ao alagamento, estudou-se as respostas morfológicas e metabólicas em plantas de *Brachiaria brizantha* e *Paspalum fasciculatum*, submetidas a 21 dias de alagamento. Em *B. brizantha*, o alagamento reduziu significativamente a taxa fotossintética e alterou o padrão de alocação e translocação de componentes bioquímicos, com aumento significativo nos teores de açúcares solúveis totais nas folhas e raízes, açúcares redutores e amido nas folhas, e aminoácidos nas raízes. Nas plantas alagadas de *P. fasciculatum* não ocorreu diferença significativa na taxa fotossintética, amido e aminoácidos, apresentando acúmulo de açúcares solúveis totais somente nas raízes. As respostas apresentadas pelas plantas *B. brizantha* permitem afirmar que esta espécie é mais sensível ao alagamento, enquanto a espécie *P. fasciculatum* é mais tolerante.

Abstract: Several studies have shown that flooding is capable of interfering with the photosynthetic capacity and consequently the development of grasses. To obtain information about the tolerance of plants under flooding, we studied morphological and metabolic responses in *Brachiaria brizantha* and *Paspalum fasciculatum*, under flooding conditions over 21 days. In *B. brizantha*, flooding significantly reduced the rate of photosynthesis and changed the pattern of allocation and translocation of biochemical components, with significant increase in levels of total soluble sugars in the leaves and roots, and a reduction in sugars and starch in leaves and amino acids in roots. In flooded plants of *P. fasciculatum* there was no significant difference in the rate of photosynthesis, starch and amino acids, showing accumulation of total soluble sugars in the roots only. The responses of *B. brizantha* show that this species is more sensitive to flooding and *P. fasciculatum* more tolerant.

1 Introdução

Muitas espécies de plantas desenvolveram, no curso de sua evolução, adaptações para sobreviver em solos alagados. Plantas tolerantes sobrevivem por conta de complexas interações anatômicas, fisiológicas e metabólicas (KOZLOSWKI, 1984).

Algumas propostas têm sido relatadas para explicar as adaptações metabólicas desenvolvidas por certas espécies sensíveis ao alagamento para sobreviverem em ambiente hipóxico. O aumento nos teores de carboidratos mostra que o desvio do metabolismo aeróbico para anaeróbico afeta severamente a disponibilidade de energia, requerendo para isso grandes quantidades de açúcares, para compensar a menor produção de ATP (COSTA, 2004; ARGENTIA et al., 2010). Nas espécies sensíveis, o acúmulo do produto final da via anaeróbica pode causar a morte das células, sendo, portanto, necessário sua eliminação através da migração para outros tecidos bem oxigenados ou seu desvio para a formação de produtos menos tóxicos, como os aminoácidos e ácidos orgânicos (PEZESKI, 1994).

Vários estudos têm mostrado que o alagamento do solo normalmente é capaz de diminuir de forma significativa a capacidade fotossintética, através de mecanismos estomáticos ou não estomáticos (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; LIAO; LIN, 2001). O alagamento do solo não somente diminui a taxa fotossintética como também reduz a taxa de translocação dos produtos fotoassimilados, dos locais de produção para os locais de intenso consumo (KOZLOWISKI; PALARDY, 1984).

É reconhecido que a anoxia induz mudanças no metabolismo de proteínas e aminoácidos livres, com incremento na composição, quantidades e interconversão de aminoácidos, além da alteração na atividade de várias enzimas (LIAO; LIN, 2001)

O potencial dos ecossistemas de várzeas reveste-se de especial importância, principalmente quando pode ser utilizado na produção de forragens e na produção animal. Segundo Camarão e Marques (1995), algumas plantas têm como habitat natural áreas mais elevadas das várzeas, como a espécie *Paspalum fasciculatum*. Esta gramínea tem grande potencial para as condições edafocológicas da região Amazônica, não só pela sua capacidade de adaptação a solos ácidos, mas também porque permanece disponível ao pastejo praticamente durante o ano todo. Além disso, o gênero *Braquiaria* tem fornecido importantes espécies forrageiras para as regiões tropicais, onde formam pastagens que se

adaptam às mais variadas condições do solo, sendo a espécie *B. brizantha* uma das mais importantes (CAMARÃO; MARQUES, 1995; COSTA, 2004).

Este trabalho teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas e metabólicas de duas gramíneas submetidas a períodos de alagamento.

2 Material e Métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação e Laboratório da Embrapa Amazônia Oriental, Belém-PA. Plântulas de *Brachiaria brizantha* (Hochst. ex. A. Rich) Stapf foram obtidas a partir de sementes germinadas em bandejas, contendo areia e serragem esterilizadas, misturadas na proporção de 1:1, e mantidas em ambiente com $200 \pm 35,4 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa, temperatura variando entre 28 e 32 °C e 60 a 80% de umidade relativa. As plantas de *Paspalum fasciculatum* Will. Ex. Fluegg foram obtidas a partir de estacas de um nó e de comprimento médio de 5 cm, colocadas para enraizar nas mesmas condições das sementes de *B. brizantha*.

Após 12 dias, as mudas das duas espécies foram selecionadas com base no tamanho médio de 15cm e dois lançamentos foliares, foram transferidas para sacos plásticos com capacidade de 1 L, tendo como substrato a mistura constituída de esterco, areia lavada e terriço, na proporção de 0,5:1:2. Os sacos foram transferidos para a casa de vegetação e mantidos em ambiente variando de 400 a $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa, temperatura entre 28 e 32 °C e umidade relativa de 60 a 80%, recebendo cada saco 10 mL de solução nutritiva (Fertilizante Yogen nº 3), com a seguinte composição química: 20% de N total, 10% de P_2O_5 , 10% de K_2O , 0,06 de Mg, 1,4% 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, permanecendo durante uma semana, para aclimação. Após esse período, as plantas foram submetidas a dois tipos de tratamento: cultivo com a adição de água até a capacidade de campo (plantas não alagadas) e cultivo com completo alagamento das raízes (plantas alagadas).

O alagamento do sistema radicular 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 cada período de 7, 14 e 21 dias, raízes, folhas e hastes foram coletadas, separadas

e secas em estufa a 65 °C, por 48 horas. Os teores de açúcares solúveis totais (ASTs) foram extraídos de amostras proteinizadas com uma mistura de hidróxido de bário 0,3 mol L⁻¹ e sulfato de zinco a 5%. Os ASTs foram dosados pela reação colorimétrica da antrona, com leitura em espectrofotômetro a 640 nm, usando-se uma curva padrão de glicose, conforme metodologia adotada por Yemm e Willis (1954).

As concentrações de açúcares redutores foram determinadas a partir do extrato do AST, após a desproteinização com o sistema de hidróxido de bário e sulfato de zinco. Estes açúcares foram dosados colorimetricamente, segundo o método clássico de Somogy-Nelson (1944), usando-se como curva padrão de glicose.

O amido foi dosado em extrato preparado a partir do sedimento resultante de homogeneização do extrato para análise dos ASTs. O amido foi hidrolisado utilizando-se ácido perclórico a 35% , e dosado pela reação de antrona, com leitura, em espectrofotômetro a 640nm, das amostras e padrões de glicose, segundo Yemm e Willis (1954). Os resultados foram expressos em g kg⁻¹ de matéria seca.

Para determinação dos teores de aminoácidos totais foi usado o mesmo extrato desproteinizado para AST e para sua quantificação foi adotado o método da ninhidrina, segundo Yemm e Cocking (1954), utilizando-se curva padrão de glicina.

A taxa de fotossíntese máxima de *B. brizantha* e *P. fasciculatum* foi determinada ao final do período experimental, ou seja, aos 21 dias. As avaliações foram realizadas com um analisador portátil de gás infravermelho (Irga), modelo LI-6200 (LI-COR Inc., NE, EUA), sendo as leituras realizadas no período da manhã, entre 8 e 10 horas, utilizando-se três repetições por tratamento. Para as mensurações, foram selecionadas folhas intactas e completamente expandidas, sendo os resultados a média de três leituras, feitas sob fluxo de radiação fotossinteticamente ativa RFA $\geq 1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e umidade do interior da câmara entre 60 e 70% e temperatura de 32 °C.

Foi utilizado o delineamento experimental de blocos ao acaso, com três repetições, em esquema fatorial 2 x 2 x 3; regime hídrico (controle e alagamento), espécie de gramínea e períodos de tratamentos (7, 14 e 21), sendo cada unidade experimental constituída de um vaso de três plantas. Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3 Resultados e Discussão

Em *B. Brizantha*, a baixa disponibilidade de oxigênio induziu aumento significativo nos teores de ASTs nas folhas e raízes, quando comparadas com plantas não alagadas. Nas folhas de *P. Fasciculatum* não ocorreu diferença entre os tratamentos, no entanto, nas raízes ocorreu aumento significativo em todo o período experimental (Figura 1).

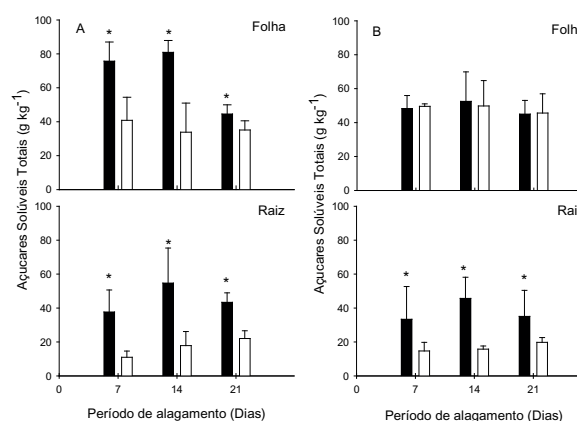


Figura 1. Teor de açúcares solúveis totais em folhas e raízes de plantas *B. Brizantha* (A) e *P. fasciculatum* (B), em função do tempo de alagamento. (■ alagado, □ não alagado). Média de três repetições. As barras indicam o erro padrão da média. * $p \leq 0,01$; $n=3$.

Como nas raízes das duas espécies sob alagamento ocorreu redução nos teores de amido, provavelmente o aumento de AST nessas raízes deve ser originado da hidrólise do amido por ação de α -amilases, que são enzimas induzidas pelo alagamento, conforme resultados obtidos por Peralta, Pozueta e Akazawa (1992) e Hurng e Kao (1993).

Segundo Pereira (2008), o acúmulo de AST nas raízes de plantas em ambiente hipóxico pode estar relacionado ao fluxo de sacarose e sua conversão pela enzima invertase, que é alterada significativamente com o alagamento.

O acúmulo de açúcares em raízes de plantas sob alagamento tem sido reportado por Liao e Lin (2001), Dias-Filho (2006) e Argentinia et al. (2010). Análises de AST em raízes alagadas revelam que as quantidades de sacarose e hexoses como glicose e frutose aumentam consideravelmente nos primeiros dias de alagamento (BARDINELLI, 2008). A manutenção adequada do nível de açúcares durante o alagamento de raízes é indubitavelmente importante para manter a sobrevivência das plantas em anoxia. A maior disponibilidade de açúcares

fermentáveis pode ser determinante para a sobrevivência de tecidos das raízes em ambiente anóxico (LIAO; LIN, 2001).

O aumento do teor de açúcares nas folhas em *B. Brizantha* pode ser atribuído à diminuição na sua translocação, que é drasticamente reduzida por numerosas espécies não tolerantes, ou mesmo redução pelo seu uso no crescimento dessas plantas. Segundo Vartapetian e Jackson (1997), os açúcares solúveis produzidos na fotossíntese, durante o alagamento, tendem a se acumular nas folhas, e não são translocados para as raízes, onde são necessários para manter a via glicolítica em funcionamento.

O alagamento induziu aumento significativo nos teores de açúcares redutores (ARs) nas folhas das duas espécies estudadas. Nas raízes das duas espécies observa-se aumento nos teores de ARs até os 14 dias e no final do experimento não ocorreu diferença significativa entre os tratamentos (Figura 2).

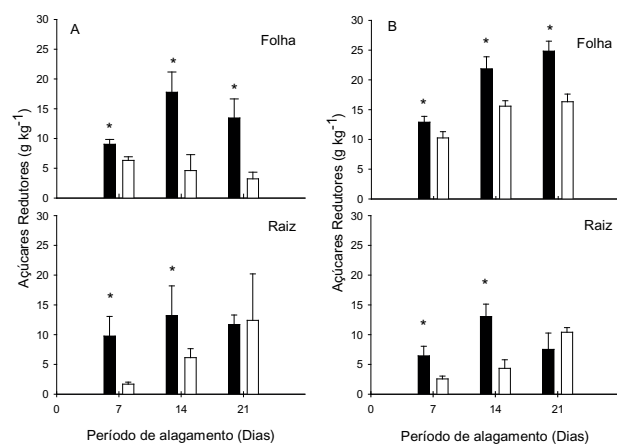


Figura 2. Teor de açúcares redutores em folhas e raízes de plantas *B. Brizantha* (A) e *P. fasciculatum* (B), em função do tempo de alagamento. (■ alagado, □ não alagado). Média de três repetições. As barras indicam o erro padrão da média. * $p \leq 0,01$; $n=3$.

O aumento de AR observado nas folhas das duas espécies alagadas, provavelmente ocorreu em consequência da baixa translocação desses açúcares das folhas (fontes) onde são produzidos, para as raízes (dreno), à semelhança do ocorrido para os açúcares solúveis totais (PEZESKI, 1994).

Segundo Pereira (2008), plantas de milho sob estresse de alagamento foram capazes de acumular açúcares redutores (frutose e glicose), promovendo melhoria para as plantas com mais substratos para o metabolismo energético, mantendo sua sobrevivência durante o período de alagamento. Os

açúcares glicose e frutose correspondem quase à totalidade dos açúcares redutores encontrados na planta, constituindo os açúcares mais facilmente disponíveis para as plantas, como fonte de energia metabólica e como substrato para reações de fermentação que ocorrem pelo alagamento.

Em folhas de *B. brizantha* o alagamento induziu aumento significativo na concentração de amido, em todo o período experimental, enquanto que nas raízes não ocorreu diferença significativa. Entretanto, nas folhas e raízes de *P. fasciculatum* alagadas não ocorreram alterações nos teores de amido, em todo o período experimental (Figura 3).

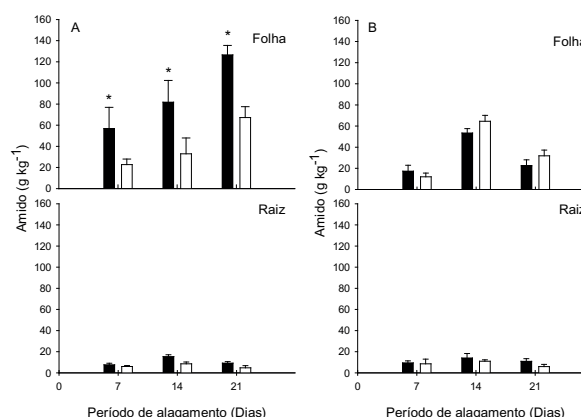


Figura 3. Teor de amido em folhas e raízes de plantas *B. Brizantha* (A) e *P. fasciculatum* (B), em função do tempo de alagamento. (■ alagado, □ não alagado). Média de três repetições. As barras indicam o erro padrão da média. * $p \leq 0,01$; $n=3$.

O acúmulo de amido nas folhas de plantas alagadas tem sido reportado por vários autores. Segundo Liao e Lin (2001), a explicação para o aumento de amido nas folhas é que, em plantas mais susceptíveis, haveria menor demanda de carboidratos das folhas para as raízes, causada pela diminuição no crescimento, transporte e atividades metabólicas. Esses eventos causariam acúmulo de fotoassimilados nas folhas, em forma de amido. Alguns autores têm reportado que o acúmulo de amido é devido não somente à modificação da relação fonte-dreno, mas a uma associação com a clorose das folhas ou relacionado ao aumento do tamanho dos cloroplastos, onde normalmente o amido se acumula (GRAVATT; KIRB, 1998).

De acordo com Peralta, Pozueta e Akazawa (1992) e Hurng e Kao (1993), a diminuição dos teores de amido nas raízes em relação às folhas prova-

velmente está associada ao aumento da atividade da enzima α -amilase, que é induzida pelo alagamento.

Segundo Castonguay, Nadeau e Simard (1998), o amido das raízes é rapidamente mobilizado e convertido a substratos fermentáveis para manutenção do metabolismo anaeróbico das raízes em anoxia.

Estudo de Dias-Filho (2006), com três espécies de *Brachiaria*, mostrou que o conteúdo de amido medido nas folhas foi inversamente proporcional à tolerância relativa dessas plantas e que *B. Brizantha* foi a espécie que mais acumulou amido. A explicação para essa resposta é que nas plantas suscetíveis haveria menor demanda de carboidrato pelas raízes, causada pela diminuição do crescimento e do metabolismo.

Os teores de aminoácidos totais (AA) nas raízes de *B. Brizantha* foram estatisticamente superiores aos das plantas não alagadas (Figura 4). Resultados semelhantes foram obtidos por Bandinelli (2008), em soja, e Reggiani et al. (2000), em raízes de arroz sob alagamento. Alternativamente, o aumento de aminoácidos pode resultar do processo de degradação das proteínas, em decorrência da deficiência de oxigênio, que leva à repressão da síntese desses compostos. As proteínas podem sofrer hidrólise, liberando aminoácidos que, por sua vez, podem sofrer interconversão por ação de enzimas transaminases induzidas pela anoxia, dando origem a novos tipos de aminoácidos (REGGIANI et al., 2000; SOUSA; SODEK, 2002).

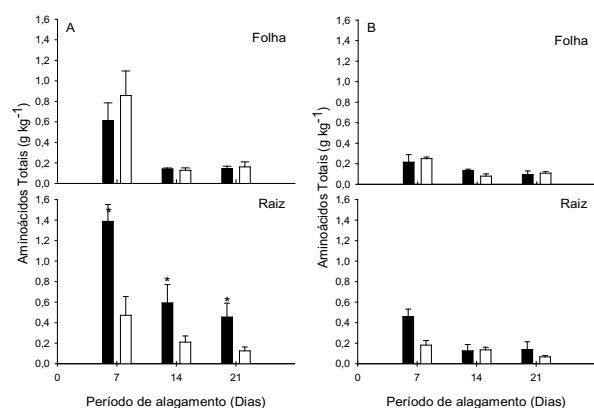


Figura 4. Teor de aminoácidos totais em folhas e raízes de plantas *B. Brizantha* (A) e *P. fasciculatum* (B), em função do tempo de alagamento. (■ alagado, □ não alagado). Média de três repetições. As barras indicam o erro padrão da média. * $p \leq 0,01$; $n=3$.

Em plantas alagadas, os aminoácidos têm função tamponante, podendo atuar como meio de proteção contra os produtos fitotóxicos resultantes do metabolismo anaeróbico, sendo a alanina um dos

principais aminoácidos induzidos pelo alagamento (REGGIANI; CANTU; BRAMBILLA, 1988).

Nas folhas de *P. fasciculatum* observa-se que o alagamento não induziu alterações nos teores de aminoácidos. Nas raízes dessas plantas observa-se que, à exceção do sétimo dia, não ocorreu diferença significativa entre os tratamentos. Este fato sugere que, nessas plantas, o alagamento não provocou drástica degradação das proteínas.

Aos 21 dias de alagamento, as plantas de *B. Brizantha* mostraram significativa redução da taxa fotossintética, quando comparadas com plantas não alagadas da mesma espécie (Figura 5). Estudos têm mostrado que o alagamento do solo é capaz de diminuir de forma significativa a capacidade fotossintética em gramíneas não tolerantes a esse estresse (DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000; HOLANDA, 2004). No capim marandu, a redução da capacidade fotossintética sob alagamento é atribuída a fatores de natureza não estomática, como acúmulo de amido nas folhas, o qual provocaria inibição da fotossíntese por "feedback inhibition" (LIAO; LIN, 2001).

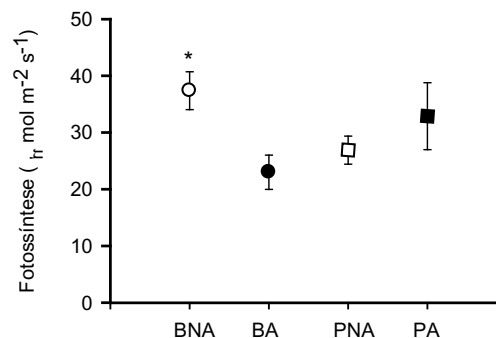


Figura 5. Taxas fotossintéticas de plantas *B. brizantha*, alagadas (BA) e não alagadas (BNA) e *P. fasciculatum*, alagadas (PA) e não alagadas (PNA), medidas aos 21 dias de experimentação. Média de três repetições. As barras indicam o erro padrão da média. * $p \leq 0,01$; $n=3$

Estudo de Dias-Filho e Carvalho (2000) constatou que a fotossíntese líquida em *B. brizantha* foi reduzida em cerca de 89% pelo alagamento, mostrando que essa gramínea é intolerante ao alagamento quando comparadas com outras espécies estudadas.

A eficiência fotossintética em gramíneas tropicais sob alagamento pode estar relacionada a mecanismos estomático e não estomático, tais como: diminuição da condutância estomática, mudanças na síntese de enzimas de carboxilação, acúmulo de assimilados, diminuição dos teores de clorofila e desequilíbrio da concentração de nutrientes. Se-

gundo Dias-Filho e Carvalho (2000) e Batista et al. (2008), a redução na abertura estomática, com decréscimo do nível de absorção de CO₂ seria a principal causa da diminuição da capacidade fotossintética das plantas alagadas.

Nas folhas de *P. fasciculatum*, a condição de hipoxia imposta pelo alagamento não alterou a taxa fotossintética, por ser esta planta mais tolerante ao alagamento, à semelhança de que ocorre com outras gramíneas tropicais (BARUCH, 1994; PIEDADE; LONG; JUNK, 1994). Segundo Evans (2003), plantas tolerantes podem apresentar eficiente ventilação através dos espaços aéreos (aerênquimas), nos quais os gases como o CO₂ podem, por difusão, ser fornecidos, em parte para o processo fotossintético e ,em outra parte, para a atmosfera.

4 Conclusões

A deficiência de oxigênio causada pelo alagamento induziu as espécies estudadas a um ajustamento metabólico e fisiológico, que permitiu às plantas sobreviverem nessa condição desfavorável.

A espécie *Paspalum fasciculatum* mostrou ser mais adaptada ao alagamento.

Referências

ARGENTIA, C.; ALVES, J.D.; GOULART, P. de F.P.; DEUNER, S.; VIEIRA, N.M.V. Respostas fisiológicas em cultivares de soja submetidas ao alagamento em diferentes estádios. *Bragantia*, Campinas, v.69, n.2, p.253-267, 2010.

BARDINELLI, P.G. *Respostas bioquímicas e fisiológicas de plantas noduladas de soja submetidas à hipoxia*. 2008. 103f. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas. 2008.

BARUCH, Z. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. II. Leaf water potential, photosynthesis rate and alcohol dehydrogenase activity. *Plant and Soil*, v.164, p.97-105, 1994.

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

CAMARÃO, A.P.; MARQUES, J.R.F. *Gramíneas nativas de terras inundáveis do trópico úmido brasileiro*. Belém. Embrapa-Cpatu, 1995. 62p. (Embrapa-Cpatu, Documento 81).

COSTA, M. N. X. *Desempenho de duas gramíneas forrageiras tropicais tolerantes ao stress hídrico por alagamento em solos glei húmicos*. 2004. 89f. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior Luis de Queiroz, Piracicaba, 2004.

DIAS-FILHO, M.B. *Respostas morfológicas de *Brachiaria* spp ao alagamento do solo e a síndrome da morte do capim marandu*. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2006. 24p. (Documento 242).

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

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

GRAVATT, D. A. ; KIRBY , C. J. P. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology*, v.18, p.411-417, 1998.

HOLANDA, S.W.S. *Tolerância de quatro cultivares de *Panicum maximum* Jacq. ao alagamento*. 2004. 38f. 2004. Dissertação (Mestrado em Botânica)-Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 2004.

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.

PERALTA, R.; POZUETA, R.J.; AKAZAWA, T.; YAMAGUCHI, J. Effect of anoxia on starch breakdown in rice and wheat seeds. *Planta*, v.188, p.611-618, 1992.

PEREIRA, F.J. *Modificações morfoanatômicas e bioquímicas em ciclos de seleção de milho "saracura" BRS-4154*. 2008. 98f. Tese (Mestrado em Agronomia). Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

PEZESHKI, S.R. Plant response to flooding . In: WILKISON, R.E. *Plant environment and interaction*. New York, 1994. p.289-321.

PIEADADE, M.T.F.; LONG, S.P.; JUNK, W.J. Leaf and canopy photosynthetic CO₂ uptake of a stand of *Echinochloa polystachya* on the Central Amazon floodplain are the high potential rates associated with the C₄ syndrome realized under the near-optimal conditions provided this exceptional natural habitat? *Oecologia*, v.97, p.193-201, 1994.

REGGIANI, R.; CANTU, C.A.; BRAMBILLA, I.; BERTANI, A. Accumulation and interconversion of

aminoacids in rice roots under anoxia. *Plant and Cell Physiology*, v.29, n.6, p. 981-987, 1988.

REGGIANI, R.; NEBULONI, M.; MATTANA, M.; BRANBILA, I. Anaerobic accumulation of amino acids em rice roots: role of glutatamine syntetase cycle. *Amino Acids*, v.18, p.207-217, 2000.

SOUSA, C.A.F.; SODEK, L. Respostas metabólicas de plantas a deficiência de oxigênio. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v.14, p.83-94, 2002.

YEMM, E.W.; COCKING, C. The determination of amino-acids with ninhydrin. *Analyst*, v.80, p.09-214, 1955.

YEMM, E.W.; WILLIS, A.J. The estimation of carbohydrates in plants extracts by antrone. *Biochemical Journal*, v.57, p.508-514, 1954.

WAMPLE, R.L.; DAVIS, R.W. Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuusL.*) *Plant Physiology*, v.73, p.195-198, 1983.

VARTAPETIAN, B.B.; JACKSON, M.B. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, v.79, p.3-20, 1997.